



UNIVERSIDAD NACIONAL  
*de* MAR DEL PLATA

ADAPTACIONES EVOLUTIVAS Y RESPUESTAS A LA  
ACTIVIDAD ANTRÓPICA DE AVES DE MARISMAS DEL  
ATLÁNTICO SUDOCCIDENTAL: UN ANÁLISIS A  
DIFERENTES ESCALAS TEMPORALES

DANIEL AUGUSTO CARDONI

TESIS DOCTORAL 2010

LABORATORIO DE VERTEBRADOS – DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

Director

**Russell Greenberg**

Migratory Bird Center,  
Smithsonian National Zoological Park

Tutor

**Oscar Iribarne**

Departamento de Biología  
UNMDP

# ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	4-5
<b>INTRODUCCIÓN GENERAL</b> .....	6-11
<b>SECCIÓN A: ESCALA TEMPORAL ACTUAL</b>	
<b>Capítulo I:</b> Evaluación de los efectos de diferentes manejos ganaderos sobre los ensambles de aves de marismas de la Bahía Samborombón. ....	13-34
<b>Capítulo II:</b> Efectos de pastoreo de ganado manejado con fuego sobre: el ensamble de aves, selección de hábitat y éxito reproductivo de una especie especializada a la vida de marismas de <i>Spartina densiflora</i> .....	35-65
<b>Capítulo III:</b> Relación entre descarga de aguas negras de origen antrópico, la vegetación de marisma y los ensamble de aves. ....	66-93
<b>SECCIÓN B: ESCALA TEMPORAL EVOLUTIVA</b>	
<b>Capítulo IV:</b> Diferenciación morfológica sin estructuración genética molecular entre poblaciones costeras e interiores de una especie de <i>Furnarido</i> : convergencia con especies de <i>Embericidos</i> de América del Norte.....	95-123
<b>DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN GENERAL</b> .....	124-129
<b>BIBLIOGRAFÍA</b> .....	130-154

## AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecer a Mechi por haberme apoyado en todo aspecto durante mis viajes y en los momentos de incertidumbre emocional. A mi mamá por haberme enseñado a hacer en la vida lo que a uno le gusta y siente. A Popi mi director de Beca, quien me ayudo en el armado de los diseños de muestreo y durante los trabajos de campo. Un agradecimiento especial a todos mis compañeros del Laboratorio de Vertebrados.

Agradezco a mi director Russell Greenberg y a Jesús Maldonado por la ayuda durante mis estadías EEUU y en el desarrollo de los analisis geneticos. Se agradece especialmente la invaluable colaboración prestada por Mario Beade, guardaparque de la Reserva Campos del Tuyú. Quiero también agradecer la buena predisposición de los propietarios y encargados de los establecimientos rurales del Partido General Lavalle, Los Zorzales, Las Tijeras, y Divisadero. Un agradecimiento especial por todo el apoyo brindado en diferentes etapas de este proyecto a Gustavo Marino (Aves Argentinas-AA), Fernando Miñarro (Fund. Vida Silvestre Argentina), Pablo Preliasco (FVSA).

Agradezco a Mercedes Fernández Alegría por la ayuda durante la búsqueda de nidos, y a Mauro Pinheiro por la ayuda en la colocación de nidos artificiales.

Quiero agradecer a Mauricio Escapa por la logística y ayuda durante los muestreos en Bahía Blanca, y a Eugenia Fanjul por la ayuda con los análisis de nutrientes.

Además, quiero agradecer a las siguientes personas por la ayuda logística durante las capturas de aves: Sr. Michelutti (Mar chiquita Córdoba), Sr. Roda (Saladillo), Juan Pablo Carricart (Reserva Punta Lara), Cristina Azcueta (Vehiculo). También quiero agradecer a Silvina Buchman por la ayuda durante los muestreos. Agradezco a Sonsthagen Sarah and Ryder Brandt por proveerme de primers microsatélites.

Gracias a todos los que hicieron posibles el desarrollo de esta tesis

## RESUMEN

Las marismas son hábitats costeros vegetados por plantas vasculares que frecuentemente se inundan por la influencia de las mareas, presentando características ambientales tanto de comunidades terrestres como marinas. Debido a las particulares características ambientales que presentan las marismas (ej. salinidad y regímenes de mareas) han generado profundos cambios adaptativos a los organismos terrestres que viven en ellas. En Norteamérica, existen 25 especies endémicas o que tienen rasgos bien marcados que son restringidos a ambientes de marismas. A una escala temporal actual los cambios producidos por el hombre sobre los ambientes de marisma, generan cambios comportamentales de “corto plazo” para los organismos que las habitan, generados por la pérdida o el cambio de la estructura del hábitat, pudiendo llevar en última instancia a extinciones locales. Entre los principales disturbios que se registran en marismas del Atlántico Sudoccidental (ASO) se encuentran: pastoreo por ganado y fuego asociado a esa actividad, y eutroficación por vertidos cloacales. Tales disturbios alteran la estructura de la vegetación. Las aves seleccionan hábitats que les provean una óptima combinación de recursos, que les permita realizar múltiples actividades (ej. alimentación, nidificación, descanso). Por lo tanto, la heterogeneidad estructural del hábitat es un buen predictor de la diversidad de aves en diferentes ambientes. El objetivo general de esta tesis es entender las respuestas adaptativas y comportamentales de las poblaciones de aves de marismas del ASO a cambios evolutivos y actuales. La especie de ave altamente asociada a marismas, *Spartonoica maluroides*, mostró una respuesta tanto a cambios evolutivos como actuales. A escala evolutiva, se encontraron rasgos fenotípicos (tamaño del pico y coloración dorsal del plumaje) asociados a individuos habitando marismas. Además esta especie respondió, tanto en abundancia como en comportamiento (ej. selección de sitios de nidificación) a

cambios actuales determinados por cambios en la estructura de la vegetación producto de disturbios antrópicos. Las aves respondieron de manera diferencial a los disturbios evaluados (fuego-pastoreo y vertido de agua negras), dependiendo del tipo de especie, clase de disturbio e intensidad del mismo. Las aves más especializadas a vivir en la marisma fueron las más sensibles al fuego y pastoreo, pero sin embargo, este grupo de especies de aves respondió positivamente al aporte de aguas negras sobre las marismas. Especies con requerimientos ecológicos más amplios, persistieron en marismas alteradas y/o sacaron provecho de esos cambios. La especialización a la vida en marismas, determinada por la historia evolutiva particular de este ambiente, estaría determinando la alta vulnerabilidad de sus poblaciones a los cambios actuales. Los resultados generados en esta tesis sugieren que con adecuados manejos, existiría la posibilidad de compatibilizar desarrollo y biodiversidad en marismas del ASO

## INTRODUCCIÓN GENERAL

Las marismas son hábitats costeros vegetados por plantas vasculares que frecuentemente se inundan por la influencia de las mareas, y por lo tanto presentan características ambientales tanto de comunidades terrestres como marinas. Poseen rasgos formados por la interacción del sedimento, agua y vegetación. Para su estabilidad, requieren de la protección de la alta energía generada por las olas, y por lo tanto estos ambientes se desarrollan en sitios protegidos. En algunas partes del planeta las marismas albergan una diversa vegetación (tipo “Boreal” *sensu* Adam 1990), mientras que en otras regiones están dominadas por pocas especies de plantas, generalmente pastos (tipo “Atlántico Oeste” *sensu* Adam 1990). Las mayores extensiones de marismas son encontradas a lo largo de las costas de Atlántico y del Golfo de Norteamérica, pero concentraciones locales pueden ser encontradas en diversas regiones, como Gran Bretaña, Norte de Europa, Norte de Japón, China y Corea (Adam 1990), Argentina, Uruguay y Sur de Brasil (Isacch et al. 2006), y Australia y Nueva Zelanda (Laegdsgaard 2006). Las marismas a lo largo del sur de Sudamérica son menos extensas que aquellas encontradas en la costa este de Norteamérica, abarcando un área aproximada de 2.133 km<sup>2</sup> comparado con los casi 15.000 km<sup>2</sup> de las de Norteamérica, pero sin embargo poseen una alta similitud florística (Isacch et al. 2006), ya que las marismas en ambas regiones están dominadas por varias especies del género *Spartina*.

Debido a las particulares características ambientales que presentan las marismas (ej. salinidad y regímenes de mareas) han generado profundos cambios adaptativos a los organismos terrestres que viven en ellas. En Norteamérica, se ha determinado que 25 especies son endémicas o tienen rasgos bien marcados que son restringidos a ambientes de marismas. Estos rasgos envuelven características

fenotípicas como: coloración dorsal (melanismo), tamaño del pico, sistema social, tamaño de la nidada y estructura renal (Grenier y Greenberg 2006, Greenberg y Maldonado 2006).

A una escala temporal actual los cambios producidos por el hombre sobre los ambientes de marisma, generan cambios comportamentales de “corto plazo” para los organismos que las habitan, generados por la pérdida o el cambio de la estructura del hábitat, pudiendo llevar en última instancia a extinciones locales (Isacch et al. 2004, Takekawa et al. 2006). A escala global los sistemas de marismas comprenden un 5.2 % de la superficie terrestre, y sin embargo soportan una desproporcionada carga antrópica respecto a otros ambientes ya que en la actualidad el 60 % de la población del mundo vive cerca de la costa (Wolanski 2007). Además, actualmente la población mundial se duplica cada 30-50 años, pero las poblaciones aumentan a una tasa más rápida cerca de la costa (donde se duplica cada 20 años aproximadamente). Entre el 30 y 50 % de los ambientes costeros del mundo han sido degradados durante las últimas décadas (Valiela 2006). La tasa de pérdida de estos ambientes excede a la tasa de pérdida de ambientes más publicitados como las selvas tropicales. Localmente las costas del Atlántico Sudoccidental (ASO), no son una excepción, ya que a lo largo de esta se han establecido grandes asentamientos humanos, asociado a una marcada actividad industrial, pesquera, agrícola-ganadera y turística (Gómez y Toresani 1998). Entre los principales disturbios que se han registrado en marismas del ASO se encuentran: pastoreo por ganado doméstico y fuego asociado a esa actividad (ej. Bahía Samborombón, Laguna Mar Chiquita; Isacch et al. 2004, Marino 2008), eutroficación por vertidos cloacales (ej. Bahía San Antonio, Bahía Blanca; García et al. 2010, Martinetto et al. 2010), introducción de especies exóticas (ej. la Ostra Japonesa *Crasostrea gigas* en Bahía Anegada, Escapa et al. 2004; el poliqueto formador de

arrecifes *Phicopomatus enigmaticus* en Laguna Mar Chiquita, Obenat 2002, Schwindt et al. 2004, Bruschetti et al. 2009) y construcción de terraplenes y caminos (ej. Bahía Blanca, M. Escapa obs. pers.).

Los disturbios humanos producidos sobre hábitats naturales no solo afectan la ocurrencia de especies, sino que también pueden tener profundas influencias sobre la dirección y fuerza de la selección natural y sexual sobre los organismos que habitan ambientes bajo condiciones de disturbio (Smith et al. 1995, Both et al. 2006, Hendry et al. 2006, Seehausen 2006). En hábitat alterados, los depredadores nativos, patógenos, competidores y fuentes de alimentos pueden estar reducidos o ausentes o pueden ser reemplazados por otros novedosos (Foley et al. 2005). Los cambios en el hábitat alteran las señales de percepción ambiental, a su vez pueden interferir en los procesos de selección y reconocimiento de parejas, cambiar la selección de caracteres sexuales secundarios, y/o causar la extinción a través de hibridización (Seehausen et al. 1997, Seehausen 2006, Slabbekoorn y den Boer-Visser 2006).

Se ha observado que la estructura de la vegetación es un componente fundamental en la selección de hábitat por aves (Roth 1976). La asociación de la estructura de la vegetación, y las características de composición y florística de los pastizales actúan como factores substanciales para la selección de hábitat por aves, proveyéndolos de recursos alimenticios, sitios de nidificación, refugio (MacNally 1990, Vickery et al. 2001, Buchanan et al. 2006). Los individuos mayormente seleccionan hábitats que les provean una óptima combinación de recursos que les permita realizar múltiples actividades (ej. alimentación, nidificación, descanso; Hilden 1965, Fretwell y Lucas 1970, Block y Brennan 1993, Steele 1993). Por lo tanto, la heterogeneidad estructural del hábitat es un buen predictor de la diversidad de aves en diferentes ambientes (ej. Mac Arthur y Mac Arthur 1961, Wiens 1973, Roth 1976). Esto

probablemente es debido al rol de la complejidad del hábitat en promover diversidad de nichos, y en consecuencia mayor oportunidades para un mayor número de especies (Wilson 1974, Roth 1976). Las aves exhiben numerosas características que sugieren su potencial como indicadores ecológicas, ya que, la distribución de muchas especies es afectada por la fragmentación del hábitat, u otros parámetros de la estructura del hábitat (Wiens 1973, Browder et al. 2002), pueden ocupar niveles tróficos altos y funcionar como organismos reguladores de las cadenas tróficas (O'Connell et al. 2000). Además, las aves ocurren a través de un amplio gradiente de disturbio antropogénico y los grupos de especie de aves pueden ser usados para desarrollar asociaciones con hábitats que son predictivos del nivel relativo de disturbio (Szaro 1986, Bradford et al. 1998, Canterbury et al. 2000). En este contexto, se predice por lo tanto que cambios fisonómicos de la vegetación producidos por disturbios afectarán la composición y abundancia de las aves en marismas.

Las marismas actúan como refugio para diversos animales, algunos de los cuales están considerados amenazados a nivel global. Específicamente para marismas del ASO hay tres especies de aves amenazadas, *Spartonoica maluroides*, *Porzana spiloptera* y *Asthenes hudsoni* (Martínez et al. 2001, Isacch et al. 2004, Cardoni et al. 2007, López-Lanús et al. 2008). *S. maluroides* (Remsen 2003, Isacch et al. 2004, Cardoni et al. 2007, Llambías et al., 2009) y *P. spiloptera* (Martínez et al. 1997, Isacch et al. 2004) están altamente asociados a vivir en marismas de *Spartina densiflora*. La marcada asociación de estas especies con el ambiente de marisma se presenta como una oportunidad para evaluar la hipótesis adaptativas (evolución de la especialización a la vida en marismas; ej., Grenier y Greenberg 2006). Al mismo tiempo estas marismas son refugio de animales que en el pasado tenían una amplia distribución pero ahora están confinados a estos pastizales halófilos, los cuales están relativamente en buen estado de preservación

comparado con pastizales interiores o de tierras altas (Bilenca y Miñarro 2004), como es el caso del Ciervo de las Pampas (Bilenca y Miñarro 2004), con una poblaciones remanente en marismas de *Spartina* en Bahía Samborombón (Vila et al. 2008), o como en los casos de especies típicas de pastizal que son encontradas en estos ambientes en alta frecuencia, tales como el Gato Montes (*Leopardus geoffroyi*), el Ñandú (*Rhea americana*), el Lechuzón de Campo (*Asio flammeus*), la Ratona Aperdizada (*Cistothorus platensis*), el Cachilo Canela (*Donacospiza albifrons*), el Verdón (*Embernagra platensis*), el Espinero Pecho Manchado (*Phacellodomus striaticollis*), entre otros (Isacch et al. 2004, Canepuccia et al. 2007, 2008, Cardoni et al. 2007)

Determinar de qué manera diferentes disturbios antrópicos modifican a las poblaciones de aves de marismas, permitirá predecir el efecto de dichos cambios a largo plazo y en consecuencia establecer medidas para mitigar dichos cambios que permitan compatibilizar el sostenimiento de dichas poblaciones y así del ambiente que habitan.

A partir de este marco introductorio, se plantean los siguientes objetivos.

Objetivo general:

Entender las respuestas adaptativas y comportamentales de las poblaciones de aves de marismas del Atlántico Sudoccidental a cambios evolutivos y actuales.

Objetivos específicos:

- 1) Evaluar la respuesta de los ensambles de aves de marismas a cambios ambientales generados por la actividad humana (pastoreo y polución).
  - a) Evaluar los efectos de diferentes manejos ganaderos sobre los ensambles de aves de marismas de la Bahía Samborombón.

- b) Evaluación del pastoreo de ganado y fuego en marismas de *Spartina densiflora*: efectos sobre el ensamble de aves, y la selección de hábitat de nidificación y éxito reproductivo de una especie especializada a la vida de marismas
  - c) Evaluar la relación entre la descarga de aguas negras de origen antrópico, la vegetación de marisma y los ensambles de aves.
- 2) Determinar diferencias morfológicas y estructura genética entre poblaciones de marismas costeras y de pajonales interiores del Espartillero Enano (*Spartonoica maluroides*).

**SECCIÓN A:**  
**ESCALA TEMPORAL ACTUAL**

## CAPÍTULO I:

# EVALUACIÓN DE LOS EFECTOS DE DIFERENTES MANEJOS GANADEROS SOBRE LOS ENSAMBLES DE AVES DE MARISMAS DE LA BAHÍA SAMBOROMBÓN



## **Introducción**

Aunque el disturbio es frecuentemente asociado con la destrucción del hábitat (ver Botkin 1990), ciertos tipos de disturbios son considerados hoy en día por ecólogos y biólogos de la conservación de jugar un rol fundamental y creativo en el mantenimiento de la heterogeneidad natural bajo condiciones ambientales que un organismo experimenta a través del espacio, tiempo o ambos (Brawn et al. 2001). Los ambientes naturales sometidos a pastoreo por ganado doméstico han sido descritos como ambientes diversos donde la composición y estructura de la vegetación varía con las condiciones topo-edáficas y con la interacción de especies a varias escalas espaciales (Fuhlendorf y Smiens 1998, Fuhlendorf et al. 2006). El pastoreo por ganado doméstico ha sido y continúa siendo uno de los principales manejos para generar y mantener la heterogeneidad en pastizales alrededor del planeta (ej Cid y Brizuela 1998, Jacobo et al. 2006). Dado que los organismos nativos responden diferencialmente a distintas intensidades de pastoreo por ganado, esta respuesta podría ser usada como una herramienta para mejorar ciertos ambientes naturales, y así aumentar la diversidad biótica asociada a los mismos (Severson 1990).

La estructura de la vegetación puede ser modificada en respuesta a la frecuencia, intensidad y estacionalidad del pastoreo, generando cambios en la productividad primaria y composición de especies vegetales (Briske et al. 2008). La fisonomía de la vegetación es uno de los componentes principales de la selección de hábitat para las aves (MacArthur y MacArthur 1961, Wiens 1973, Roth 1976), ya que mayor complejidad estructural de la vegetación ofrece una mayor diversidad de nichos para las aves (Roth 1976, Marone 1991). Las aves seleccionan hábitats que les provean la combinación de recursos más favorable para desarrollar sus múltiples actividades (ej. alimentación, nidificación y refugio) (Hilden 1965, Fretwell y Lucas 1970, Block y

Brennan 1993, Steele, 1993). Por lo tanto, el pastoreo por ganado al modificar la complejidad del hábitat, y la calidad y cantidad de recursos, estaría afectando la selección de hábitat por aves tanto a una escala de micro-hábitat como regional (Wu et al. 2006, Wiens 2008), y en consecuencia cambiando la composición y abundancia de aves asociadas a esos hábitats (Roxburgh et al. 2004).

La Región Pampeana de Argentina y la región de los Campos de Uruguay y Brasil, designadas en su conjunto por Soriano et al. (1991) como Pastizales del Río de la Plata, abarcan una superficie de 700.000 km<sup>2</sup> y constituyen el ecosistema más extenso de pastizal de América del Sur (Cabrera 1976). La aptitud para el uso agropecuario de la Región Pampeana ha determinado su temprana ocupación en primer lugar por ganaderos y por agricultores más tarde. Los agro-ecosistemas han reemplazado al pastizal en la mayor parte de la Región y solo en áreas con serios impedimentos para la agricultura se conservan pastizales naturales (León et al. 1984). El Este de la Región Pampeana ha sufrido menos impacto que el resto de la región, principalmente debido a que los suelos no son aptos para la producción agrícola intensiva, ya que se encuentran frecuentemente inundados o son salobres (León et al. 1984). El desarrollo de nuevas tecnologías agrícolas, ha permitido la conversión de áreas tradicionalmente dedicadas al pastoreo en campos de cultivo (Viglizzo et al. 2001). Como consecuencia de la expansión de la frontera agrícola (principalmente por el cultivo de soja; Paruelo et al. 2005), el desplazamiento y concentración de ganado en áreas marginales para la agricultura (como son las marismas) constituye una amenaza adicional a la integridad ecológica de estos ambientes (Ghersa y Martínez-Ghersa 1991, Bilenca y Miñarro 2004).

Los requerimientos de aves que habitan las marismas del Este de la Región Pampeana son diversos (Martínez 2001), y ellos están representados por especies

adaptadas a vivir exclusivamente en pastizales altos (ej. *Spartonoica maluroides*, *Porzana spiloptera*) y especies generalistas (ej. *Sicalis luteola*, *Embernagra platensis*) asociadas con pastizales con diferentes intensidades de disturbio y/o complejidad estructural (Comparatore et al. 1996, Isacch y Martínez 2001, Isacch et al. 2004, Filloy y Bellocq 2007). De esta manera, no todas las especies responderán de manera similar a diferentes intensidades de pastoreo (Isacch y Martínez 2001, Zalba y Cozzani 2004, Azpiroz y Blake 2009). En este capítulo se evaluó la respuesta de las aves a tres tipos de manejo ganadero en marismas del Este de la Región Pampeana, determinando los efectos directos sobre la vegetación e indirectos sobre las aves tanto a nivel del ensamble como de grupos de aves particulares.

## **Metodología**

### *Área de estudio*

El estudio se llevó a cabo en un área representativa de la Bahía Samborombón, ubicada en el Partido de General Lavalle (Prov. Buenos Aires Argentina) (Fig. 1). El área de estudio se encuentra incluida dentro de la Depresión del Salado, sub-región de la Región Pampeana (Soriano et al. 1991). El relieve es plano con pequeñas ondulaciones determinadas por cordones o albardones de conchilla que corren sub-paralelos a la costa. Su formación surgió a partir de los sedimentos depositados por el oleaje, sobre las playas del estuario del Río de la Plata, durante la regresión que se inició en el Holoceno medio y continua en la actualidad. Este paisaje es interrumpido por los canales de marea que provienen del estuario y permiten el desarrollo de ambientes de marisma y cangrejales alejados de la costa de la Bahía Samborombón, conformados por pastizales halófilos altos, cuya especie dominante es *Spartina densiflora* (Cagnoni y Faggi 1993,

Isacch et al. 2006). Este estudio se desarrolló específicamente sobre marismas de *Spartina densiflora* con diferentes manejos ganaderos.

#### *Diseño de muestreo*

Se establecieron tres tratamientos de manejo ganadero (luego de Ausen y Treweek 1996). Además se determinaron áreas control si presencia de ganado. Los manejos fueron los siguientes (Fig. 2):

1-*Rotación espacial* (RotEsp): el ganado se rota varias veces entre diferentes potreros a lo largo del año. La carga de ganado fue de 0.71 EV/ha.

2-*Pastoreo continuo* (PasCon, Fig. 3A): Se mantiene pastoreo en forma continua a lo largo del año en los mismos potreros. (~25% pasto corto, ~60% pasto alto). La carga de ganado fue de 0.63 EV/ha.

3- *Pastoreo invernal* (PasInv): Se mantiene ganado solo durante el otoño-invierno, y el resto del año el campo se deja descansar del pastoreo. La carga de ganado fue de 0.86 EV/ha.

4-*Sin pastoreo* (SinPas, Fig. 3B): corresponde a áreas incluidas dentro de una reserva, que se encuentra clausurada a cualquier tipo de uso, este sitio se utilizó como control.

#### *Censos de aves y muestreos de vegetación*

Se seleccionaron aleatoriamente ocho transectas de ancho fijo (100 x 60 m.) en cada tratamiento las que fueron muestreadas mensualmente de Septiembre 2008 a Julio 2009. Debido a que los campos de la región son de grandes extensiones (entre 300 y 1000 ha) y poseen pocos potreros (de uno a cinco potreros por campo), cuando fue posible las transectas fueron distribuidas en diferentes potreros por tratamiento. En cada

transecta se registró la especie y el número de individuos. Dentro de cada transecta de ancho fijo se asumió que todas las especies tuvieron la misma detectabilidad (Isacch y Martínez 2001, Isacch et al. 2004, Cardoni et al. 2007). El tratamiento control fue accidentalmente quemado en Febrero, así que los datos de vegetación y aves para ese sitio fueron registrados hasta Enero. Este período coincide con la época de mayor riqueza de aves en la región y el período de nidificación, es por eso que considero que los cuatro meses muestreados tienen alto valor en los resultados finales.

Se determinaron cuatro grupos de aves en función de su dependencia con el pasto alto (condición prístina):

- *EPA*, especies especialistas de pastos altos, son aquellas que necesitan altas coberturas de pastos altos para nidificar y alimentarse.
- *GPA*, especies generalistas de pasto alto, son aquellas que necesitan pastos altos para nidificar y alimentarse pero eventualmente usan otros ambientes, incluso se pueden alimentar en pastos cortos.
- *PC-PA*, este grupo está representado por una sola especie (*Asthenes hudsoni*) con requerimientos particulares ya que está especializada a utilizar una matriz representada por pastos cortos y altos, se alimenta en el suelo pero nidifica en matas de pasto alto.
- *EPC*, son especies que cumplen sus requerimientos de nidificación y alimentación en pastos cortos, pero pueden habitar ambientes de pastos altos cuando las coberturas de estos descienden marcadamente y empiezan a ser reemplazados por pastos cortos. Este último grupo sirve como indicador de la perturbación del pasto alto contrario a lo que ocurre con las EPA.

Las especies pertenecientes a estos grupos están detalladas en la Tabla 1, y el criterio para definirlos estuvo basado en diferentes referencias sobre estudios realizados en ambientes similares (Comparatore et al. 1996, Isacch y Martínez 2001, Isacch et al. 2001, 2004, Cardoni et al. 2007). Los nombres científicos y vulgares de las especies figuran en la Tabla 1, en el texto solo se mencionan a las especies por sus nombres científicos.

Además de los censos de aves se realizaron muestreos de vegetación (altura y cobertura), concentrados sobre la especie que le da la fisonomía dominante al ambiente (*Spartina densiflora*). Los datos de vegetación para cada transecta provienen del promedio de dos cuadrículas de 1\*1 m aleatoriamente localizadas a lo largo de la transecta. Los cambios en la fisonomía de la vegetación se asume que son provocados principalmente por los diferentes tipos e intensidades de uso ganadero.

Se evaluaron las hipótesis nulas de no diferencia de medias entre los tres manejos ganaderos y el sitio control para las variables de aves (riqueza, abundancia y grupos de aves) y vegetación (altura y cobertura) mediante pruebas de ANOVA (Zar 1999). En los casos en que se encontraron diferencias entre los manejos se realizó una Prueba *a posteriori* de Tukey (Zar 1999). En aquellos casos en los que los datos no cumplían los supuestos estadísticos de las pruebas paramétricas, estos fueron transformados. Si después de transformar los datos seguían sin cumplirse los supuestos, se utilizaron pruebas no-paramétricas de Kruskal-Wallis, y cuando fue necesario se usó una prueba no-paramétrica *a posteriori* de Student-Newman-Keuls (Zar 1999).

Se evaluó el efecto de la estructura de la vegetación sobre la composición de aves mediante una prueba de Mantel en dos periodos (primavera-verano y otoño-invierno). Mediante la prueba de Mantel se correlacionaron las matrices determinadas por la composición y abundancia de aves para cada manejo con la matriz generada por

la estructura de la vegetación (altura y cobertura). Las matrices se construyeron usando distancias Euclidianas (McCune y Grace 2002). La prueba de Mantel produce un estadístico “r”, el que es análogo al coeficiente de correlación de Pearson (McCune y Grace 2002). Para determinar la significancia, se comparó el Z observado a una distribución creada por permutaciones al azar de Monte Carlo, con 1000 repeticiones.

## **Resultados**

### *Vegetación*

La altura y la cobertura de la vegetación registraron los mayores valores en el tratamiento SinPas, luego en PasInv y por último con valores similares aunque levemente mayores en RotEsp que en PasCon (Tabla 2; Fig. 4). Este patrón representa claramente un gradiente donde el aumento en la presión de pastoreo determinado por los diferentes manejos, se refleja en una disminución de la estructura del pastizal alto lo que se evidencia en una menor altura y cobertura. Los manejos de RotEsp y PasInv generaron una estructura de pastizal semi-abierto, caracterizado por la presencia de espacios de pastos cortos entre matas de pastos altos (porcentaje de cobertura 40 a 60 %; Fig. 3A).

### *Ensamble de aves*

Se registraron un total de 33 especies de aves utilizando pastizales de *Spartina densiflora* con diferentes manejos de pastoreo por ganado (Tabla 1). La abundancia y riqueza de aves entre tipos de manejo fue similar en ocho de nueve meses (Tabla 2; Fig. 5). Solamente, en un mes la abundancia y riqueza fue mayor en el tratamiento de PasCon que en RotEsp y PasInv (Tabla 2; Fig. 5).

Se encontraron efectos diferenciales según el tipo de manejo ganadero sobre los grupos de aves considerados (Tabla 1). Respecto a las especies EPC, las comparaciones fueron hechas entre los tratamientos PasCon, RotEsp y PasInv, debido a que en el de SinPas no se registró ninguna especie de este grupo. Este grupo tuvo una mayor abundancia en PasCon y RotEsp (ambos tratamientos con la mayor presión de pastoreo) que en PasInv (Tabla 1; Tabla 2; Fig. 6). El grupo EPA fue más abundante en áreas con ausencia de pastoreo (SinPas). Debido a que los tratamientos SinPas fueron quemados, solo se pudo incluir datos de 4 meses para esta área. Durante el resto de los meses la abundancia de este grupo fue mayor en PasInv que en PasCon y RotEsp (Tabla 1; Tabla 2; Fig. 6). El grupo GPA fue más abundante solo en dos meses en PasInv y RotEsp respecto a PasCon y SinPas. Durante el resto de los censos no se detectaron diferencias significativas (Tabla 1; Tabla 2; Fig. 6). *Asthenes hudsoni* (PC-PA) solo fue registrado en PasCon y en RotEsp (Tabla 1; Tabla 2; Fig. 6), sin mostrar diferencias en la abundancia entre ambos manejos.

La composición de aves entre diferentes tipos de manejo estuvo asociada en forma significativa con los cambios en la vegetación, tanto en primavera-verano (prueba de Mantel,  $r = 0.613$ ,  $P < 0.0001$ ) como en otoño-invierno ( $r = 0.978$ ,  $P < 0.0001$ ). Debido a que el manejo ganadero tiene efectos directos sobre la estructura de la vegetación, y las aves respondieron fuertemente con la estructura del hábitat, queda en evidencia que el manejo ganadero en este sistema sería el principal factor que determina el cambio de la composición de aves asociadas a marismas de *Spartina densiflora*.

## **Discusión**

Las marismas de *Spartina densiflora* (espartillares) con diferentes manejos de pastoreo por ganado doméstico son habitados por distintas especies de aves, como una respuesta a los cambios en la estructura y fisonomía de la vegetación. Las especies

altamente asociadas a marismas con alta cobertura y altura fueron encontradas en los tratamientos SinPas donde el pastoreo fue excluido, incluyendo al *Spartonoica maluroides* y a *Porzana spiloptera*, dos especies vulnerables (López-Lanús et al. 2008, Birdlife 2010). Sin embargo, *Asthenes hudsoni*, especie también amenazada (López-Lanús et al. 2008) utilizó aquellos espartillares con mayores intensidades de pastoreo (RotEsp y PasCon), donde la estructura de la vegetación estuvo conformada por una matriz de pasto corto y alto, situación que aprovecha *A. hudsoni*, ya que forrajea sobre el suelo y se refugia en la mata (Canevari 1999). En cambio, los espartillares con presión intermedia de pastoreo (PasInv), fueron utilizados por especies especializadas a vivir en pastizales altos (EPA) y especies generalistas del pasto alto (GPA).

El pastoreo altera la estructura del hábitat para la vida silvestre en pastizales altos (Fleischner 1994, Bardgett et al. 1995) de la siguiente manera: (1) modificando la biomasa vegetal; (2) modificando componentes estructurales de la vegetación, tales como la altura y cobertura; y (3) modificando la composición de especies de plantas (Kie y Loft 1990). La respuesta de las aves al pastoreo parecería ser compleja y altamente variable, dependiendo de la especie. Por ejemplo, el pastoreo vacuno en pastizales altos de California genera efectos positivos sobre las especies *Eremophila alpestris* y *Sturnus vulgaris*, pero produce efectos negativos sobre el *Melospiza melodía* (Kie y Loft, 1990). El pastoreo sobre marismas de *S. densiflora* de Sudamérica afecta negativamente a las aves especialista de marismas con vegetación alta (ej. *Porzana spiloptera*, *Spartonoica maluroides*), siendo el grupo con mayor interés de conservación en estos hábitats debido a que ellos tiene los requerimientos más limitados de hábitat (ej. hábitos alimenticios, nidificación). La presencia de marismas con nula o baja presión de pastoreo ganadero podría ser necesaria para asegurar la viabilidad de las poblaciones de estas especies. Sin embargo, ciertas especies que usan los pastizales de

pasto alto (ej. *Asthenes hudsoni*, *Sicalis luteola*, *Embernagra platensis*, *Agelaius thilius*, *Hymenops perspicillatus*) fueron registradas en marismas con elevada y moderada presión de pastoreo. El pastoreo que realiza el ganado a menudo produce parches de suelo desnudo o provisto de vegetación corta que son usados por especies de aves como sitios de alimentación [ej *Ammodramus savannarum* (Vickery 1996), *Asthenes hudsoni* (este estudio)]. La respuesta diferencial de las aves a la intensidad de pastoreo podría estar indicando que las marismas de *S. densiflora* estuvieron sometidas a disturbios naturales, que pueden haber generado ese tipo de estructuras, tales como el fuego o el pastoreo de baja intensidad por animales nativos (ej. Venado de la Pampas, *Ozotoceros bezoarticus*). Hoy en día, esta heterogeneidad producida por el ganado doméstico podría mantener un mosaico con áreas de marismas con diferentes estructuras, el cual podría incluir la conservación de gran parte de la diversidad de aves de pastizal alto y no solo de las especies altamente asociadas a las marismas prístinas. Los resultados encontrados en este estudio permiten determinar un contraste entre los tipos de manejo ganadero y sus efectos sobre las especies de aves de pastizal. En espartillares las especies de pastos altos serían favorecidas por la ausencia de pastoreo o con baja carga ganadera. Por otro lado, hay especies de pastizal que prefieren la matriz pasto corto-pasto alto generada por el pastoreo sobre los pastos altos. En consecuencia, se plantea un interesante problema de manejo donde se evidencia que las especies de aves de pastizal no tienen una respuesta unívoca al tipo de manejo. A escala de paisaje, la rotación de potreros y la preservación de espartillares con baja o nula intensidad de uso estarían manteniendo una gran diversidad de aves, asegurando la presencia de especies altamente asociadas a pastos altos, y aquellas que utilizan pastizales con coberturas intermedias como *A. hudsoni* (Fig. 7). Con esta información se puede concluir para el caso particular de la Bahía Samborombón, lo siguiente: que un único tipo de manejo no sería adecuado para

conservar a toda la diversidad de aves de pastizal amenazadas; excluir al uso ganadero no es la estrategia más beneficiosa si se pretende conservar a todas las aves de pastizal; hay manejos mejores y peores, desde un punto de vista de las especies de interés; la combinación de diferentes manejos se presenta como la alternativa más viable para conservar a la mayor diversidad de aves de pastizal en la Bahía Samborombón.

## Tablas y Figuras

Tabla 1 – Numero de individuos de aves por transecta promedio por manejo (PasCon: pastoreo continuo; RotEsp: rotación espacial; PasInv: pastoreo invernal; SinPas: sin pastoreo) en marismas de la Bahía Samborombón. Dentro de la columna hábitat se encuentran detalladas las especies que fueron agrupadas de acuerdo a su dependencia del pasto alto, para los análisis específicos. Referencias: especies especialistas de pastos altos (EPA), especies generalistas de pasto alto (GPA), especie que utiliza la matriz pasto corto-pasto alto *Asthenes hudsoni* (PC-PA) y especies de pasto corto (EPC) (para conocer los criterios en la selección de los grupos ver Métodos).

	Hábitat	Manejos			
		PasCon	RotEsp	PasInv	SinPas
<i>Anthus correndera</i> , Cachirla Común	PC	0,53	0,61	0,14	-
<i>Cinclodes fuscus</i> , Remolinera Común	PC	0,03	0,08	0,01	-
<i>Lessonia rufa</i> , Sobrepuesto	PC	-	-	0,01	-
<i>Valennus chilensis</i> , Tero	PC	0,03	0,26	-	-
<i>Asthenes hudsoni</i> , Espartillero Pampeano	PC-PA	0,24	0,19	-	-
<i>Sicalis luteola</i> , Mistó	GPA	0,29	0,15	0,32	0,14
<i>Embernagra platensis</i> , Verdón	GPA	0,14	0,28	0,13	0,11
<i>Agelaius thilius</i> , Varillero Ala Amarilla	GPA	-	0,01	0,07	-
<i>Hymenops perspicillatus</i> , Pico de Plata	GPA	-	-	0,01	0,04
<i>Spartonoica maluroides</i> , Espartillero Enano	EPA	0,04	0,10	0,49	1,00
<i>Cistothorus platensis</i> , Ratona Aperdizada	EPA	0,01	-	0,33	0,50
<i>Phacellodomus striaticollis</i> , Espinero Pecho Manchado	EPA	-	-	0,03	0,25
<i>Cranionleuca sulphurifera</i> , Curutié Ocráceo	EPA	-	-	-	0,21
<i>Donacospiza albifrons</i> , Cachilo Canela	EPA	-	-	0,01	-
<i>Porzana spiloptera</i> , Burrito Negruzco	EPA	-	-	-	0,04
<i>Asio flammeus</i> , Lechuzón de campo	EPA	-	-	0,01	0,07
<i>Zonotrichia capensis</i> , Chingolo		0,06	-	-	-
<i>Milvago chimango</i> , Chimango		0,01	-	0,06	0,07
<i>Circus buffoni</i> , Gavilán Planeador		-	0,01	-	-
<i>Circus cinereus</i> , Gavilán Ceniciento		-	0,01	0,01	-
<i>Caracara plancus</i> , Carancho		0,01	-	-	-
<i>Pitangus sulphuratus</i> , Benteveo Común		-	0,01	-	-
<i>Tyrannus savanna</i> , Tijereta		-	-	0,01	-
<i>Molothrus bonaerensis</i> , Tordo Renegrado		0,01	-	-	-
<i>Pseudoleistes virencens</i> , Pecho Amarillo Común		0,01	0,04	-	-
<i>Pardirallus sanguinolentus</i> , Gallineta Común		-	0,01	-	-
<i>Ciconia maguari</i> , Cigüeña Americana		-	0,01	0,01	-
<i>Gallinago paraguaiiae</i> , Becasina Común		0,01	-	-	-
<i>Nycticryphes semicollaris</i> , Aguatero		-	-	0,04	-
<i>Ardea alba</i> , Garza Blanca		-	-	0,01	-
<i>Plegadis chihi</i> , Cuervillo de Cañada		-	0,01	-	-

<i>Nothura maculosa</i> , Inanbú Común	0,03	-	-	-
<i>Rhynchotus rufescens</i> , Colorada	0,01	0,01	-	-

---

Tabla 2 – Resultados de las comparaciones de medias [ANOVA (F) y Kruskal-Wallis (H)] entre los cuatro tipos de manejo de ganado vacuno en marismas de Bahía Samborombón para las variables de vegetación (altura y cobertura) y aves (riqueza, abundancia, EPC: especies de pasto corto, EPA: especies especialista de pasto alto, GPA: especies generalistas de pasto alto, PC-PA: *Asthenes hudsoni*). Referencias: (–) significa que ese grupo de aves fue registrado solo en un tipo de manejo (ver Figura 6). \*p<0.05, \*\*p<0.01.

	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	May	Jul
<i>Vegetación</i>									
Altura (F <sub>3,27</sub> )			24,86*	42,50*	38,32*	12,19*	3,50**	7,45*	4,15**
Cobertura (F <sub>3,27</sub> )			6,31*	18,18*	18,38*	7,70*	3,29	7,37*	9,90*
<i>Aves</i>									
Riqueza (F <sub>3,28</sub> )	0,30	0,13	0,09	2,88	2,04	0,62	1,11	2,12	4,72**
Abundancia(F <sub>3,28</sub> )	0,11	0,471	2,561	1,524	1,993	2,042	2,326	2,387	4,441**
EPC (F <sub>2,21</sub> )	3,96**	7,63*	5,38**	1,86	15,26*	9,25*	4,10**	-	4,33**
EPA (F <sub>2,20</sub> )	5,52	16,09*	15,78*	12,02*	15,61*	46**	-	9,973*	77
GPA (F <sub>2,21</sub> )	0,56	3,00**	4,36**	2,04	1,45	0,76	-	0,42	0,54
PC-PA (H <sub>1,16</sub> )	-	2,45	0,01	-	-	0,08	1,14	0,01	-

Figura 1 – Área de estudio dentro de la Bahía Samborombón (marcado con un cuadrado), costa del Río de la Plata, Argentina



Figura 2 – Diseño de muestreo para determinar el efecto de diferentes manejos ganaderos sobre las aves de marismas en la Bahía Samborombón.

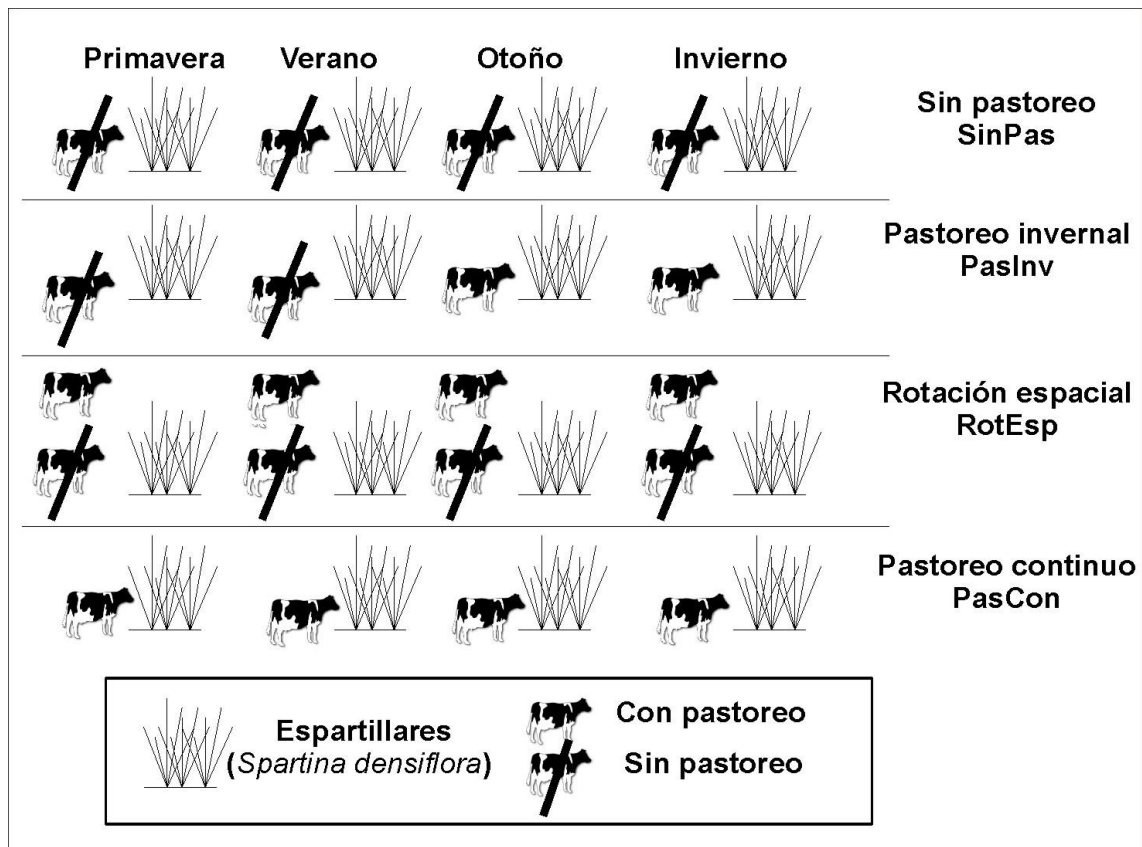


Fig. 3 – Pastizal de *Spartina densiflora* altamente pastoreada (A) y sin pastoreo (B).

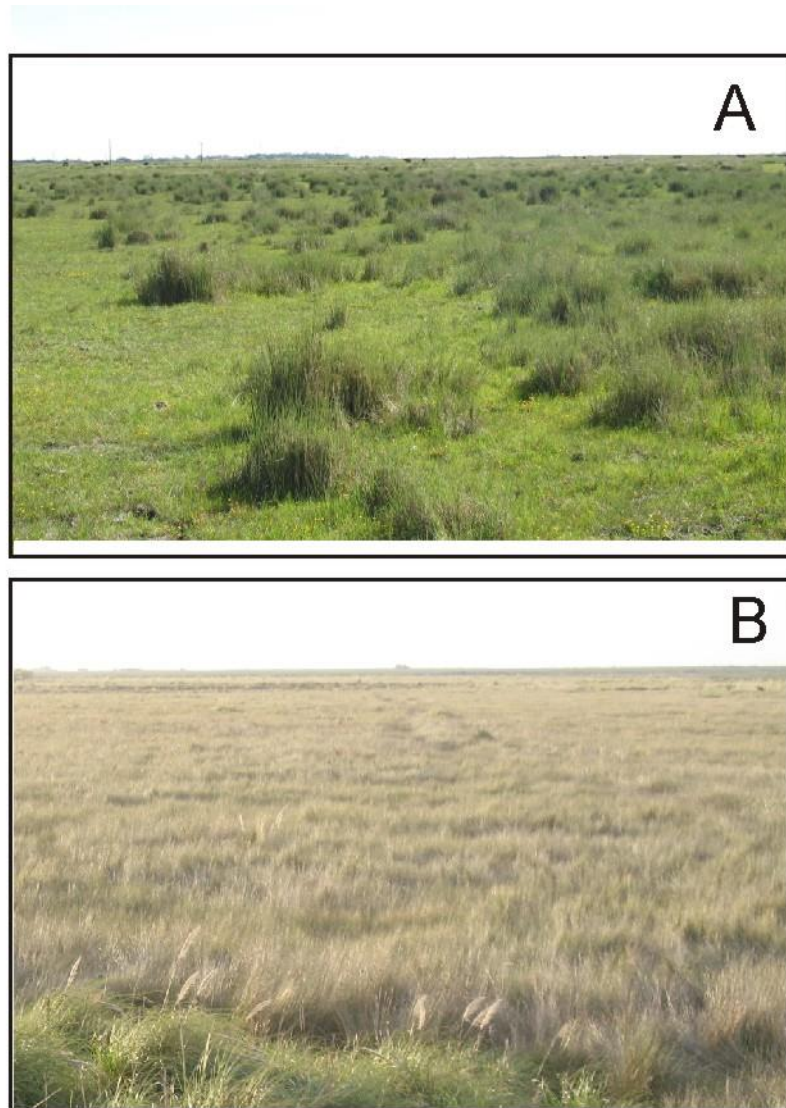


Figura 4 – Altura promedio de la vegetación (A) y cobertura de pasto alto (B) por transecta por tratamiento por fecha de muestreo en marismas en la Bahía Samborombón. Referencias RotEsp: Rotación espacial, PasInv: Pastoreo invernal, PasCon: Pastoreo continuo, SinPas: Sin Pastoreo. La línea cortando las cajas representa la media, las cajas el error estándar y las líneas el desvío estándar. Letras diferentes encima de las líneas representan diferencias significativas entre tratamientos después de realizar pruebas de ANOVA y pruebas *a posteriori* de Tukey. Los datos del tratamiento SinPas fueron registrados hasta enero ya que el área de estudio fue quemada accidentalmente.

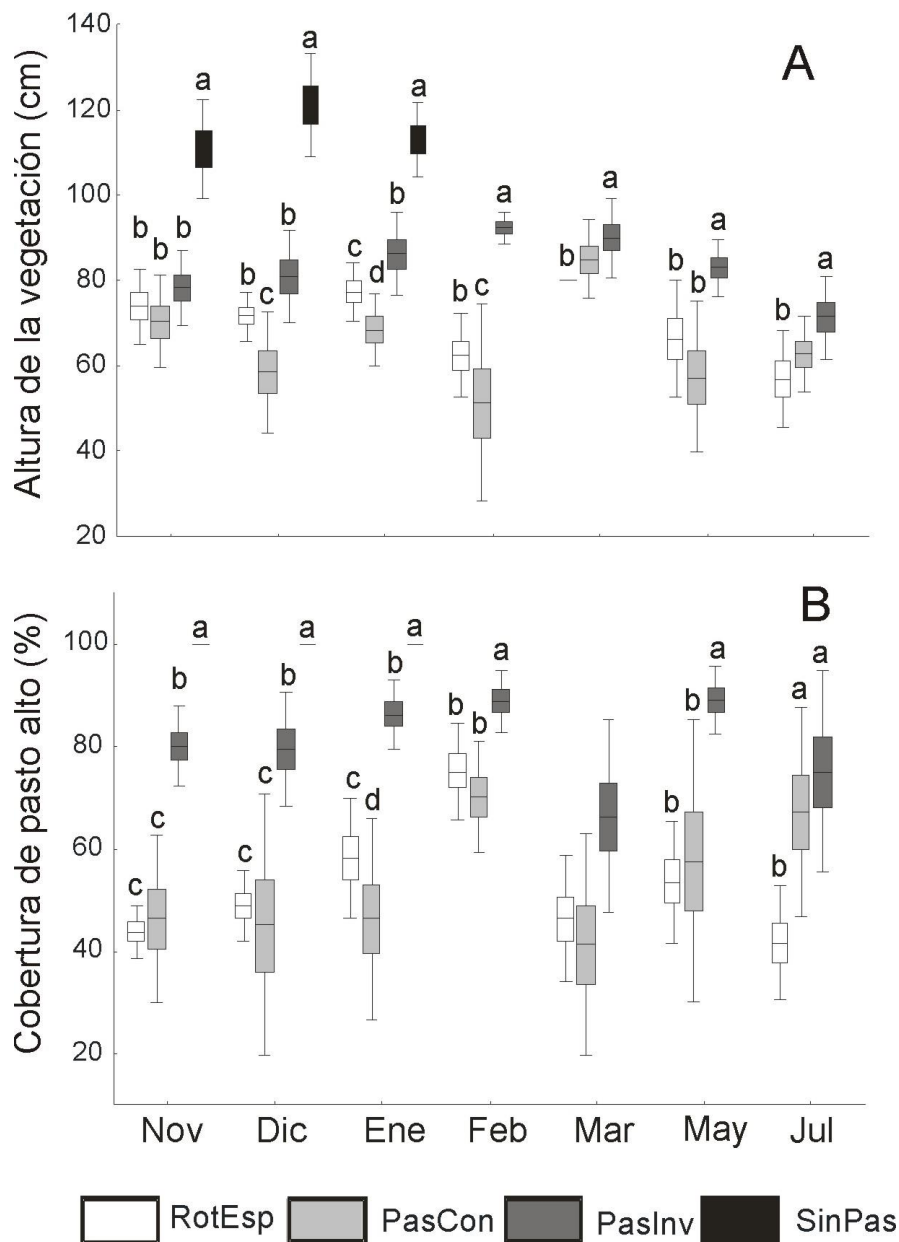


Figura 5 – Número promedio de especies (A) y de individuos de aves (B) por transecta por tratamiento de pastoreo por fecha de muestreo en marismas de la Bahía Samborombón. Referencias RotEsp: Rotación espacial, PasInv: Pastoreo invernal, PasCon: Pastoreo continuo, SinPas: Sin Pastoreo. La línea cortando las cajas representa la media, las cajas el error estándar y las líneas el desvío estándar. Letras diferentes encima de las cajas representan diferencias significativas entre tratamientos después de realizar pruebas de ANOVA y pruebas *a posteriori* de Tukey.

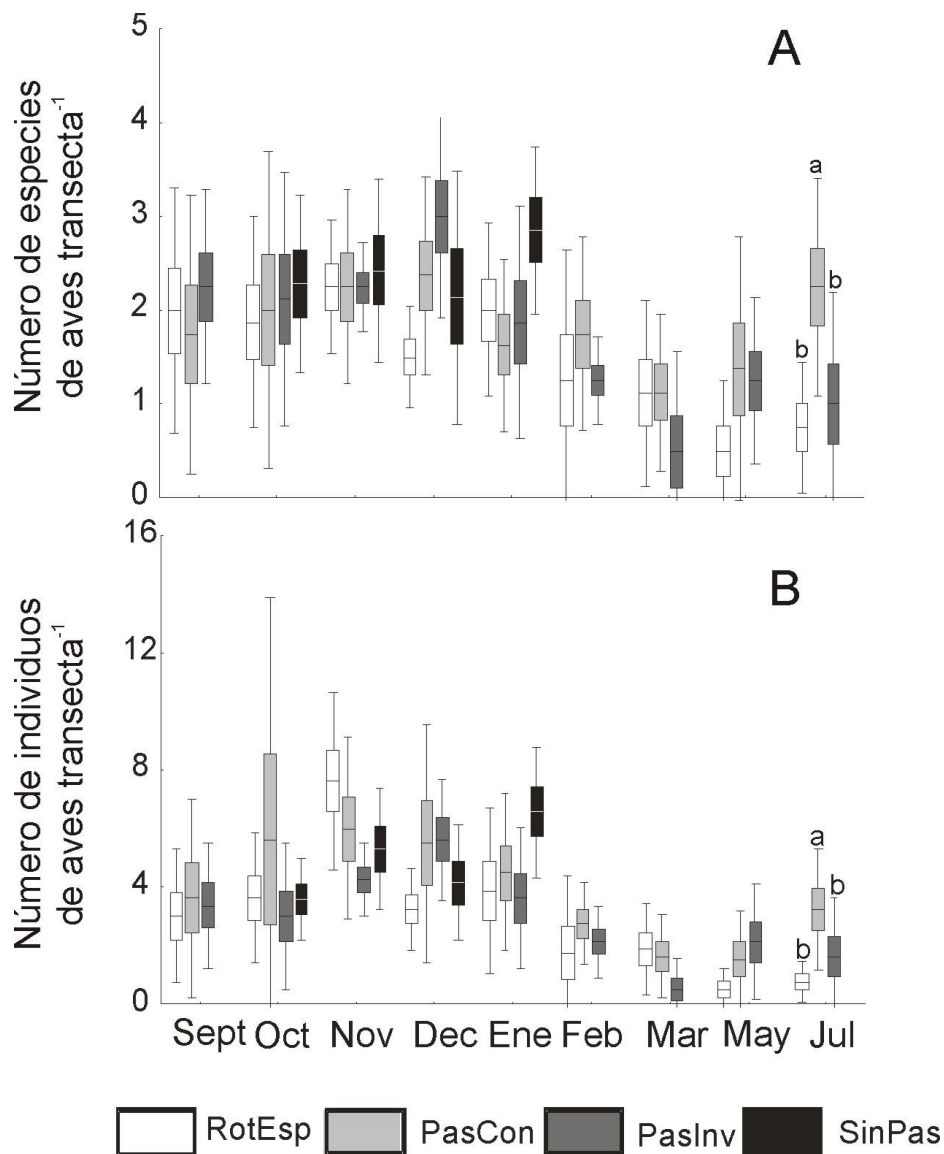


Figura 6 – Número de individuos por grupos de aves (EPC: especies de pasto corto; EPA: especies especialistas de pastizal alto; GPA: especies generalistas de pastizal alto: PC-PA: *Asthenes hudsoni*) por transecta asociados a tres manejos de ganado doméstico (RotEsp, PasInv/PasCon) y un área control (SinPas) en marismas de *Spartina densiflora* de la Bahía Samborombón. La línea cortando las cajas representa la media, las cajas el error estándar y las líneas el desvío estándar. Letras diferentes encima de las cajas representan diferencias significativas entre tratamientos después de realizar pruebas de ANOVA y pruebas *a posteriori* de Tukey. Las especies representadas en cada grupo son detalladas en la Tabla 2.

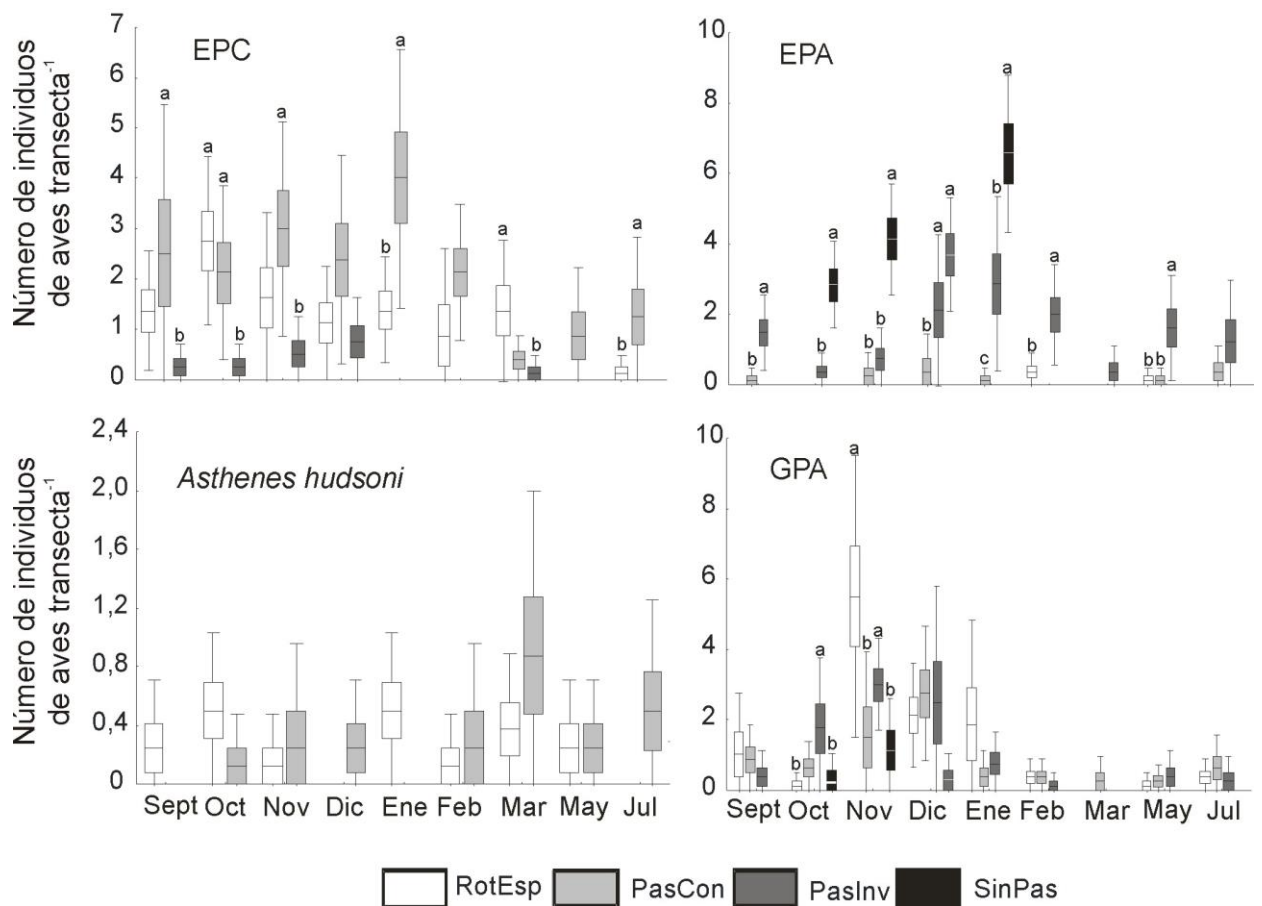
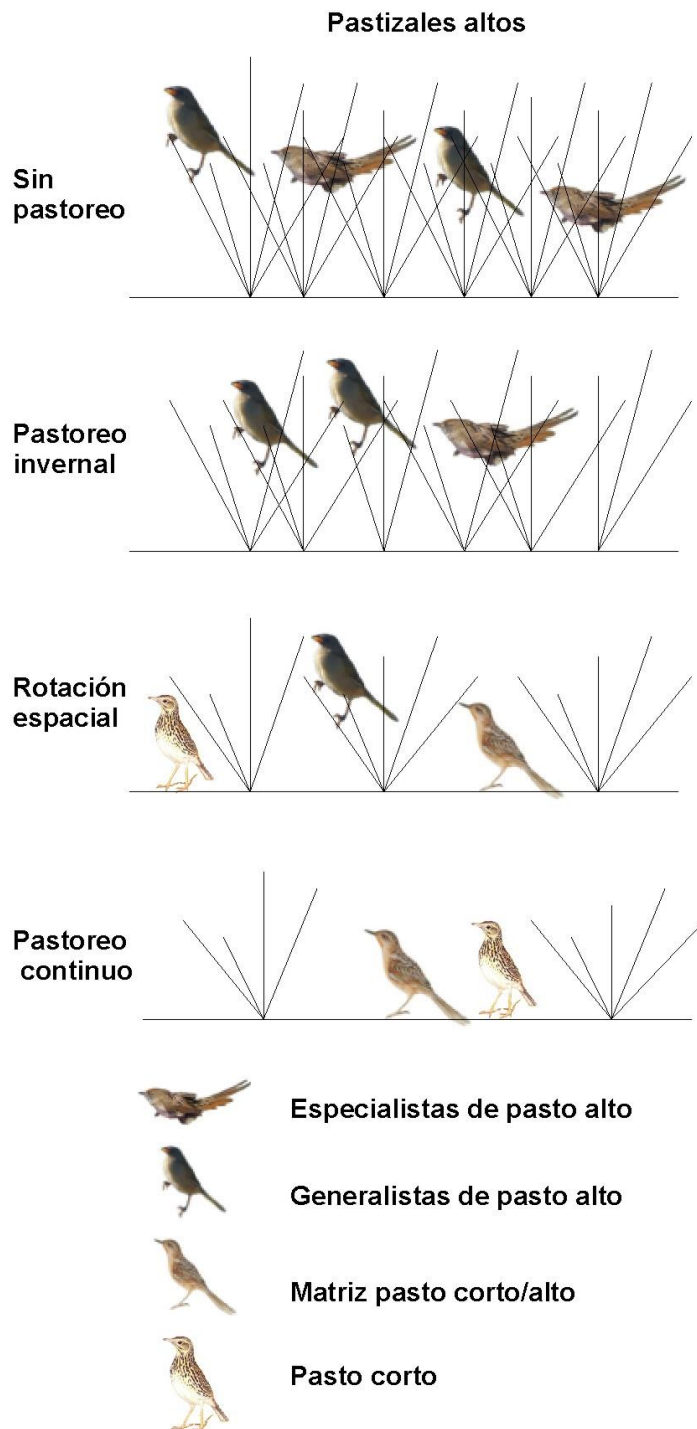


Figura 7 – Representación esquemática de la fisonomía de la vegetación y de los grupos de aves, agrupados por afinidad de hábitat, representados en diferentes tipo de manejo ganadero en marismas de la Bahía Samborombón.



## CAPÍTULO II:

PASTOREO POR GANADO SOBRE MARISMAS DE *SPARTINA*  
*DENSIFLORA*: EFECTOS SOBRE EL ENSAMBLE DE AVES, LA  
SELECCIÓN DE SITIO DE NIDIFICACIÓN Y EL ÉXITO  
REPRODUCTIVO DE UNA ESPECIE ESPECIALIZADA A LA VIDA  
EN MARISMAS



## **Introducción**

Las marismas han sido modificadas por actividades humanas tanto directa como indirectamente, principalmente por recuperación de tierras, pastoreo por ganado con quemas de la vegetación, producción de sal, acuicultura, control de insectos, polución (ej. eutroficación) e introducción de especies (ver Adam 2002). Todas estas amenazas han alterado las funciones ecosistémicas de las marismas, tales como la producción primaria, el ciclado de nutrientes y el refugio para la biodiversidad (Peterson et al. 2008). Específicamente, la pérdida y degradación de hábitat de pastizal y pajonales de marismas por pastoreo de ganado ha sido considerado como la primera causa de la declinación de varias poblaciones de aves (Knopf 1994, Vickery et al. 1999, Sauer et al. 2005). El pastoreo por ganado causa tanto efectos directos como indirectos sobre la fauna silvestre por medio de cambios en la biodiversidad de plantas (Bakker et al. 2008), estructura del hábitat (Vickery et al. 2001), disminución en la biomasa de artrópodos foliares (Dennis et al. 2008), cambios en sitios adecuados para la nidificación y alimentación para aves (Vickery et al. 2001, Chase 2002), lo que afecta el éxito reproductivo (ej., Sutter y Ritchison 2005) y resulta en una alteración de la riqueza y abundancia de especies de aves (ej., Comparatore et al. 1996, Gonnet 2001, Isacch et al 2005).

Las marismas del Atlántico Sudoccidental (ASO) han sido relativamente menos perturbadas que otras marismas alrededor del mundo (Silliman et al. 2009). Gran parte de estas marismas se desarrollan a lo largo de áreas costeras de las grandes planicies Pampeanas (ej. Pastizales del Río de la Plata; Soriano et al. 1991). La región Pampeana ha sido el escenario de un importante desarrollo agropecuario, especialmente durante el siglo XX, soportando una vasta industria ganadera y un rápido incremento de la agricultura (Soriano et al. 1991). Durante los primeros 80 años del siglo XX los cultivos

mostraron un incremento de 6 a 26 millones de ha. Los agro-ecosistemas remplazaron a los pastizales en la mayor parte de la región dejando pastizales naturales o semi-naturales en buen estado de conservación solo en áreas con impedimentos naturales al desarrollo de la agricultura (León et al 1984), tales como son los ambientes de marismas. En consecuencia, los pastizales halófilos que conforman la marisma actúan como refugio de aves amenazadas, tales como *Spartonoica maluroides*, *Porzana spiloptera* y *Asthenes hudsoni* (Martínez et al. 1997, Isacch et al. 2004, Cardoni et al. 2007, López-Lanús et al., 2008, Birdlife 2010). *Spartonoica maluroides*, (Remsen 2003, Isacch et al. 2004, Cardoni et al. 2007, Llambías et al. 2009) y *Porzana spiloptera* (Martínez et al. 1997, Isacch et al. 2004) están altamente asociadas a vivir y reproducirse en marismas de *Spartina densiflora*. Además, los ambientes de marismas confieren refugio para animales silvestres de pastizales que en el pasado mostraban amplios rangos de distribución pero ahora principalmente están confinados a las marismas, las cuales presentan un relativo buen estado de conservación en relación a los pastizales de tierras altas (Bilenca y Miñarro 2004). Un caso representativo son el Venado de las Pampas (*Ozotoceros bezoarticus celer*), que presenta una población remanente en marismas de la Bahía Samborombón (Vila et al. 2008), o como en los casos de especies típicas de pastizal que son encontradas con alta frecuencia en ambientes de marismas, tales como el Gato Montés (*Leopardus geoffroyi*), el Ñandu (*Rhea americana*), el Lechuzón de Campo (*Asio flammeus*), la Ratona Aperdizada (*Cistothorus platensis*), el Cachilo Canela (*Donacospiza albifrons*), el Verdón (*Embernagra platensis*), el Espinero Pecho Manchado (*Phacellodomus striaticollis*), entre otras (Isacch et al. 2004, Canepuccia et al. 2007, 2008, Cardoni et al. 2007).

El manejo de estas marismas para uso ganadero involucra quemar de la vegetación para mejorar los pastos para la producción. Tanto el fuego como el pastoreo

generan una reducción del dosel de la vegetación, donde los efectos perjudiciales sobre las aves dependerán de la especie (Isacch et al 2004). Pero, si el manejo es semi-intensivo, la combinación de fuego y pastoreo podrían crear condiciones favorables para muchas especies (Severson 1990). La manera de cómo las aves responden a las modificaciones del hábitat ha sido ampliamente estudiado en muchos sistemas alrededor del mundo, y los resultados indican que estos dependen de la magnitud, intensidad y frecuencia de las modificaciones producidas sobre el hábitat y la particular tolerancia de las especies de aves locales a estos cambios. El patrón habitual es que las especies de aves especializadas, es decir especies con requerimientos limitados para nidificar o alimentarse, son las primeras afectadas por bajos niveles relativos de disturbio. Mientras que ciertos disturbios pueden ser perjudiciales para algunas especies, bajos niveles o disturbios intermedios pueden incrementar la diversidad del hábitat y por ende incrementar la diversidad de aves (Severson 1990). Cambios en la vegetación por disturbios pueden alterar factores críticos para las aves tales como la disponibilidad de alimento, sitios de nidificación y resguardo ante predadores. Los individuos seleccionan hábitats que les provean la más favorable combinación de recursos que les permita desarrollar múltiples actividades (Hildén 1965, Fretwell y Lucas 1970, Block y Brennan 1993, Steele 1993).

En este capítulo también se estudio el efecto del pastoreo por ganado sobre las aves de marismas, pero a diferencia del capítulo 1 se profundizo en cuestiones comportamentales y reproductivas de las aves asociadas a marismas. Otra diferencia es que el manejo ganadero que se estudia en el presente capítulo incluye quemas de la marismas, factor que no fue incluido en el manejo ganadero evaluado en el Capítulo 1. Debido a que las marismas no son muy productivas para el desarrollo ganadero (Marino 2008), algunos productores manejan sus campos de manera extensiva (DA Cardoni y JP

Isacch, obs. pers.), de esta forma pueden registrarse marismas con diferente intensidad de fuego y pastoreo vacuno. Dado estos antecedentes, los objetivos de este capítulo fueron: (1) evaluar cambios en la abundancia, riqueza y composición de aves bajo diferentes intensidades de fuego y pastoreo en marismas de *Spartina densiflora* de la Laguna Mar Chiquita (provincia de Buenos Aires); (2) determinar los efectos del fuego-pastoreo sobre la selección de sitios de nidificación y éxito reproductivo en una especie de ave especializada a la marisma; y (3) evaluar experimentalmente la tasa de depredación e identificar depredadores.

## **Materiales y Métodos**

### *Área de Estudio*

El estudio fue llevado a cabo en la laguna costera Mar Chiquita (37° 40' 9'' S, 57° 23' 9'' O; Reserva de Biosfera MAB-UNESCO; Fig. 1). Los principales hábitat alrededor de la laguna son intermareales fangosos y amplias planicies dominadas por plantas halófilas, cuya especie dominante es la gramínea *Spartina densiflora* (Isacch et al. 2006). Los campos de la región están dedicados principalmente a la producción de ganado y cultivos (León et al. 1984, Maceira et al. 2005). La reserva incluye tanto áreas de dominio gubernamental (nacional, provincial, municipal) donde el uso de la tierra esta restringido, como áreas de dominio privado (~60 % de la superficie de la Reserva), donde el principal uso de la tierra es la producción de ganado y no existe ninguna limitación de manejo (Isacch 2008).

### *Muestreos de aves y vegetación*

Los muestreos fueron realizados en marismas de *Spartina densiflora* con diferente frecuencia de fuego y carga de ganado doméstico. Se identificaron 3 categorías de uso de la tierra (Fig. 1): (I) Bajo Pastoreo (BP): los marismas son quemadas solo en invierno y tienen una baja carga de ganado (0.6 cabezas/ha); (II) Alto Pastoreo (AP): las marismas son quemadas a lo largo de todo el año y presentan una alta carga de ganado (1.3 cabezas/ha); (III) Sin Pastoreo (SP): las marismas están excluidas al pastoreo desde hace al menos 6 años. Se distribuyeron aleatoriamente ocho transectas (método de transecta de ancho fijo, 100 x 60 m; Cardoni et al. 2007) en cada una de las categorías de uso de la tierra que fueron usadas para muestrear aves y vegetación. Cada transecta fue muestreada 4 veces por estación (ej. verano, otoño, invierno y verano) registrando especie de ave y número de individuos. Los muestreos de vegetación incluyeron dos muestras (1\*1 m) por cada una de las transectas, y se realizaron en verano e invierno. En cada muestra de vegetación se registró el porcentaje de cobertura de la vegetación y la altura media del estrato de pasto alto. Las dos muestras de vegetación fueron promediadas para cada transecta.

Se identificaron *a priori* cuatro grupos de aves en relación a su dependencia con el pasto alto: (1) *Especies Especialista de Pastizal Alto* (EPA): aquellas que requieren alta cobertura de pastizal alto para nidificar y alimentarse y viven dentro de la mata de vegetación; (2) *Especies Generalistas de Pastizal Alto* (GPA): aquellas que necesitan pasto alto para nidificar y alimentarse pero eventualmente usan otros ambientes y pueden alimentarse sobre el suelo; (3) *Matriz de Pasto Corto y Alto* (PC-PA): este grupo está representado por una sola especie (*Asthenes hudsoni*) con particulares requerimientos, ya que esta usa una matriz de pasto corto y alto, pero nidifica en matas de pasto alto; y (4) *Especies de Pasto Corto* (EPC), son especies que encuentran sus requerimientos para nidificar y alimentarse en pasto corto, pero eventualmente habita

ambientes con pasto alto cuando la cobertura cae abruptamente y son parcialmente remplazados por especies de plantas de pasto corto (*Distichlis spp*). Las especies pertenecientes a estos grupos están detalladas en la Tabla 1, y el criterio para definir los requerimientos de hábitat fue basado sobre estudios realizados en ambientes similares (Comparatore et al. 1996, Isacch y Martínez 2001, Isacch et al. 2001, 2004, Cardoni et al. 2007). Las especies de aves fueron descritas con sus nombre científicos, los nombre vulgares están detallados en la tabla correspondiente a la lista de aves registradas durante los muestreos (Tabla 1)

Se evaluaron las hipótesis nulas de no diferencia de medias entre las tres intensidades de pastoreo por ganado para las variables de aves (riqueza, abundancia y grupos de aves) y vegetación (altura y cobertura) mediante pruebas de ANOVA. Pruebas *a posteriori* de Tukey fueron realizadas cuando fue necesario (Zar 1999). Cuando los supuestos de las pruebas paramétricas fueron violadas aún luego de ser transformadas, se utilizaron pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis y pruebas *a posteriori* de Student-Newman-Keuls para identificar diferencias.

#### *Densidad de nidos, selección de sitios de nidificación y éxito reproductivo*

Las marismas del ASO están habitadas por un bajo número de especies de aves (Isacch et al. 2004, Greenberg y Maldonado 2006). Una de ellas es *Spartonoica maluroides*, que es una especie abundante y altamente asociada a vivir en marismas de *Spartina densiflora* (Remsen 2003, Isacch et al. 2004, Cardoni et al. 2007, Llambías et al. 2009). De hecho su nombre tanto vulgar como específico hacen referencia a su asociación con el Espartillar (comunidad vegetal dominada por *Spartina*). Por lo tanto, para determinar el efecto del uso de las marismas para pastoreo de ganado doméstico sobre variables relacionadas al éxito reproductivo en marismas de *S. densiflora*, se

focalizó sobre esta especie. Los nidos de otras especies fueron también registrados, pero el bajo número impidió realizar comparaciones. Sin embargo, dado que es el primer estudio que describe el ensamble de aves nidificando en marismas de *S. densiflora*; datos descriptivos fueron incluidos en el estudio.

Sistemáticamente se buscaron nidos, caminado activamente durante 5 horas 3 veces durante dos estaciones reproductivas (2006 y 2007) en las mismas marismas que se realizaron los muestreos de aves y vegetación (BP: marismas con baja presión de pastoreo; AP: marismas con alta presión de pastoreo; SP: marismas excluidas de ganado).

Los nidos fueron marcados, geoposicionados con GPS y posteriormente visitados en intervalos de 2-4 días registrando el número de huevos, fecha de eclosión y de emancipación, y eventos de depredación. Se consideró que un nido estaba depredado si el nido, huevos o pichones habían sido dañados o removidos entre visitas. Con esta información, se estimó el tamaño de la nidada, el éxito de eclosión y de emancipación (Bart y Robson 1982, Klett et al. 1986, Martin y Geupel 1993). Procedimientos estándares fueron seguidos para evitar la atracción de depredadores al nido durante los muestreos (Martin y Geupel 1993). En cada sitio del nido se realizaron muestreos de vegetación, determinando la cobertura de vegetación (CV) alrededor del nido y la altura de la vegetación de la mata de vegetación en donde estaba ubicado el mismo. Además, un muestro de vegetación (1\*1 m; altura y cobertura de vegetación) en un sitio aleatoriamente elegido fue realizado dentro del mismo parche donde fue encontrado el nido para evaluar la selección de sitio de nidificación a escala de micro hábitat. Para evaluar el efecto de la fragmentación de la marisma producto del manejo ganadero sobre el éxito reproductivo de *Spartonoca maluroides* se muestrearon variables a escala de parche, como el área (AREA) y perímetro (PERI) del parche donde fue encontrado el

nido, y la distancia desde el nido hasta el borde más cercano del parche (DMB). Además, se registraron variables a micro-escala que relacionan el nido con la vegetación, como la altura del nido sobre el suelo (ABN) y altura de la vegetación sobre el nido (ASN). También, se registró el

Una prueba de t fue utilizada para evaluar la hipótesis nula de no diferencia de medias para las variables del nido entre marismas de *Spartina densiflora* con y sin pastoreo. Además, una prueba de ANOVA de dos vías fue utilizada para evaluar la hipótesis nula de no diferencia en la selección de sitio de reproducción entre el sitio del nido y un punto al azar dentro del mismo parche en donde estaba el nido, y entre marismas con y sin ganado (Zar 1999). Por lo tanto, los dos factores usados para el ANOVA de dos vías fueron selección de sitio (nido-punto al azar) y el manejo (BP, AP, SP).

Para calcular el efecto del pastoreo de ganado sobre el éxito reproductivo de *Spartonicoa maluroides*, se calculó la tasa de éxito de nidificación usando el estimador de la tasa de supervivencia diaria (TSD) disponible en el programa MARK (White y Burnham 1999). TSD fue usado para estimar las probabilidades acumulativas de supervivencia del nido. Mediante el uso del programa MARK primero se construyeron modelos incorporando diferentes combinaciones de co-variables individuales que podrían estar explicando la supervivencia del nido (año, pastoreo, cobertura de la vegetación; altura de la vegetación; altura del nido sobre el suelo; altura de la vegetación sobre el nido; área del parche donde se ubicaba el nido; perímetro del parche donde se ubicaba el nido; distancia desde el nido al borde más cercano del parche). Posteriormente estos modelos fueron comparados con la hipótesis nula determinada por el modelo de supervivencia constante  $S(.)$ , el cual no incluía ninguna co-variable. Estimaciones para modelos específicos fueron obtenidas usando el parámetro *beta*, y las

comparaciones entre modelos fueron basadas sobre el *Akaike's Information Criterion* (AICc). El modelo con menor AICc fue considerado de tener el mejor ajuste. (Burnham y Anderson 1998).

#### *Experimento de depredación de nido*

Debido a que cambios en la estructura del hábitat son esperados de generar cambios en las tasas de depredación, las aves pueden responder a estos cambios modificando la altura en donde ubican el nido para compensar el cambio en la estructura del ambiente y disminuir la detectabilidad del nido (Martin 1988, Remes 2005, Colombelli-Négrel y Kleindorfer 2008). El pastoreo genera hábitat más abiertos por lo que los nidos ubicados cerca del suelo estarían más visibles para los depredadores terrestres. Por lo tanto se predice que en marismas pastoreadas los nidos ubicados a mayor altura tendrán menor depredación. La utilización de nidos artificiales es una herramienta útil y no invasiva para evaluar mecanismos ecológicos y comportamentales que influyen el riesgo de depredación en la nidificación de aves (Bayne y Hobson 1999). Se realizó un experimento con nidos artificiales para evaluar las tasas de depredación de nidos a diferentes alturas del suelo. Los potenciales depredadores que habitan las marismas de *Spartina densiflora* son el Ratón de Pastizal Pampeano (*Akodon azarae*) y el Hociquito Rojizo (*Oxymycterus rufus*), con un porcentaje de ocurrencia del 70 y 25 %, respectivamente (Baladrón 2010). Las potenciales aves depredadoras de nidos se determinaron con los datos obtenidos durante los muestreos de aves. Los nidos artificiales fueron construidos usando tallos y hojas de *S. densiflora*, la misma vegetación de los nidos de *Spartonoica maluroides*, y tuvieron la forma de una copa abierta. Se colocaron 54 nidos en un parche de gran extensión de *S. densiflora* (cobertura media de la vegetación = 81 %, y altura media = 85 cm.). Los nidos fueron

distribuidos a tres alturas del suelo: SS: sobre el suelo; AM: a 17 cm del suelo., la altura promedio observada para nidos reales; AD: a 34 cm del suelo, doble de la altura media para nidos reales. Los nidos fueron situados en grupos de tres, uno por categoría de altura de nido, separados por 1 m. Los grupos fueron separados por una distancia de 25 m. A cada nido se le colocó un huevo de plastilina del mismo tamaño (17,7 x 14 mm) y color que los huevos de *S. maluroides* (Fraga y Narosky 1985), los cuales fueron atados firmemente al nido por un hilo fino. Un nido fue considerado depredado si el huevo no se encontró en el nido o si este presentaba marcas. Las marcas sobre huevos depredados que pudieron ser recuperados una vez que se corrió el experimento fueron identificadas. En los casos que se registraron marcas de dientes de roedores sobre los huevos, estas fueron comparadas con dientes de roedores que usan la marisma provenientes de la colección de cráneos disponible en el laboratorio de Vertebrado de la Universidad Nacional de Mar del Plata.

Se uso una prueba de Chi-cuadrado para evaluar la hipótesis nula de no diferencia en la frecuencia de depredación entre las tres categorías de altura de nido.

#### *Respuesta a la reducción de vegetación de Sparthonoica maluroides*

Para evaluar la respuesta de *Sparthonoica maluroides* a cambios en la altura del pastizal (generado por fuego y pastoreo) y evaluar la dependencia de parches de pasto alto, se capturaron individuos 45 días posteriores al periodo reproductivo usando redes de niebla. Se diseño un sencillo experimento de liberación en donde las aves capturadas fueron llevadas a un área cercana altamente pastoreada (altura vegetación = 2.91 cm., SD = 2.5). El punto de liberación distaba 125 m al parche más cercano de pasto alto de *Spartina densiflora*, con un área de 2 ha. Todas las aves fueron liberadas en el mismo punto, y se registro el sitio donde el individuo paró, considerando las dos opciones

disponibles: sobre un parche de vegetación corto (< que 15 cm.) o alto (> 80 cm.). Se uso una prueba de Chi-cuadrado para evaluar la hipótesis nula de no diferencia en la frecuencia de elección por *S. maluroides* de parche de vegetación corta o alta.

## Resultados

### *Vegetación y aves*

La vegetación estuvo compuesta casi exclusivamente por *Spartina densiflora*; solamente en el 2 % del total de los muestreos se registraron otras especies vegetales. La cobertura de pastizal alto fue mayor en las cuatro estaciones del año en marismas sin pastoreo (SP) que en aquellas con baja (BP) y alta presión de pastoreo (AP), y en BP fue mayor que en AP (verano:  $F_{2,19} = 865.33$ ,  $P < 0.001$ ; otoño:  $F_{2,19} = 372.99$ ,  $P < 0.001$ ; invierno:  $F_{2,19} = 209.97$ ,  $P < 0.001$ ; primavera:  $F_{2,19} = 257.06$ ,  $P < 0.001$ ; Fig. 2A). La altura de la vegetación mostró un patrón similar, con mayores valores en SP que en AP en las cuatro estaciones. La altura de *S. densiflora* en cambio fue mayor en SP que en BP solo en invierno y primavera (verano:  $H_2=14.57$ ,  $P<0.001$ ; otoño:  $H_2 = 15.65$ ,  $P < 0.05$ ; invierno:  $F_{2,19} = 370.05$ ,  $P < 0.001$ ; primavera:  $F_{2,19} = 486.62$ ,  $P < 0.001$ ; Fig. 2B).

Se registraron un total de 18 especies de aves usando la marisma de *Spartina densiflora* con diferentes presiones de uso ganadero (Tabla 1). La abundancia de aves fue similar entre las categorías de manejo en verano y otoño (verano:  $F_{2,17} = 2.40$ ,  $P = 0.11$ ; otoño:  $F_{2,17} = 1.10$ ,  $P = 0.35$ ; Fig. 3A). En invierno, la abundancia de aves fue mayor en SP que en BP ( $F_{2,17} = 4.69$ ,  $P < 0.05$ ; Fig. 3A), y en primavera fue mayor en SP y AP que en BP ( $F_{2,17} = 5.09$ ,  $P < 0.05$ ; Fig. 3A). La riqueza de aves fue similar entre diferentes manejos de pastoreo en verano, otoño e invierno (verano:  $F_{2,17} = 1.70$ ,  $P =$

0.21; otoño:  $F_{2,17} = 0.85$ ,  $P = 0.44$ ; invierno:  $F_{2,17} = 3.39$ ,  $P = 0.06$ ), y en primavera fue mayor en SP que BP ( $F_{2,17} = 5.676$ ,  $P < 0.05$ ; Fig. 3B). Los grupos de especies de aves de pastizal alto, tanto las especialistas (EPA) como las generalistas (GPA; ver Tabla 1) fueron siempre registradas en marismas SP y BP. El grupo EPA presentó mayor abundancia en SP que en BP solamente durante primavera ( $t_{12} = 2.20$ ,  $P < 0.05$ ; Fig. 4A). El grupo GPA presentó mayor abundancia en BP que en SP solo en Verano (Fig. 4B). Las especies asociadas a pasto corto (EPC) fueron registradas solamente en marismas con alta presión de pastoreo, mientras que *Asthenes hudsoni* (grupo PC-PA) fue registrada solamente en marismas con BP (Tabla 1).

#### *Densidad de nidos, selección de sitios de nidificación y éxito reproductivo*

Se encontraron 58 nidos pertenecientes a 7 especies de aves en marismas de *Spartina densiflora* sin pastoreo, y 42 nidos de 5 especies en marismas pastoreadas en dos temporadas reproductivas (Tabla 2). En marismas con alta tasa de quema y de pastoreo ningún nido fue encontrado, ya que la cobertura de pastizal alto fue completamente removida y la fisonomía fue reemplazada por un estrato de pasto corto (siempre menor que 15 cm.).

*Spartonoica maluroides*, fue la especie mas abundante que uso la marisma de *Spartina densiflora* para nidificar, registrándose un total de 52 nidos durante las dos temporadas (Tabla 2). La puesta de *S. maluroides* por nido presentó mayor número de huevos en 2006 (media = 3.5, DE = 0.57) que en 2007 (media = 3.07, DE = 0.64;  $t = 2.15$ , g.l. = 41,  $P < 0.05$ ), el resto de las variables fueron similares entre años (número de pichones, cobertura de la vegetación, altura de la vegetación, altura del nido sobre el suelo, altura de la vegetación sobre el nido, área del parche donde se ubicaba el nido, perímetro del parche donde se ubicaba el nido, distancia desde el nido al borde más

cercano del parche). En 2006 5 nidos fueron depredados (25%; 2 en SP y 3 en BP), y en 2007 19 nidos (59%; 10 en SP y 9 en BP)

La cobertura de la vegetación fue similar a nivel de sitio de nidificación tanto en nidos ubicados en marismas SP y BP, pero esta variable a nivel de parche (puntos al azar) fue mayor en SP que BP (ANOVA dos vías; punto al azar\*nido:  $F_{1,68} = 0.005$ ,  $P = 0.95$ ; BP\*SP:  $F_{1,68} = 25.84$ ,  $P < 0,00001$ ; punto al azar-nido \* BP-SP:  $F_{1,68} = 15.76$ ,  $P < 0,001$ , Fig.5A). La altura de la vegetación a nivel de sitio de nidificación fue diferente en marismas SP y BP, y a nivel de parche fue mayor en N-SP que en los sitios de nidificación tanto en marismas SP y BP (ANOVA dos vías; punto al azar\*nido:  $F_{1,52} = 4.54$ ,  $P < 0.05$ ; BP\*SP:  $F_{1,52} = 5.10$ ,  $P < 0.05$ ; punto al azar-nido \* BP-SP:  $F_{1,52} = 5.15$ ,  $P < 0.05$ , Fig. 5B).

La tasa de supervivencia diaria de nidos (TSD) de *S. maluroides* fue de 0.967 y 0.987 para 2006 y 2007, respectivamente; con una TSD global de 0.974. El modelo de efecto-fijo más parsimonioso de supervivencia de nido incluyó las variables AÑO y ABN. Este modelo fue 0.64 unidades mejor que el segundo modelo que solo incluyó la variable AÑO. Un tercer modelo que incluyó solo la variable ABN fue 0.77 unidades peor que el primer modelo (Tabla 2). El mejor modelo tuvo una pendiente positiva ( $\beta = 0.43 \pm 0.28$ ), indicando un incremento de la supervivencia del nido al aumentar la altura del nido sobre el suelo (ABN). La variable ABN, que tuvo un fuerte soporte en la TSD, fue similar entre años (2006 y 2007) para nidos localizados tanto en marismas SP ( $t = 1.20$ ,  $gl = 19$ ,  $P = 0.24$ ) como en marismas BP ( $t = 0.27$ ,  $gl = 21$ ,  $P = 0.79$ ), pero la ABN fue mayor en nidos localizados en N-BP que en N-SP ( $t = 2.15$ ,  $gl = 42$ ,  $P = 0.037$ ; Fig. 6).

#### *Experimento de depredación de nidos*

El experimento de depredación de nidos otorgó una importante información acerca del tipo e intensidad de depredación en marismas de *Spartina densiflora*. La depredación de nidos fue mayor en SS (18/18) y AD (18/18) que en AM (14/18) ( $\chi^2 = 8,640$ ,  $gl = 2$ ,  $P = 0.013$ ). Además, se encontró una diferencia en la frecuencia del tipo de depredadores de nidos a diferentes alturas ( $\chi^2 = 12,521$ ,  $gl = 4$ ,  $P = 0,014$ ), dado que las categorías SS y AM tuvieron solo marcas de roedores y nidos AD tuvieron tanto marcas de roedores (60%) como de aves (40%)

#### *Respuesta de Sparthonoica maluroides a la reducción de la altura del pastizal*

Se capturaron 20 individuos de *Spartonoica maluroides* (10 adultos y 10 juveniles). Todos los individuos fueron liberados en un gran parche de vegetación corta (~2,5 cm.) y en todos los casos volaron hacia parches de vegetación alta (> 85 cm.), indicando la alta dependencia de esta especie por parches de pasto alto durante sus movimientos dentro de la marisma.

## **Discusión**

La combinación de fuego y pastoreo por ganado doméstico en marismas de *Spartina densiflora* directamente cambió la estructura de la vegetación (cobertura y altura) e indirectamente modificó la riqueza, abundancia, composición y comportamiento reproductivo de aves asociadas a estos ambientes. Marismas sin pastoreo estuvieron compuestas por especies especialistas de pastizales alto (ej. *Spartonoica maluroides*, *Cistothorus platensis*). En cambio, marismas con alta intensidad de pastoreo estuvieron compuestas por aves típicas de pasto corto (ej. *Anthus correndera*, *Cinclodes fuscus*). Marismas con situaciones intermedias de pastoreo fueron usadas tanto por especies especialistas (EPA) como generalistas de pastizal alto

(GPA) y por la especie *Asthenes hudsoni* adaptada a vivir en una matriz de pasto corto y alto (Isacch et al. 2001, 2004).

Estudios acerca de los efectos de disturbios sobre hábitat de pastizal han demostrado que estos afectan la heterogeneidad del hábitat, mediante cambios generados en la composición y estructura de la vegetación (Vinton et al. 1993, Coppedge et al. 1998). La dinámica y estructura de la vegetación en pastizales está mediada por la variación en la intensidad y frecuencia de disturbios tales como el fuego y el pastoreo por ganado (Knapp et al. 1999, Powell 2008). Indirectamente, estas perturbaciones en la heterogeneidad del hábitat conllevan a cambios en la composición y dinámica de las comunidades de aves asociadas a ambientes dominados por gramíneas (Wiens 1974, 1997). Por ejemplo, el uso intensivo de fuego y pastoreo reduce espontáneamente la cobertura de la vegetación, homogenizando el paisaje, disminuyendo la disponibilidad de hábitats reproductivos para especies de aves de pastizal alto (Robbins et al. 2002). Los resultados encontrados en este estudio acerca de los efectos del fuego y del pastoreo de ganado en marismas de *Spartina densiflora* sobre los ensambles de aves, son en general explicados por el impacto directo de estos disturbios (fuego y pastoreo) sobre la estructura física de la vegetación, donde las aves respondieron diferencialmente dependiendo de sus requerimientos de hábitat. Las aves que utilizan pastos cortos (EPC) frecuentaron solo marismas altamente pastoreadas donde la vegetación fue relativamente corta (siempre < 20 cm.). La especie más abundante de este grupo fue *Anthus correndera*. Estudios realizados con *Anthus pratensis*, una especie emparentada a *Anthus correndera*, encontraron que esta selecciona sitios de alimentación con vegetación poco densa y con baja altura, y usa áreas altamente pastoreadas para alimentarse (Vandenberghe et al. 2009). La presencia de *Asthenes hudsoni* estuvo asociado a marismas de *S. densiflora* con baja intensidad de

pastoreo, caracterizadas por una matriz de vegetación corta y alta. Esta interesante especie, ha sido recientemente listada como un estatus de conservación a especie cercano a la amenaza para la Argentina (López-Lanús et al. 2008). *Asthenes hudsoni* muestra una alta afinidad a pastizales altos semi-abiertos de tierras bajas determinados por tempranos estados de sucesión luego de baja frecuencia de fuego y de presión de pastoreo (Comparatore et al. 1996, Isacch et al. 2001, Isacch et al. 2004), indicando que manejos semi-intensivos de pastoreo pueden ser beneficiosos para esta especie. Estudios desarrollados en Norteamérica también han encontrado que baja intensidad de pastoreo doméstico tuvo un efecto positivo sobre la abundancia de especies que requieren para vivir hábitat compuestos por matrices de pasto corto y alto, como *Ammodramus savannarum* (Vickery 1996, Powell 2008).

El uso de las marismas por aves cambio estacionalmente. Por ejemplo, *Spartonoica maluroides* fue más abundante en primavera-verano que en invierno en marismas SP y BP, pero *Cistothorus platensis* tuvo picos de abundancia en invierno. En marismas con BP *Anthus correndera* fue más abundante en invierno-primavera, mientras que *Cinclodes fuscus* y *Lessonia rufa* estuvieron solo presentes en otoño-invierno. La variación estacional de la abundancia a lo largo del año es un importante patrón a ser considerado para el manejo de marismas de *Spartina densiflora*. Sin embargo, dado que la estación reproductiva (primavera-verano) es una parte esencial del ciclo de vida para las aves, impactos, tales como el fuego deberían ser minimizados en este periodo.

La depredación de nidos es la principal causa de pérdida de nidada en aves (Ricklefs 1969). Muchos de los aspectos del comportamiento reproductivo de las aves (ej. selección de sitio de nidificación, ocultamiento del nido, defensa del nido) son considerados como estrategias anti-depredatorias para la reducción de la depredación de

la nidada (Montgomerie y Weatherhead 1988, Martin 1993, Meilvang et al. 1997, Boulton y Clarke 2003). Asimismo, incrementos en la densidad de la vegetación y de la heterogeneidad estructural del hábitat pueden reducir la probabilidad de depredación ya que ambas aumentan la crípsis del nido (Wilson et al. 2001). Aunque, en el presente capítulo el pastoreo por ganado con baja intensidad no afectó el éxito reproductivo de *Spartonoica maluroides*, esta especie colocó sus nidos a mayores alturas en marismas pastoreadas que en no pastoreadas. Este patrón podría estar indicando una estrategia anti-depredatoria para evitar o disminuir el riesgo de depredación vía terrestre (ej. roedores), ya que marismas pastoreadas tuvieron menor cobertura de vegetación que las marismas sin ganado, lo que haría que los nidos estén más visibles y accesibles para los depredadores terrestres. Otros estudios han encontrado que la altura del nido sobre el suelo es un factor crítico y determinante para la depredación, donde nidos más altos tuvieron menor tasa de depredación (Martin 1988, Remes 2005, Colombelli-Négrel y Kleindorfer 2008). También, las aves pueden modificar sus comportamientos y estrategias reproductivas para compensar el riesgo de depredación causado por el efecto del sitio de nidificación (Møller 1989, Cresswell 1997, Fontaine y Martin 2006). Si bien *Spartonoica maluroides* ajustó la altura del nido sobre el suelo, como una estrategia potencial para disminuir la depredación, esta especie también mostró una selección de sitio de nidificación a nivel de micro-escala. *S. maluroides* seleccionó similares valores de altura y cobertura de vegetación para la ubicación del nido tanto en marismas de *S. densiflora* pastoreadas como no pastoreadas, pero sin embargo las marismas presentaban diferentes valores de cobertura y altura de vegetación. A pesar de que las características de la vegetación (altura y cobertura) fueron diferentes entre marismas pastoreadas y no-pastoreadas, *S. maluroides* seleccionó similares valores de esas características de vegetación para colocar sus nidos. La especie *Ammodramus*

*caudacutus*, altamente especializada a reproducir en marismas de Norteamérica, coloca sus nidos seleccionando vegetación más densa y más alta comparado con los valores medios del parche de vegetación donde nidifica (Gjerdrum et al. 2005). Además, esta especie ajusta la altura del nido sobre el suelo en relación a la altura del nivel medio de marea del sitio de nidificación, colocando los nidos a mayor altura en marismas con mayor rango de marea reduciendo la probabilidad de pérdida por inundación, ya que la inundación es la mayor causa de pérdida de nidada para esta especie (DiQuinzio et al. 2002, Gjerdrum et al. 2005). Por lo tanto, en el comportamiento de selección de sitios de nidificación la altura del nido sería una importante variable para especies de aves de marismas (ej. *Spartonoica maluroides* en Sudamérica y el *Ammodramus caudacutus* en Norteamérica), ya que esta variables es clave en la perdida de nidada ya sea por depredación (*Spartonoica maluroides*) o por inundación (*Ammodramus caudacutus*).

El experimento de depredación reveló que la tasa de depredación fue menor en nidos ubicados a alturas intermedias que nidos ubicados sobre el suelo y a mayores alturas. Además, en los nidos ubicados a mayores alturas se reconocieron dos tipos de depredador: roedores y aves, y en cambio, en los nidos ubicados sobre el suelo y a alturas medias solo se reconocieron marcas de roedores. La relación entre el tipo de depredador y la intensidad de depredación a diferentes alturas, podría estar explicando la mayor supervivencia de nidos ubicados a alturas intermedias. Las marcas de los roedores disminuyeron en relación a la altura del nido, y las marcas dejadas por el pico de las aves solo fueron encontradas en los nidos altos. Por lo tanto, esto podría estar indicando un compromiso entre la altura del nido, el tipo de depredador y la tasa de depredación. Modificaciones de la estructura del hábitat podrían estar generando cambios en las decisiones de selección de hábitat para la nidificación en función de la evaluación de las características del hábitat que realiza el individuo sobre el riesgo

potencial de depredación. Los resultados del experimento de depredación estarían indicando que *Spartonoica maluroides* coloca sus nidos a mayor altura sobre el suelo en marismas pastoreadas que en no pastoreadas, como una manera de evitar la depredación por roedores, pero estaría comprometiendo el riesgo de depredación por aves. Dado que la supervivencia de los nidos de esta especie fue similar entre marismas con diferente grado de disturbio, el ajuste de la altura del nido podría cumplir un rol crítico para evitar la depredación.

La fuerte dependencia de *Spartonoica maluroides* de marismas con alta cobertura pudo ser probada con un simple experimento. En este la especie fue liberada en un contexto que simulaba una gran fragmentación de la marisma. La respuesta diferencial de especies a la pérdida de hábitat y/o fragmentación está relacionado con la variación inter-específica en la habilidad de persistir en un parche local o recolonizar otros parches moviéndose a través de un hábitat fragmentado (Vos et al. 2001). *S. maluroides* realiza movimientos estacionales disminuyendo en el área de estudio en invierno, probablemente migrando hacia el norte (D.A. Cardoni observ. pers.). La alta dependencia de esta especie de parches con vegetación densa y alta estaría indicando una elevada vulnerabilidad a la fragmentación, ya que esta especie necesita parches de vegetación alta y densa posiblemente por su alta vulnerabilidad a la depredación. La facilidad con que esta especie es capturada con redes de neblina (observ. pers.), podría ser una evidencia de esa relativa vulnerabilidad.

En función de los resultados encontrados en este trabajo sobre las aves de marismas, *Spartonoica maluroides* podría ser usada como una interesante especie modelo para estudios acerca de la conservación y ecología de las marismas del ASO, considerando la alta asociación a estos ambientes, la alta abundancia relativa de

individuos (Isacch et al. 2004, Cardoni et al 2007, este estudio) y densidad de nidos (este estudio) y por la respuesta comportamental a pequeños cambios en el hábitat.

Las marismas del ASO (ej Bahía Samborombón y Reserva Mar Chiquita) son los últimos refugios para muchas especies de aves amenazadas de pastizales de la Región Pampeana, lo cual determinó que hallan sido declaradas como Áreas de Importancia para la Conservación de las Aves (Di Giácomo 2005) y Áreas Valiosas de Pastizal (Bilenca y Miñarro 2004). El pastoreo por ganado doméstico sobre estos hábitats ha venido incrementando en los últimos años, como una consecuencia del desplazamiento generado por el avance de la agricultura (principalmente cultivos de soja, Paruelo et al. 2005), con serias amenazas sobre la vida silvestre asociadas a estos hábitats. Los resultados presentados en este capítulo son significantes en términos del entendimiento de cómo el incremento de la producción ganadera podría conllevar a cambios en las poblaciones de aves asociadas a marismas de *Spartina densiflora*. Altas presiones de pastoreo por ganado producen un importante cambio en la estructura del hábitat y en la composición del ensamble de aves. A la inversa, a bajas presiones de pastoreo los ensambles de aves típicos de marismas y el éxito reproductivo de una especie altamente especializada a estos ambientes (*Spartonoica maluroides*) no fueron afectadas. Por lo tanto, como fue propuesto por varios estudios (Cid y Brizuela 1998, Jacobo et al. 2006) se refuerza la idea de la compatibilidad entre la producción ganadera y la conservación de la vida salvaje. En este marco, se propone que el manejo con baja frecuencia de quema (solo en otoño e invierno) y baja carga ganadera podría incrementar la heterogeneidad de habita para algunas especies y no ser perjudicial para especies altamente dependiente de pastizales altos.

## Figuras y Tablas

Tabla 1 – Densidad de especies de aves (media y DE) registradas en marismas de *Spartina densiflora* con diferente manejo de pastoreo (SP: sin pastoreo; BP: bajo pastoreo; AP: alto pastoreo) para cuatro estaciones a lo largo de un año. Dentro de la columna hábitat se encuentran detalladas las especies que fueron agrupadas de acuerdo a su dependencia del pasto alto, para los análisis específicos. Referencias: EPA: Especies Especialista de Pastizal alto; GPA: Especies Generalistas de Pastizal Alto; PC-PA: Matriz de Pasto Corto y Alto; EPC: Especies de Pasto Corto; O: refiere a especies ocasionales o especies con amplios requerimientos de hábitat. La asociación ave-hábitat fue basada sobre estudios desarrollados en similares hábitats de la región (Comparatore et al. 1996, Isacch y Martínez 2001, Isacch et al. 2001, 2004, Cardoni et al. 2007)

	Hábitat	Verano			Otoño			Invierno			Primavera		
		SP	BP	AP	SP	BP	AP	SP	BP	AP	SP	BP	AP
<i>Spartonoica maluroides</i> Epartillero Enano	EPA	1,14 (1,07)	2,86 (2,04)	-	0,57 (0,98)	0,57 (1,13)	-	0,29 (0,76)	0,14 (0,38)	-	1,43 (1,13)	1 (1,29)	-
<i>Cistothorus platensis</i> Ratona Aperdizada	EPA	-	-	-	0,43 (0,79)	0,14 (0,38)	-	1 (1,15)	0,29 (0,76)	-	0,57 (0,53)	-	-
<i>Phacellodomus striaticollis</i> Espinero Pecho Manchado	EPA	0,29 (0,49)	-	-	-	-	-	-	-	-	0,43 (0,53)	-	-
<i>Sicalis luteola</i> Misto	GPA	-	-	-	0,43 (0,79)	0,57 (0,79)	-	0,29 (0,76)	0,29 (0,49)	-	0,43 (0,53)	0,86 (1,21)	-
<i>Embernagra platensis</i> Verdón	GPA	-	0,14 (0,38)	-	0,29 (0,49)	0,29 (0,76)	-	0,14 (0,38)	-	-	-	0,14 (0,38)	-
<i>Hymenops perspicillatus</i> Pico de Plata	GPA	-	-	-	-	-	-	-	0,14 (0,38)	-	-	0,29 (0,76)	-
<i>Agelaius thilius</i> Varillero Ala Amarilla	GPA	-	-	-	-	-	1,17 (1,17)	-	-	-	-	-	-
<i>Asthenes hudsoni</i> Espartillero Pampeano	PC-PA	-	-	-	-	0,14 (0,38)	-	-	0,14 (0,38)	-	-	-	-
<i>Anthus correndera</i> Cachirla Común	EPC	-	-	0,83 (0,75)	-	-	0,83 (1,17)	-	-	1,83 (1,47)	-	-	2,83 (1,33)
<i>Cinclodes fuscus</i> Remolinera Común	EPC	-	-	-	-	-	0,67 (1,03)	-	-	0,67 (0,82)	-	-	-
<i>Valennus chilensis</i> Tero Común	EPC	-	-	1 (1,26)	-	-	1 (1,55)	-	-	1,17 (1,33)	-	-	1,50 (1,22)
<i>Lessonia rufa</i> Sobrepuesto	EPC	-	-	-	-	-	0,17 (0,41)	-	-	0,83 (1,60)	-	-	-
<i>Zonotrichia capensis</i> Chingolo	O	-	-	-	-	0,14 (0,38)	-	-	-	-	-	0,14 (0,38)	-
<i>Milvago chimango</i> Chimango	O	1,71 (1,70)	-	0,5 (0,84)	1,29 (1,38)	-	-	0,57 (0,79)	-	-	2,71 (2,36)	-	0,67 (1,63)
<i>Circus buffoni</i> Gavilán Planeador	O	-	-	-	-	-	-	0,14 (0,38)	-	-	0,14 (0,38)	-	-
<i>Asio flammeus</i> Lechuzón de Campo	O	-	-	-	-	-	-	0,29 (0,76)	-	-	-	-	-

<i>Pardirallus sanguinolentus</i>	O	-	0,14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Gallineta Común			(0,38)										
<i>Ciconia maguari</i>	O	-	-	0,66	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cigüeña Americana				(1,63)									
<b>Especies total</b>		3	3	5	5	6	5	7	5	4	6	5	3

---

Tabla 2 – Número de nidos de especies de aves registrados en marismas de *Spartina densiflora* sin (SP) y con (BP) pastoreo durante dos temporadas reproductivas.

Especie	2006		2007	
	SP	BP	SP	BP
<i>Spartonoica maluroides</i> , Espartillero Enano	9	11	13	19
<i>Milvago chimango</i> , Chimango	10	5	13	1
<i>Sicalis luteola</i> , Misto	3	1	3	2
<i>Embernagra platensis</i> , Verdón	1	1	1	1
<i>Cisthorus platensis</i> , Ratona Aperdizada	1		1	
<i>Anas sibilatrix</i> , Pato Overo			2	
<i>Anas geórgica</i> , Pato Maicero		1		
<i>Circus buffoni</i> , Gavilán Planeador	1			
Total	25	19	33	23

Tabla 3 – Resultados de los modelos de selección de supervivencia de nidos de *Spartonoica maluroides*. Los modelos están ordenados en orden creciente de acuerdo a los valores de  $\Delta AICc$ . La supervivencia de nidos fue modelada con la incorporación de co-variantes y fue comparada con el modelo de supervivencia constante S(.).

Referencias de los criterios para seleccionar los modelos: (K) número de parámetros incluidos en el modelo, (Dev) desviación del modelo, (AICc) valor del *Akaike's Information Criterion*, ( $\Delta AICc$ ) diferencia entre los valores de para el modelo actual y el modelo con menor AICc, ( $W_i$ ). peso del modelo Los siguientes parámetros fueron incluidos en el análisis, CV: cobertura de la vegetación; AV: altura de la vegetación; ABN: altura del nido sobre el suelo; ASN: altura de la vegetación sobre el nido; AREA: área del parche donde se ubicaba el nido; PERI: perímetro del parche donde se ubicaba el nido; DMB: distancia desde el nido al borde mas cercano del parche; YEAR: temporada reproductiva; GRAZED: situación de la marismas en relación al pastoreo.

	K	Dev	AICc	$\Delta AICc$	$w_i$	Model Likelihood
S(AÑO + ABN)	3	887.699	948.062	0	0.167	1
S(AÑO)	2	914.248	954.430	0.637	0.121	0.727
S(ABN )	2	915.577	955.758	0.770	0.113	0.680
S(ASN)	2	921.777	961.958	13.896	0.083	0.499
S(.)	1	942.271	962.332	14.270	0.081	0.490
S(DMB)	2	926.320	966.502	18.440	0.066	0.397
S(ABN + AV)	3	906.746	967.109	19.047	0.064	0.385
S(AÑO + PASTOREO + ABN)	4	887.698	968.304	20.242	0.06	0.363
S(AÑO + PASTOREO)	3	910.606	970.969	22.907	0.053	0.318
S(AV)	2	933.046	973.227	25.165	0.047	0.284
S(AREA)	2	937.516	977.697	29.635	0.037	0.227
S(PERI)	2	938.677	978.858	30.796	0.035	0.214
S(PASTOREO)	2	940.082	980.263	32.201	0.033	0.200
S(CV)	2	940.405	980.586	32.524	0.032	0.197

Figura 1 – Área de estudio y localización de marismas de *Spartina densiflora* con tres intensidades de manejos de fuego y pastoreo de ganado. El mapa en la parte superior muestra la localización de la Laguna Costera Mar Chiquita en Argentina.

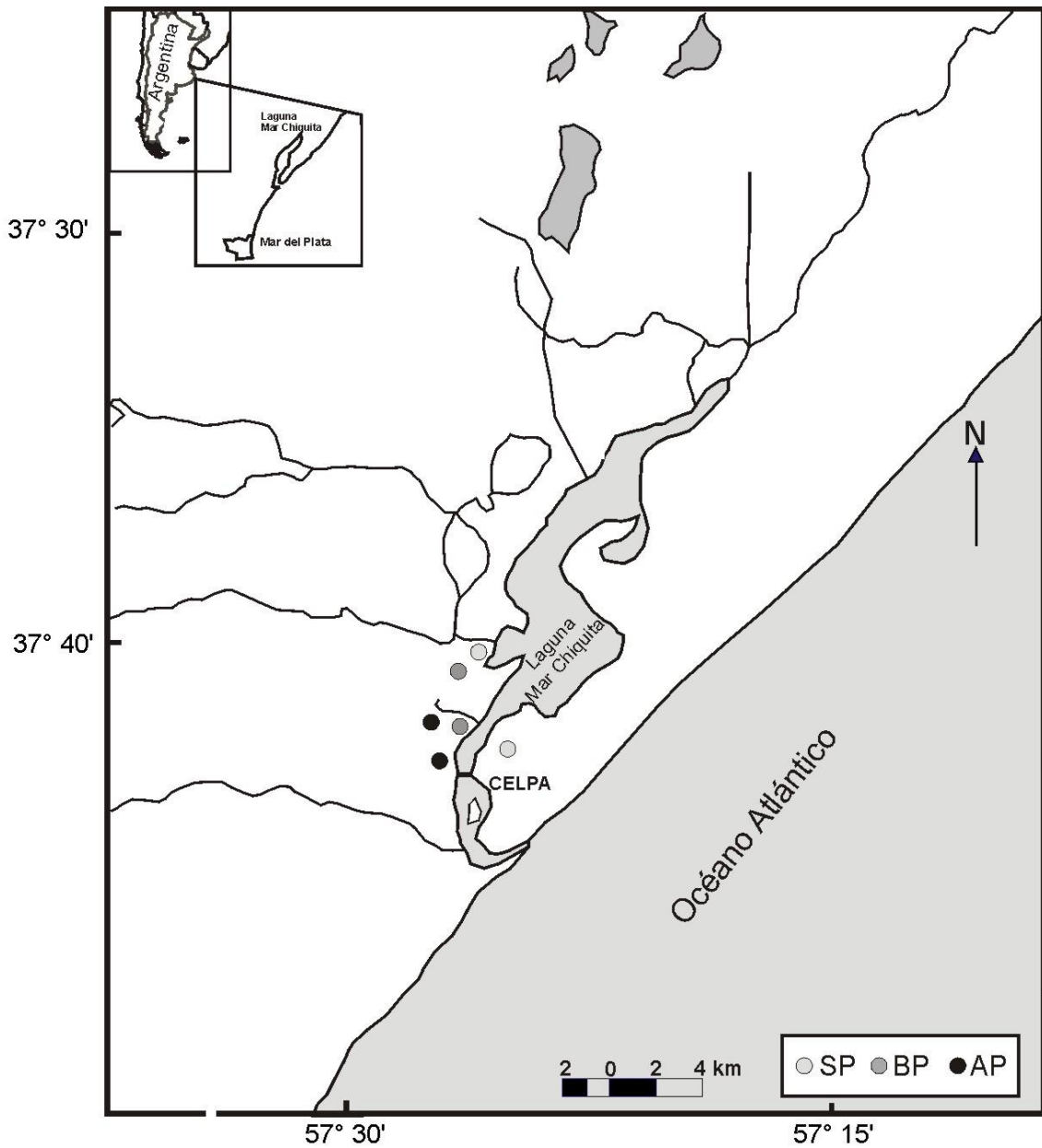


Figura 2 – Cobertura (A) y altura (B) de la vegetación alta registrada en marismas de *Spartina densiflora* con diferentes presiones de pastoreo (SP: Sin Pastoreo, BP: Baja presión pastoreo; AP: Alta presión de pastoreo) para cuatro estaciones. De aquí en adelante la línea cortando las cajas representa la media, las cajas el error estándar y las líneas el desvío estándar. Letras diferentes encima de las cajas representan diferencias significativas entre tratamientos después de realizar una prueba de ANOVA y una prueba *a posteriori* de Tukey ( $P < 0.05$ ).

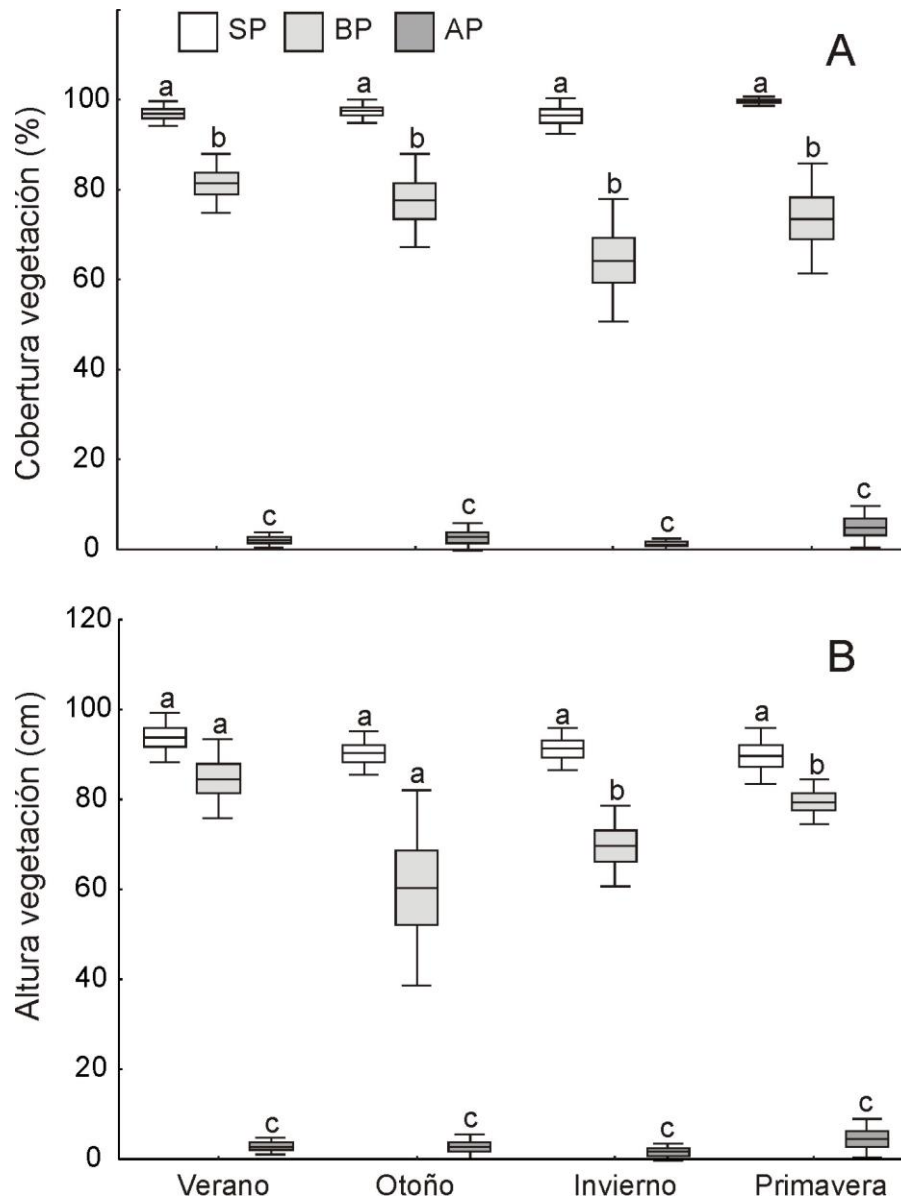


Figura 3 – Abundancia de aves (A) y riqueza de especies de aves (B) registradas en marismas de *Spartina densiflora* con diferente presión de pastoreo durante cuatro estaciones

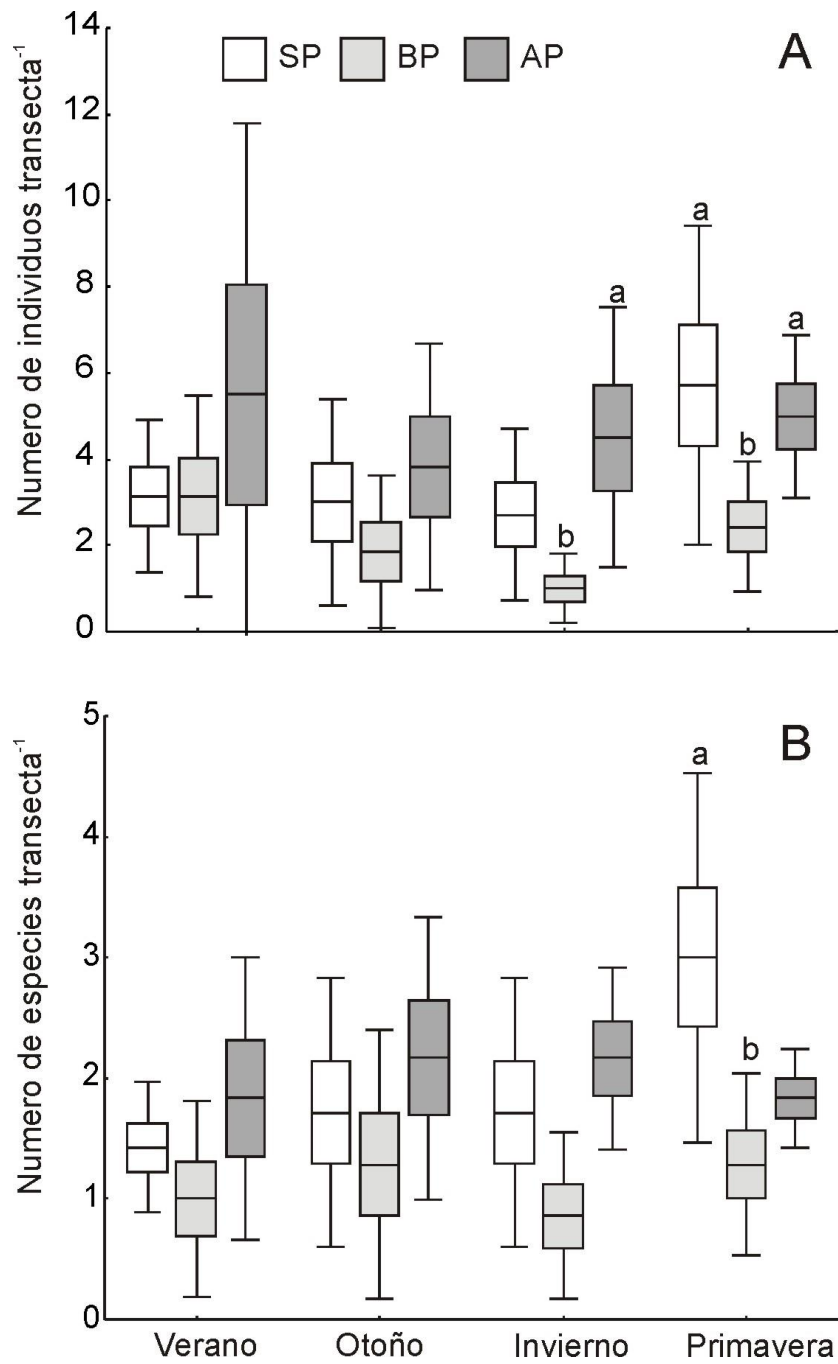


Figura 4 – Abundancia de especies de aves especialistas (A) y generalistas de pastizales altos (B) registradas en marismas sin (SP) y con baja intensidad de pastoreo (BP).

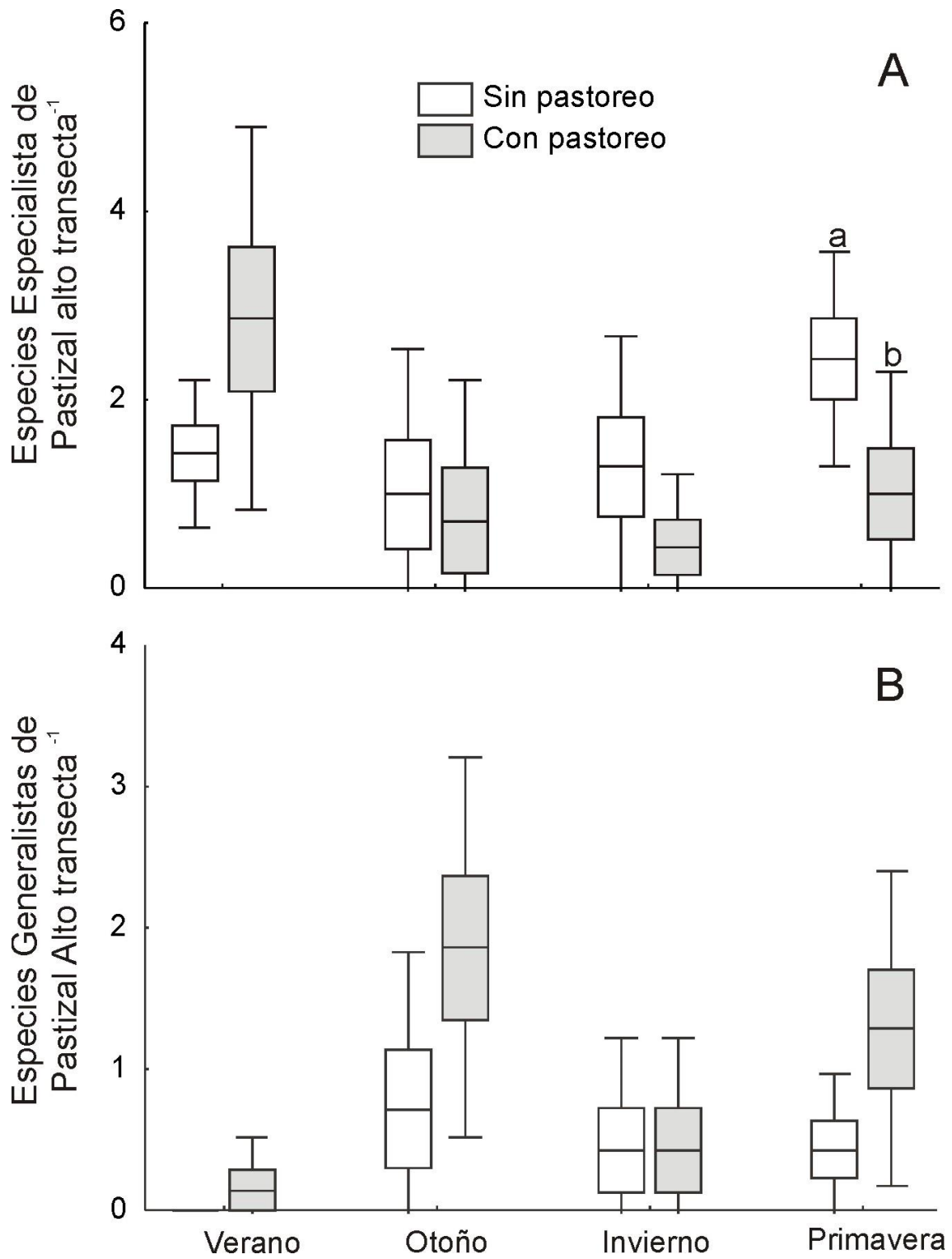


Figura 5 – Cobertura (A) y altura de la vegetación (B) en marismas de *Spartina densiflora* sin y con pastoreo para el sitio de nidificación y un sitio al azar distante del nido. Letras diferentes en la parte superior de las cajas representan diferencias significativas luego de usar la prueba *a posteriori* Tuckey ( $P < 0.05$ ).

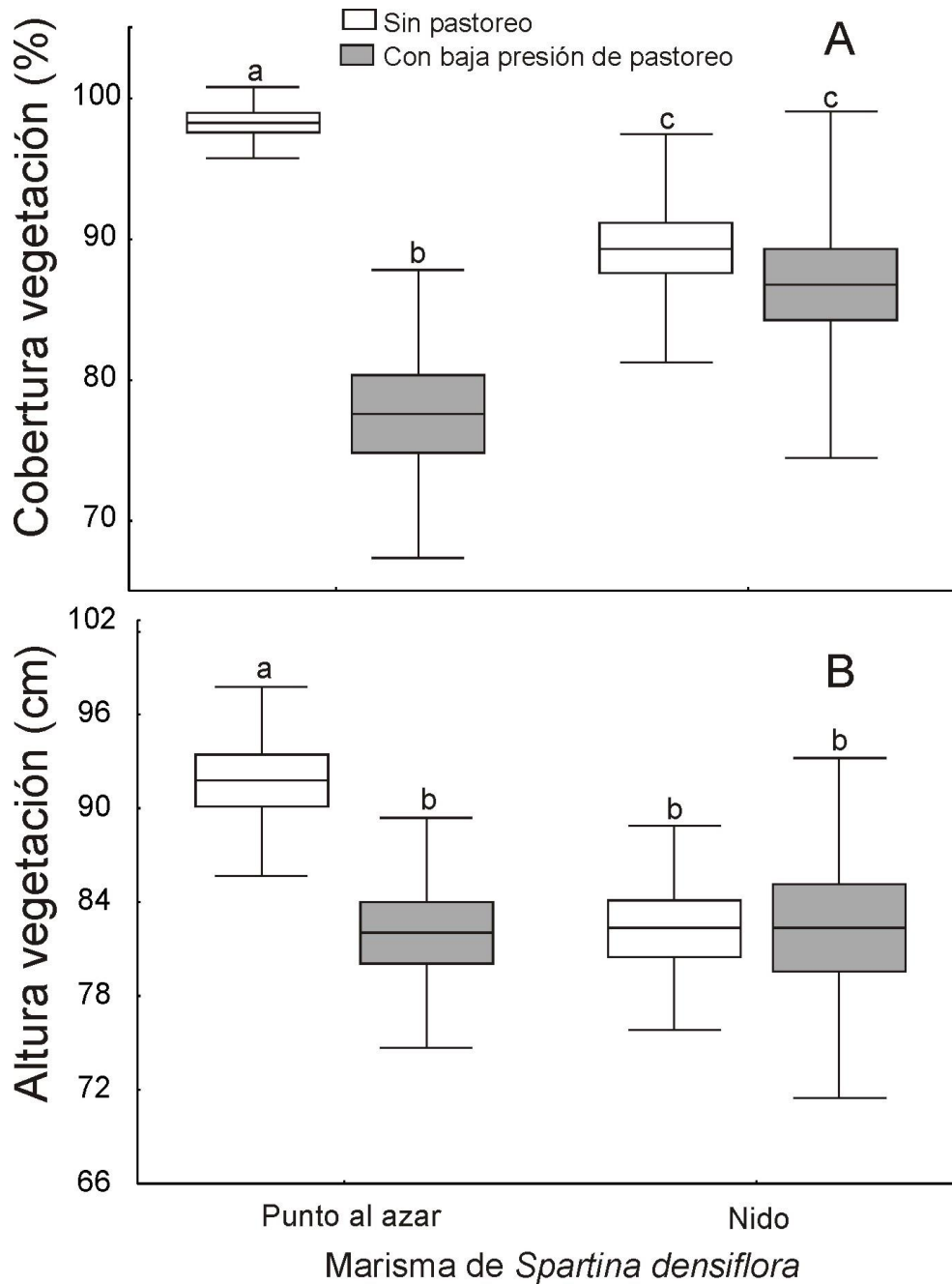
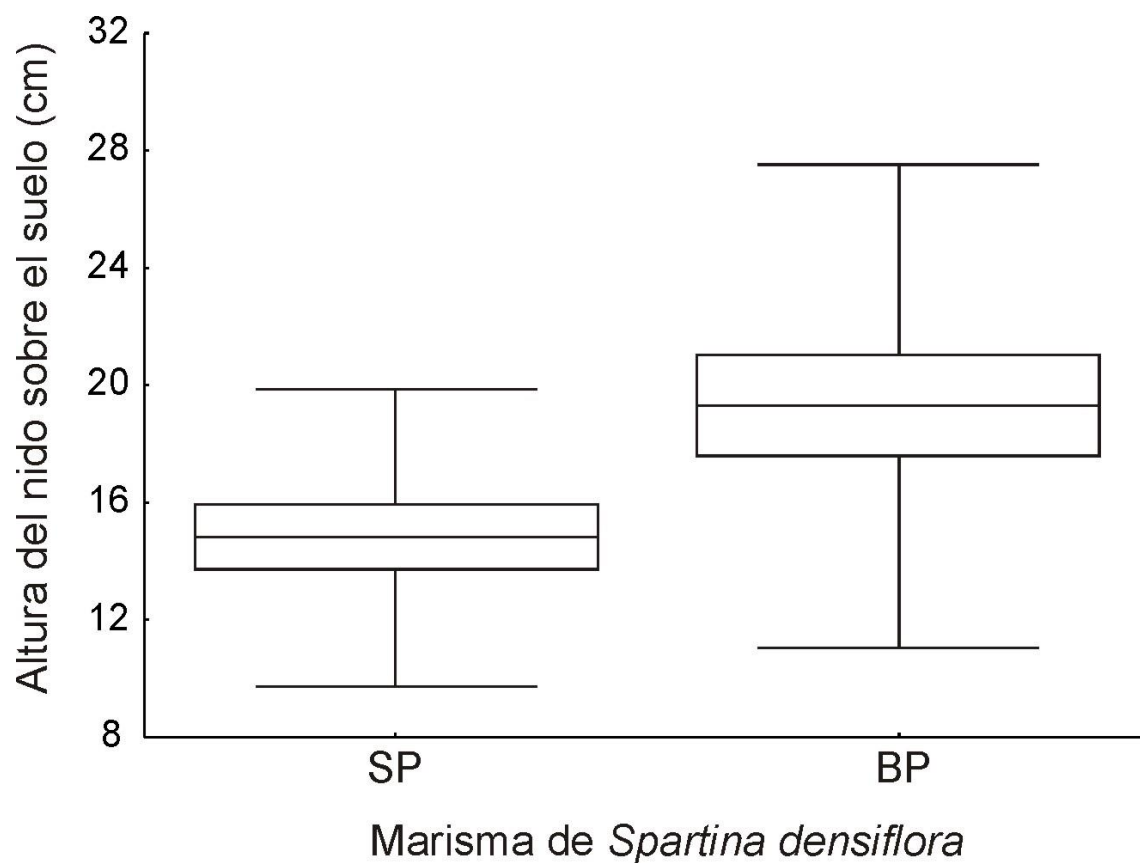


Figura 6 – Altura a la que colocó el nido *Spartonoica maluroides* en marismas de *Spartina densiflora* sin (SP) y con baja presión de pastoreo (BP)



## CAPÍTULO III:

### RELACIÓN ENTRE DESCARGA DE AGUAS NEGRAS DE ORIGEN ANTRÓPICO, LA VEGETACIÓN DE MARISMA Y LOS ENSAMBLE DE AVES



## **Introducción**

Las poblaciones humanas tienden a vivir cerca de las costas (Wolanski 2007), por ende, los impactos de las actividades humanas tienden a ser mayores sobre los ecosistemas costeros en relación a otros ambientes interiores (UNEP 2006, Valiela 2006). Una de las más importantes consecuencias del desarrollo de poblaciones sobre las costas es el vertido de aguas cloacales (negras), el cual conlleva a un incremento del aporte de nutrientes sobre el ambiente costero (GESAMP 1990). Las marismas como otros ecosistemas costeros están naturalmente empobrecidos en nutrientes (Valiela y Teal 1974), en consecuencia el aumento de nutrientes derivados de vertidos cloacales puede generar grandes efectos sobre estos ambientes, tales como el incremento en la complejidad estructural de la vegetación por un aumento en la biomasa y densidad de tallos, cambios en la composición de especies y cambios en los patrones de zonación (Levine et al. 1998, Daleo et al. 2008). Además, el aumento en los niveles de nutrientes podría generar desde la subdivisión hasta la fragmentación de las marismas, dependiendo del balance entre depositación de sedimento, incremento en la producción de plantas y descomposición de las mismas (Harper 1995, Deegan 2002). Específicamente, en marismas caracterizadas por amplias extensiones de una sola especie de planta (marismas mono-específicas), el enriquecimiento con nutrientes puede modificar la estructura fisiológica de las plantas como consecuencia de cambios en la forma de crecimiento (Deegan 2002). El nitrógeno es generalmente el nutriente limitante para la producción vegetal en la marisma (Mendelsohn 1979) y el aumento en dicho compuesto genera un incremento en el follaje de las plantas, el cual es seguido por altas tasas de producción de follaje seco (Mitsch y Gosselink 2000), y cambios en la composición de especies (Craft et al. 1995, Vaithyanathan y Richardson 1997). Un caso ampliamente estudiado en el Hemisferio Norte es el cambio de la forma enana a

alta de *Spartina alterniflora* como resultado del incremento de nutrientes (Valiela y Teal 1974, Valiela et al. 1978). Sin embargo, el aumento de nutrientes podría llevar a una ganancia o pérdida neta de hábitat de marisma dependiendo del balance entre el incremento de la producción de plantas y el aumento de la descomposición. Incrementos en la producción primaria o biomasa vegetal produce más detritos (Harper 1995; Deegan 2002). Los detritos cumplen un rol importante en las cadenas tróficas (Deegan et al. 2000) y en la creación de material que forma la estructura física de la plataforma de la marisma (Friedrichs y Perry 2001). Las depositaciones de vegetación muerta o seca (en inglés conocido como “*wrack*”) sobre marismas costeras es un proceso natural que incrementa la heterogeneidad del hábitat, a partir de la generación de parches dentro de una matriz de marisma (Valiela y Rietsma 1995; Minchinton 2002). Por lo tanto, el incremento de nutrientes sobre marismas es esperado que incremente la heterogeneidad de la vegetación tanto por el incremento en la estructura del follaje como por el aumento en la ocurrencia de wracks.

La asociación de la estructura de la vegetación, la composición y la características florísticas en pastizales actúan como factores substanciales para la selección de hábitat por aves, proveyéndoles de recursos alimenticios, sitios de nidificación, refugio (MacNally 1990, Vickery et al. 2001, Buchanan et al. 2006). Los individuos seleccionan principalmente hábitats que les proveen una óptima combinación de recursos que les permita desarrollar múltiples actividades (ej., alimentación, nidificación, descanso; Hilden 1965, Fretwell y Lucas 1970, Block y Brennan 1993, Steele 1993). Por lo tanto la heterogeneidad estructural del hábitat es un buen predictor de la diversidad de aves en muchos ambientes (ej. Mac Arthur y Mac Arthur 1961, Wiens 1973, Roth 1976). Esto probablemente es debido al rol que cumple la

complejidad del hábitat en promover la diversidad de nicho, y de esta forma la diversidad de aves (Wilson 1974, Roth 1976).

Existen varios ejemplos sobre el efecto de enriquecimiento de nutrientes sobre ambientes acuáticos (ej. lagos, estuarios; Robledano et al. 2008), centrados sobre los efectos generados por florecimientos masivos de algas sobre aves acuáticas (ej. Raffatelli 1999, Rosa et al. 2003, Rönkä et al. 2005, Lopes et al. 2006, García et al. 2010). En todos los casos, la abundancia de aves estuvo positivamente correlacionada con los niveles de nutrientes (ej. Nilsson y Nilsson 1978, Hoyer y Canfield 1990, 1994, McCarty 1997, Martinetto et al. 2010). Sin embargo, a pesar que la eutrofización es un fenómeno común y ampliamente estudiado en todo el mundo (ej. Vitousek et al. 1997, Valiela 2006), hasta el momento no se sabe de estudios sobre el efecto del enriquecimiento de nutrientes sobre los ensambles de aves asociados a marismas.

Las marismas del Atlántico Sudoccidental (ASO) están siendo modificadas a una tasa elevada (Costa et al. 2009), siendo los disturbios más importantes el fuego y pastoreo de ganado doméstico (Isacch et al. 2004), y la descarga de aguas negras (Nebbia y Zalba 2007, Martinetto et al 2010). En Bahía Blanca existe una importante descarga de aguas negras sobre una marisma de *Spartina alterniflora*. Debido al incremento de nutrientes sobre la marisma es esperado que incremente la estructura de la vegetación (Daleo et al. 2008), y en consecuencia se predice que esto tenga consecuencias sobre los ensamble de aves asociados. De este modo, en este capítulo se estudió como cambia la carga de nutrientes a diferentes distancias del foco de descarga de aguas negras, la estructura de la vegetación y la composición y abundancia de aves.

## **Metodología**

### *Área de estudio*

El estudio fue llevado a cabo en el estuario de Bahía Blanca (39° 01' S-56° 25' O; Provincia de Buenos Aires), el cual incluye una de las más grande extensiones de marismas del ASO (Isacch et al. 2006; Fig. 1). La bahía tiene un área total de 2.300 Km<sup>2</sup> (Montesarchio y Lizasoain 1981), con el 10% de la superficie cubierta por marismas y 20% por planicies fangosas no vegetadas (Isacch et al. 2006). Estas marismas están compuestas principalmente por dos comunidades vegetales dominadas por *Spartina alterniflora* creciendo en la parte baja y *Sarcocornia perennis* creciendo en la marismas más alta. La industria y el puerto de la ciudad de Bahía Blanca (más de 300.000 habitantes) están localizados sobre la costa, y la ciudad descarga sus aguas negras (cloacales) dentro de la bahía, a una distancia 6 km de la ciudad (Fig. 1 y 2A). En los alrededores al sitio de descarga de aguas negras se desarrolla una extensa marisma dominada por *Spartina alterniflora*. Mis observaciones previas sugirieron que existe una fuerte variación en las características de la vegetación de la marisma asociada con la descarga de aguas negras, y que ellas no son parte de un gradiente natural. Este último es corroborado por un estudio acerca de la variación de biomasa de las marismas de *S. alterniflora* que crecen en esta región (Isacch et al. 2007), en el cual se ha observado que la variación en el rango de tamaño de *S. alterniflora* nunca alcanzó el tamaño registrado cerca de la zona de descarga de aguas negras (Figs. 2A y 2C).

Para estudiar la relación entre el aporte de nutrientes de origen antrópico con la vegetación y las aves, se seleccionaron tres sitios a diferentes distancias del sitio de descarga (Fig. 1). La marisma creciendo en los alrededores del caño donde se descargan las aguas negras y en la parte proximal del canal donde fluyen las aguas negras, fue considerada como el área con máximo efecto derivado de la descarga de efluentes (CerEfl, área total 10 Ha.; Fig. 1). Otro sitio 200 metros distante de la fuente de descarga fue considerada como un área con efecto medio (MedEfl, área total 11.5 Ha.;

Fig. 1). Por último, un tercer sitio localizado a 10.000 m del foco de descarga fue considerada como un área con nulo o bajo efecto (LejEfl, área total 14.5 Ha; Fig. 1). Todas las marismas seleccionadas estuvieron orientadas hacia el oeste, y localizadas a similar distancia del canal principal de marea (1.500 m. los tratamientos CerEfl y MedEfl, y a 1.300 el LejEfl), por lo cual las marismas son comparables mas allá de su orientación y altura en el intermareal.

### *Niveles de nutrientes*

Se tomaron medidas de sedimento a diferentes distancias del efluente de aguas negras para determinar contenido de materia orgánica (MO), concentración de nitrógeno inorgánico disuelto (amonio y nitrato), y concentración de fósforo (fosfato). Veinte muestras de sedimentos fueron obtenidas usando un diseño de muestreo aleatorio estratificado a diferentes distancias del canal de aguas negras: 20 metros y 80 m. (CerEfl), 150 y 220 m. (MedEfl), y 10000 m. (LejEfl). Las muestras de sedimentos fueron colectadas introduciendo un *core* de PVC (3 cm. diámetro, 8 cm. longitud) dentro del sedimento. Los *cores* fueron transportados al laboratorio, donde el agua de poro (agua contenida en el sedimento) fue obtenida por centrifugación ( $9000 \times g$ , 10 min.), luego fue filtrada y almacenada a  $-20^{\circ} C$  hasta el análisis de nutrientes disueltos. La concentración de nitratos en el agua de poro fue analizada colorimétricamente como nitrito luego de la reducción con cadmio seguida de diazotización (Strickland y Parsons 1968). La concentración de amonio fue medida siguiendo el método de azul de indofenol (Solórzano 1969). El fosfato disuelto fue medido con el método de *Molybdate* (Strickland y Parsons 1968). Un grupo de muestras fue secada (7 días a  $60^{\circ} C$ ) y quemada (8h a  $500^{\circ} C$ ), para determinar el contenido de materia orgánica total (%) expresada como la diferencia entre el peso del sedimento seco y el quemado.

La hipótesis nula de no diferencia en la concentración de nutrientes (nitrato, amonio y fosfato) y contenido de materia orgánica a diferentes distancias al foco de descarga de aguas negras fue evaluada usando una Prueba de ANOVA. Cuando fue necesario se utilizó una prueba *a posteriori* de Tuckey para identificar diferencias (Zar 1999).

#### *Muestreos de vegetación y aves*

Para muestrear la vegetación y aves se utilizaron 7 transectas distribuidas aleatoriamente en cada uno de los tres tratamientos (distancias al foco de descarga) siguiendo el método de transecta de ancho fijo para aves ((100 x 60 m; Bibby et al. 1997). Las transectas estuvieron separadas por una distancia mínima de 100 m. Las aves fueron muestreadas mensualmente entre Julio de 2007 y Junio de 2008. En las transectas fueron incluidos hábitats conformados por marismas vegetadas y espacios abiertos generados por acumulación de vegetación seca (*wracks*). La fisonomía de la vegetación fue muestreada en cada transecta durante invierno y verano, registrándose las siguientes variables: altura del estrato de vegetación dominante, porcentaje de cobertura total y verde de la vegetación, y el número de espigas de *S. alterniflora* (inflorescencias). Los datos de vegetación para cada transecta provienen del promedio de dos cuadrículas de 1\*1 m aleatoriamente localizadas a lo largo de la transecta. Todos los muestreos de vegetación fueron realizados sobre áreas vegetadas. Se asumió que la altura y cobertura de la vegetación representan dos características representativas de la estructura del hábitat para las aves en ecosistemas de marismas (Isacch et al. 2004, Cardoni et al. 2007).

Las hipótesis nulas de no diferencia en la riqueza de aves y abundancia, y en las características de la vegetación (altura y cobertura de vegetación y densidad de espigas

de *S. alterniflora*) entre las tres marismas a diferentes distancias del foco de descarga de aguas negras fue evaluada usando una prueba de ANOVA de una vía para cada fecha de muestreo (mes). Cuando fue necesario se utilizó la prueba *a posteriori* de Tukey para identificar diferencias (Zar 1999). La hipótesis nula de no diferencia en las características de la vegetación entre estaciones fue evaluada usando una prueba de t (Zar 1999).

En las áreas cercanas al canal de vertido de aguas negras se observaron acumulaciones de *Spartina alterniflora* seca (de aquí en adelante llamadas “wracks”, Fig. 3). Se predice que debido al incremento de nutrientes cerca del efluente se produjo un aumento de la producción vegetal, y en consecuencia un aumento en la cantidad de wracks en áreas cercanas al efluente. Para evaluar si marismas con diferentes niveles de nutrientes poseen distinta frecuencia de wracks, se comparó el número de wracks entre estas utilizando el programa Google Earth. El área de estudio fue cubierta por una imagen de alta resolución del Google Earth (imagen *QuickBird*, resolución ~ 2.5 m) donde wracks previamente geoposicionados fueron fácilmente reconocibles. Luego una porción similar de superficie fue analizada para cada tratamiento (CerEfl, MedEfl, y LejEfl). En cada imagen los wracks fueron digitalizados, y su localización fue confirmada en el campo. La frecuencia de wracks fue luego calculada en cada tratamiento, y las diferencias entre estas fueron analizadas con una prueba de Chi-cuadrado (Zar 1999).

## **Resultados**

### *Niveles de nutrientes*

Se encontró un gradiente en la concentración de nutrientes en relación a la distancia al efluente de aguas negras. La concentración de amonio, nitrato y fosfato fue mayor en el tratamiento CerEfl, marismas más cercana al canal de aguas negras, siendo menores en los tratamientos MedEfl y LejEfl (ANOVA; Amonio:  $F_{2,16} = 16.90$ ,  $p < 0.001$ ; Fosfato:  $F_{2,16} = 14.01$ ,  $p < 0.001$ ; Nitrato:  $F_{2,16} = 47.91$ ,  $p < 0.0001$ ; Fig. 4). El mismo patrón fue registrado para el contenido de materia orgánica (ANOVA;  $F_{2,16} = 4.73$ ,  $p < 0.05$ ; Fig. 5).

Los valores de nutrientes fueron correlacionados negativamente con la distancia al foco de vertido de aguas negras (Amonio:  $r^2 = 0.34$ ,  $p = 0.02$ ; fosfato:  $r^2 = 0.30$ ,  $p = 0.02$ ; Nitrato:  $r^2 = 0.47$ ,  $t = -3.52$ ,  $p = 0.003$ ). El contenido de materia orgánica, en cambio, no mostró correlación con la distancia ( $r^2 = 0.17$ ,  $p = 0.11$ ).

### *Vegetación*

La única especie vegetal registrada en todos los sitios muestreados fue *Spartina alterniflora*, por lo tanto, todas las variables de vegetación se refieren a esa especie. La altura y cobertura de la vegetación fue mayor en los tratamientos CerEfl que en los MedEfl y LejEfl, tanto en invierno como en verano (ANOVA; altura vegetación; *invierno*:  $F_{2,18} = 62.85$ ,  $P < 0.0001$ ; *verano*:  $F_{2,18} = 18.40$ ,  $P < 0.0001$ ; cobertura vegetación; *invierno*:  $F_{2,18} = 23.79$ ,  $P < 0.0001$ ; *verano*:  $F_{2,18} = 10.41$ ,  $P < 0.001$ ; Fig. 6A y 6B). Solamente durante el invierno la altura de la vegetación fue mayor en MedEfl que en LejEfl. La densidad de espigas fue mayor en ambas estaciones en los tratamientos CerEfl y MedEfl que en LejEfl (ANOVA; *invierno*:  $F_{2,18} = 9.92$ ,  $P < 0.001$ ; *verano*:  $F_{2,18} = 8.95$ ,  $P < 0.01$ ; Fig. 6C). La frecuencia de wracks fue mayor cerca del

foco de vertido (13 wracks en CerEfl, 3 en MedEfl y cero en LejEfl; Chi-cuadrado = 227.63,  $gl = 1$ ,  $P < 0.00001$ ).

Comparando entre estaciones dentro de cada tratamiento, la cobertura total y verde de *Spartina alterniflora* fueron más altas en verano que en invierno en los tres tratamientos (t-test; cobertura total, CerEfl,  $T_{12} = 2.95$ ,  $P < 0.01$ ; MedEfl,  $T_{12} = 2.67$ ,  $P < 0.02$ ; LejEfl:  $T_{12} = 5.18$ ,  $P < 0.001$ ; cobertura verde, CerEfl,  $T_{12} = 10.81$ ,  $P < 0.00001$ ; MedEfl,  $T_{12} = 4.31$ ,  $P < 0.001$ ; LejEfl,  $T_{12} = 8.01$ ,  $P < 0.00001$ ).

La altura de la vegetación estuvo positivamente correlacionada con los nutrientes (fosfato,  $r^2 = 0.66$ ,  $P = 0.0001$ ; Amonio,  $r^2 = 0.70$ ,  $P = 0.0001$ ; Nitrato,  $r^2 = 0.84$ ,  $P = 0.000001$ , Fig. 7A), así como también la cobertura de la vegetación (fosfato,  $r^2 = 0.51$ ,  $P = 0.002$ ; Amonio,  $r^2 = 0.51$ ,  $P = 0.0018$ ; Nitrato,  $r^2 = 0.66$ ,  $P = 0.0001$ ).

### Aves

Se registraron un total de 19 especies de aves utilizando la marisma de *Spartina alterniflora* en los tres tratamientos (Tabla 1). Las especies totales registradas en cada tratamiento fueron de 16, 12 y 5 para CerEfl, MedEfl y LejEfl, respectivamente. En el tratamiento CerEfl (marismas más cercanas al efluente de aguas negras) se registró el 72 % de la abundancia total de aves, y en los tratamientos MedEfl y LejEfl se registraron 23 y 5 %, respectivamente. La abundancia de aves fue siempre mayor en CerEfl que en LejEfl (Tabla 2 y Fig. 8), del mismo modo la abundancia de aves sin considerar a *Agelaius thilius* (especie más abundante) fue más alta en CerEfl que en LejEfl (Tabla 2 y Fig. 8). En algunos meses (julio, agosto y septiembre) esta variable también fue más alta en CerEfl que en MedEfl (Tabla 2 y Fig. 8). La riqueza de aves (número de especies) también fue más alta en todos los meses en CerEfl que en LejEflu. A su vez,

la riqueza de aves en CerEfl fue mayor que en MedEfl en cinco meses (julio, agosto, septiembre, enero y junio; Fig. 8).

*Agelaius thilius* fue la especie más abundante, representando el 72 % de la abundancia total, con un 80 % de la abundancia registrada en CerEfl. Otras especies de aves con requerimientos de hábitat asociadas a pastizales altos o pajonales (Tabla 1) fueron solo registradas en CerEfl, el tratamiento que presentó los mayores valores de cobertura y altura de vegetación. Especies de aves asociadas a áreas abiertas (ej. pasto corto y planicies de marea, Tabla 1) tuvieron una mayor abundancia en el tratamiento CerEfl que en los de MedEfl y LejEfl en 4 de los 10 meses de muestreo (julio, agosto, enero y junio), y en dos meses fue mayor en CerEfl y MedEfl que en LejEfl (febrero y abril; Tabla2). Cabe destacar que hubo una mayor frecuencia de wracks en CerEfl en comparación con las otras marismas.

La abundancia y riqueza de aves estuvo correlacionada positivamente con la altura de *S. alterniflora* (abundancia\*altura vegetación:  $r^2 = 0.65$ ,  $P < 0.0001$ , Fig. 7B; riqueza\*altura vegetación:  $r^2 = 0.28$ ,  $P = 0.03$ ). La abundancia de aves también estuvo correlacionada con la cobertura de *Spartina alterniflora* ( $r^2 = 0.53$ ,  $P = 0.0012$ ), pero la riqueza no estuvo correlacionada ( $r^2 = 0.17$ ,  $P = 0.11$ ). La relación entre la cobertura y altura de la vegetación y la abundancia de aves sin considerar a *Agelaius thilius*, debido a que esta especie representa el 72 % de la abundancia total, mostró también una correlación positiva (abundancia sin *Agelaius thilius* \*altura vegetación:  $r^2 = 0.47$ ,  $P < 0.0003$ ; abundancia sin *Agelaius thilius* \*cobertura vegetación:  $r^2 = 0.41$ ,  $P = 0.008$ ).

## Discusión

Las concentraciones de amonio, nitrato y fosfato y el contenido de materia orgánica presentaron un gradiente decreciente desde el foco de descarga de aguas

negras. La fisonomía de la vegetación, composición y abundancia de aves cambió a lo largo de este gradiente de carga de nutrientes en marismas de *Spartina alterniflora*. La riqueza de especies y abundancia de aves aumentaron cerca de la fuente de descarga de aguas negras. Estos cambios estuvieron asociados con el incremento de la altura y cobertura de *S. alterniflora*. El mismo patrón fue registrado entre la altura y cobertura de *S. alterniflora* con la concentración de nutrientes. Este estudio es el primero en evaluar la relación entre enriquecimiento de nutrientes de origen antrópico en marismas con altos niveles tróficos como son las aves.

El principal efecto de la descarga de aguas negras parecería estar limitado al foco de descarga, ya que los valores de nutrientes y la estructura de la vegetación decrecieron abruptamente a una distancia relativamente corta del foco (~250 m.). Este patrón estaría indicando que la estructura de la marisma podría estar entrapando nutrientes por medio de la transformación de nutrientes y materia orgánica (amonio disminuyó de 453 a 214  $\mu\text{M}$ , fosfato de 442 a 221  $\mu\text{M}$ , nitrato de 35 a 19  $\mu\text{M}$  y MO 15 a 9 %) en biomasa vegetal, dado por los elevados valores de cobertura (85 a 75 %) y altura (87 a 76 cm.) de la vegetación.

El incremento en la estructura de hábitat, cobertura y altura de la vegetación, asociado al incremento de nutrientes en la marisma de *S. alterniflora*, fue explotada por especies de aves las cuales usan hábitats interiores y costeros tales como la marisma de *Spartina densiflora*, juncales de *Schoenoplectus californicus* y *Scirpus* spp y hábitat arbustivos (Cardoni e Isacch datos no publicados). El incremento en la estructura de la vegetación generaría un incremento en la disponibilidad de refugio, para especies asociadas a pastizales con vegetación densa (ej. *Spartonoica maluroides*; Cardoni et al. 2007), de alimento para especies parcialmente granívoras que aprovechan la disponibilidad de semillas (ej. *Agelaius thilius*) y de sitios de nidificación para especies

que aprovechan la estructura de la vegetación para construir sus nidos (ej. *Milvago chimango*, *Agelaius thilius*, Cardoni D.A. y Isacch J.P. observ. pers.). La cantidad de áreas abiertas (ej. áreas sin vegetación o depositación de *wracks*) y la cobertura y altura de la vegetación fueron mayores en las marismas CerEfl que en MedEfl, y este último mayor que en LejEfl. Casi todas las especies de aves vadeadoras y playeras fueron registradas en las marismas MedEfl, a pesar de que estas marismas no tuvieron la mayor cantidad de áreas abiertas. Áreas abiertas rodeadas por pastizales con valores medios de altura y cobertura de vegetación podrían ser más atractivos que áreas abiertas rodeadas por pastizal con altos valores de cobertura y altura para especies de ambientes abiertos (Colwell y Dodd 1997). Sin embargo, las especies de Passeriformes que se alimentan sobre el suelo, como *Anthus correndera* y *Cinclodes fuscus*, fueron más abundantes en las marismas CerEfl, donde las áreas abiertas están localizadas en una matriz de vegetación con alta cobertura y altura. Es decir, que si se consideran los efectos de la eutrofización sobre la marisma en Bahía Blanca se podría pensar que lo que se está generando es un proceso *bottom-up* (Hairston et al. 1960), afectando directamente la vegetación, e indirectamente a organismos superiores en la cadena trófica, tales como las aves.

Se encontró una variación estacional en el uso de la marisma por aves. Por ejemplo, *Cinclodes fuscus* y *Lessonia rufa* fueron registrados solo en invierno, mientras que *Spartonoica maluroides* y *Sicalis luteola* fueron registrados en verano. Otras especies de aves, tales como *Agelaius thilius*, *Anthus correndera* y *Milvago chimango* estuvieron presentes durante todo el año. Este patrón estaría indicando que marismas con altos niveles de nutrientes aportarían los requerimientos estacionales y anuales para diferentes especies de aves, las cuales podrían usar la marisma para nidificar, alimentarse y/o descansar.

Las marismas del sur del ASO (Bahía Blanca, Bahía San Blas, San Antonio Oeste; Isacch et al. 2006) están dominadas en la zonas bajas del nivel de marea por pastizales monoespecíficos de *Spartina alterniflora*, las cuales tienen una baja altura y cobertura relativa (Isacch et al. 2006), siendo usadas ocasionalmente por un bajo número de especies de aves (Isacch JP observ. pers.). La estructura de la vegetación (ej. altura y cobertura) es un importante factor para la selección de hábitat por aves, determinando su abundancia, composición y riqueza en muchos ecosistemas diferentes alrededor del planeta, donde la diversidad de aves es correlacionada positivamente con la complejidad estructural de la vegetación (MacArthur y MacArthur 1961, Wiens 1973, Roth 1976). Al cambiar la estructura de la vegetación, asociada al incremento en nutrientes en Bahía Blanca, ciertas especies de aves se mueven desde hábitat adyacentes dentro de la marisma de *S. alterniflora*. Esto es lo que paso con *Synallaxis albescens* que habita ambientes arbustivos, *Spartonnoica maluroides* y *Cistothorus platensis* asociadas a marismas de *Spartina densiflora*, y *Tachuris rubrigastra*, *Phleocryptes melanops* y *Agelaius thilius* característicos de juncales de *Schoenoplectus californicus* y *Scirpus* spp. La especie *Agelaius thilius* fue también registrada en marismas con bajo niveles de nutrientes, pero el número de individuos de esta especie fue 18 veces más bajo que en marismas con altos niveles de nutrientes (ej. CerEfl).

Se asumió que los *wracks* son un producto del incremento de biomasa generado por el incremento en la carga de nutrientes, lo cual en una instancia posterior aumentaría la producción de detritos (Gonzalez Trilla et al. 2009). Áreas localizadas cerca del efluente de aguas negras presentaron un mayor número de *wracks* sobre la marisma de *S. alterniflora*, generando un aumento en la heterogeneidad del paisaje. Los *wracks* generaron áreas desprovistas de vegetación dentro de la fisonomía dominante de pasto alto, las cuales fueron utilizadas por aves con hábitos terrestres y/o caminadores, como

*Anthus correndera* y *Cinclodes fuscus*. El incremento de zonas abiertas en marismas con altos niveles de nutrientes podría estar asociado con cambios en la heterogeneidad del hábitat. Similarmente al patrón encontrado para la fisonomía de la vegetación, los *wracks* podrían estar facilitando el uso de la marisma por especies asociadas a áreas abiertas de hábitat adyacentes. Diversos estudios han documentado la importancia de disturbios a pequeña escala en el mantenimiento de la diversidad de especies (Grime 1977, Grubb 1977). Uno de los casos mejor conocido es el efecto producido por la caída de árboles en selvas, generando espacios abiertos que incrementa la penetración de la luz, que son aprovechados por especies de aves asociadas a borde y a áreas abiertas (Brawn et al. 2001). En nuestro sistema, los *wracks* estarían generando hábitat para especies de aves asociadas a áreas abiertas o desprovistas de vegetación.

El enriquecimiento por nutrientes tiene diversos efectos sobre la cadena trófica de las marismas. Este puede incrementar el valor nutritivo de las plantas (ej. proteínas, lípidos, carbohidratos solubles en *Spartina alterniflora*; Buides y Camargo 2006), la abundancia y biomasa de ensambles de macro-infauna (Sardá et al. 1996), y la abundancia de insectos (Bertness et al. 2008). Los resultados encontrados en este trabajo muestran que marismas enriquecidas con nutrientes tuvieron mayor densidad de espigas que marismas con bajos niveles relativos de nutrientes. El incremento en la abundancia de especies que se alimentan de semillas, especialmente *Agelaius thilius* (Darrieu et al. 2001), podría ser explicado por el incremento en la densidad de espigas de *S. alterniflora*. La asociación entre el incremento de la producción de semillas y el aumento en la abundancia de aves que se alimenta de semillas fue también registrado en otras marismas del ASO, pero en ese caso como resultado del efecto indirecto generado por el cangrejo cavadador (*Neohelice granulata*) sobre la marisma de *Spartina densiflora* (Cardoni et al. 2007). Este cangrejo por medio de sus cuevas genera un mayor contenido

de agua en sedimento y una menor dureza del sedimento (Bortolus et al. 2004, Fanjul et al. 2007), incrementando las tasas de nitrificación-desnitrificación debido al incremento de la oxigenación del suelo (Botto et al. 2005; Fanjul et al. 2007), generando que las plantas asignen más energía a la reproducción sexual. De esta manera, diferentes procesos (ej. natural-cuevas de cangrejos y antropogénico-descarga de aguas negras) de aumento de las condiciones de nutrientes sobre diferentes plantas de marismas resulta en un incremento en la abundancia de especies granívoras cuando son comparadas con marismas sin disturbio, donde las aves insectívoras son el gremio trófico dominante (Isacch et al. 2004, Cardoni et al. 2007).

Las marismas podrían ser vulnerables si el aporte de nutrientes es vertido sin control ni estrategia de manejo, dado que un proceso de eutrofización avanzado puede degradar la estructura de la marisma (Levine et al. 1998, Bertness et al. 2002, Crain 2007). En un proceso avanzado de eutrofización, la producción de altas cantidades de detritos podría generar un efecto negativo en el ecosistema de marisma (Hall et al. 1999) por una variedad de efectos, tales como la disminución de la biodiversidad local o regional, incremento en la ventaja competitiva de especies invasoras, pérdida de la capacidad de retención de nutrientes, y cambios entre sistemas de aguas limpias dominados por macrófitas por un sistema de aguas turbias dominado por fitoplancton (ver EPA, 2008 para una revisión). A un nivel local, un manejo apropiado de pequeñas áreas de marismas podría ser útil para filtrar o entrapar nutrientes provenientes de efluentes. Las aguas negras en Bahía Blanca están siendo vertidas a la marisma sin ningún tipo de tratamiento. En función de la respuesta a la eutrofización encontrada en el sistema, se puede asumir que las marismas cercanas al efluente de aguas negras están eficazmente absorbiendo los excesos de nutrientes y/o se encuentran en un nivel de eutrofización intermedio. La respuesta de la vegetación a la eutrofización en marismas cercanas al

efluente puede ser considerada positiva desde una perspectiva para la conservación de aves, ya que esta crea hábitat para algunas especies, sin obvios efectos negativos sobre otras especies de aves, aunque esto debiera evaluarse también sobre otros grupos taxonómicos.

En resumen, estos resultados muestran como el incremento local en los valores de nutrientes pueden generar cambios directos e indirectos en el ecosistema de marisma. Los cambios directos, son aquellos causados sobre la fisonomía de la vegetación, y los indirectos son aquellos que se generan sobre la composición y abundancia del ensamble de aves.

## Tablas y Figuras

Tabla 1 – Abundancia relativa de aves (número de individuos totales) registradas a tres distancias del foco de vertido de aguas negras (CerEfl: cerca del efluente; MedEfl: a una distancia media del efluente; LejEflu: marismas lejanas al efluente) en marismas de Bahía Blanca, Argentina. Dentro de la columna “asociación de hábitat” se encuentran detalladas las especies que fueron agrupadas de acuerdo a su dependencia con la altura de la vegetación pasto alto, para los análisis específicos. Referencias: TG: Pastizal alto; SG: pastizal corto; MF: planicie fangosa. La asociación hábitat-aves fue basada sobre estudios realizados en ambientes similares de la región (Comparatore et al. 1996, Isacch y Martínez 2001, Isacch et al. 2001, 2004, Cardoni et al. 2007).

	CerEfl (Alto)	MedEfl (Intermedio)	LejEfl (Bajo)	Total	Asociación de hábitat
<b>Paseriformes</b>					
Cachirla Común, <i>Anthus correndera</i>	56	21	4	81	SG
Remolinera Común, <i>Cinclodes fuscus</i>	10	3	0	13	SG
Varillero Ala Amarilla, <i>Agelaius thilius</i>	1183	229	63	1475	TG
Junquera, <i>Phleocryptes melanops</i>	13	0	0	13	TG
Sobrepuesto, <i>Lessonia rufa</i>	1	10	0	11	SG
Verdón, <i>Embernagra platensis</i>	8	0	0	8	TG
Espartillero Enano, <i>Spartonoica maluroides</i>	7	0	0	7	TG
Tachuri Siete Colores, <i>Tachuris rubrigastra</i>	6	0	0	6	TG
Pijú Cola Parda, <i>Synallaxis albescens</i>	5	0	0	5	TG
Misto, <i>Sicalis luteola</i>	2	0	0	2	TG
Ratona Aperdizada, <i>Cistothorus platensis</i>	1	0	0	1	TG
Loica Común, <i>Sturnella loyca</i>	0	1	0	1	TG
<b>Rapaces</b>					
Chimango, <i>Milvago chimango</i>	175	68	25	268	SG,TG,MF

Gavilán Planeador, <i>Circus buffoni</i>	1	1	1	3	TG
Carancho, <i>Caracara planctus</i>	1	1	0	2	SG,TG
<b>Vadeadoras y Playeras</b>					
Tero Real, <i>Himantopus melanurus</i>	4	122	0	126	MF
Tero, <i>Vallenus chilensis</i>	3	8	0	11	SG,MF
Garcita Blanca, <i>Egretta thula</i>	0	3	2	5	MF
Pitotoy Chico, <i>Tringa flavipes</i>	0	2	0	2	MF
<b>TOTAL</b>	<b>1476</b>	<b>471</b>	<b>95</b>	<b>2040</b>	

---

Tabla 2 – Resultados de las pruebas de ANOVA para la riqueza y abundancia de aves total, abundancia sin considerar a *Agelaius thilius* y abundancia de especies de aves asociadas a áreas abiertas (ver Tabla 1) para tres tratamientos que incluyen tres marismas de *Spartina alterniflora* a diferentes distancias del vertido de nutrientes localizadas en el estuario de Bahía Blanca.

	Riqueza total		Abundancia total		Abundancia sin <i>Agelaius thilius</i>		Especies asociadas a áreas abiertas	
	F <sub>2,18</sub>	P	F <sub>2,18</sub>	P	F <sub>2,18</sub>	P	F <sub>2,18</sub>	P
Julio	7.3	0.007	32	0.00001	6.57	0.011	12.1	0.001
Agosto	8.3	0.003	17.2	0.00007	6.69	0.007	6.4	0.008
Septiembre	5.5	0.01	5.7	0.01	5.10	0.018	1.7	0.2
Noviembre	2.8	0.09	12.2	0.0005	3.15	0.067	2.8	0.09
Enero	11.4	0.001	9.3	0.002	5.30	0.015	9.5	0.002
Febrero	10	0.001	17.6	0.00006	2.80	0.048	9.1	0.002
Marzo	5.6	0.01	8.6	0.002	1.50	0.25	10.2	0.1
Abril	14.1	0.0001	12.4	0.0004	1.82	0.19	10.2	0.001
Junio	7.5	0.004	11	0.0007	1.43	0.265	4.4	0.03

Figura 1 – Ubicación del sistema de estudio en el estuario de Bahía Blanca (Argentina). El punto negro representa la localización del efluente de aguas negras. Los tratamientos fueron: (A) CerEfl, marismas localizadas en los alrededores del sitio de descarga; (B) MedEfl, marismas localizadas a 200 metros del efluente; y (C) LejEfl, marismas distantes a unos 10 km. del efluente. La imagen de arriba a la derecha detalla las áreas donde se realizaron los tratamientos CerEfl y MedEfl, y la imagen de abajo a la izquierda detalla los tratamientos LejEfl.

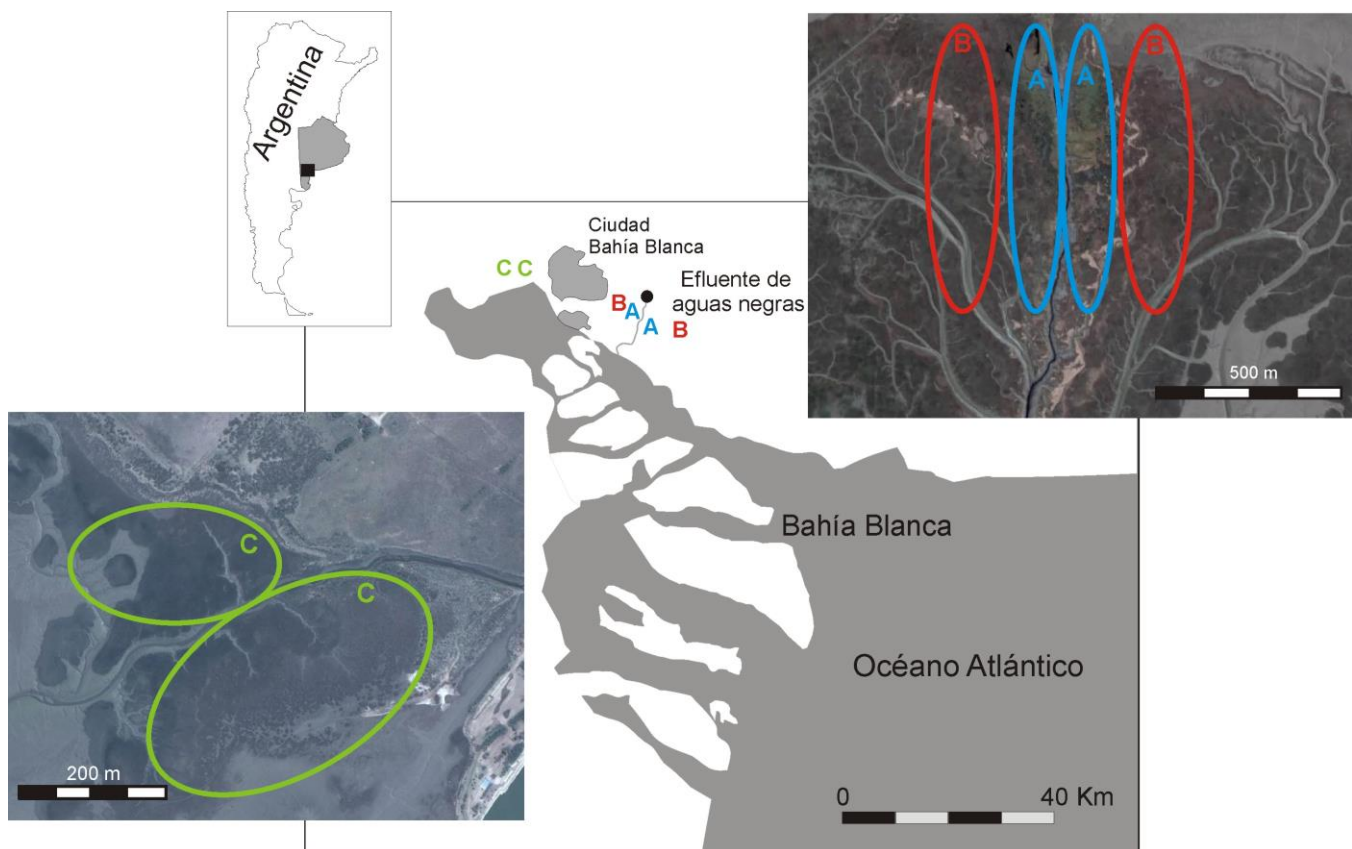


Figura 2 - Fotografías del efluente de aguas negras (A), y de la marisma ubicadas a los alrededores del efluente correspondientes a los tratamiento CerEfl (B), marisma ubicada a una distancia media, tratamiento MedEfl (C); y ubicada lejos del efluente, tratamiento LejEfl (D), en el estuario de Bahía Blanca.



Figura 3 – Depositación de vegetación seca (*wracks*) sobre la marisma de *Spartina alterniflora* (A); estado sucesional posterior a la depositación del *wrack*, donde la marisma de *S. alterniflora* comienza a recuperarse (B).

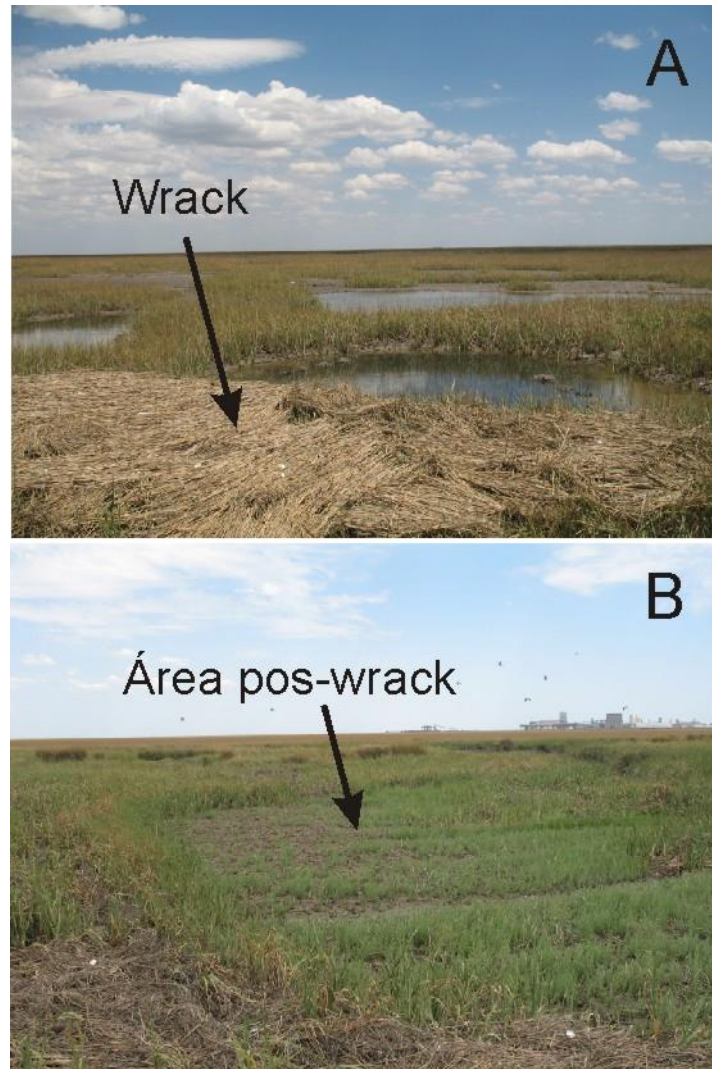


Figura 4 – Concentración de amonio (A), fosfato (B) y nitrato (C) en sedimento en tres tratamientos a diferente distancia del efluente de aguas negras (CerEfl, MedEfl y LejEfl, ver Fig. 1). De aquí en adelante los gráficos de cajas están construidos con límites de las cajas en los percentiles 75 y 25, y las líneas representan los valores máximos y mínimos; líneas atravesando las cajas representan medianas. Diferente letra arriba de las cajas significan diferencias significativas luego de usar la prueba *a posteriori* de Tukey ( $P < 0.05$ ).

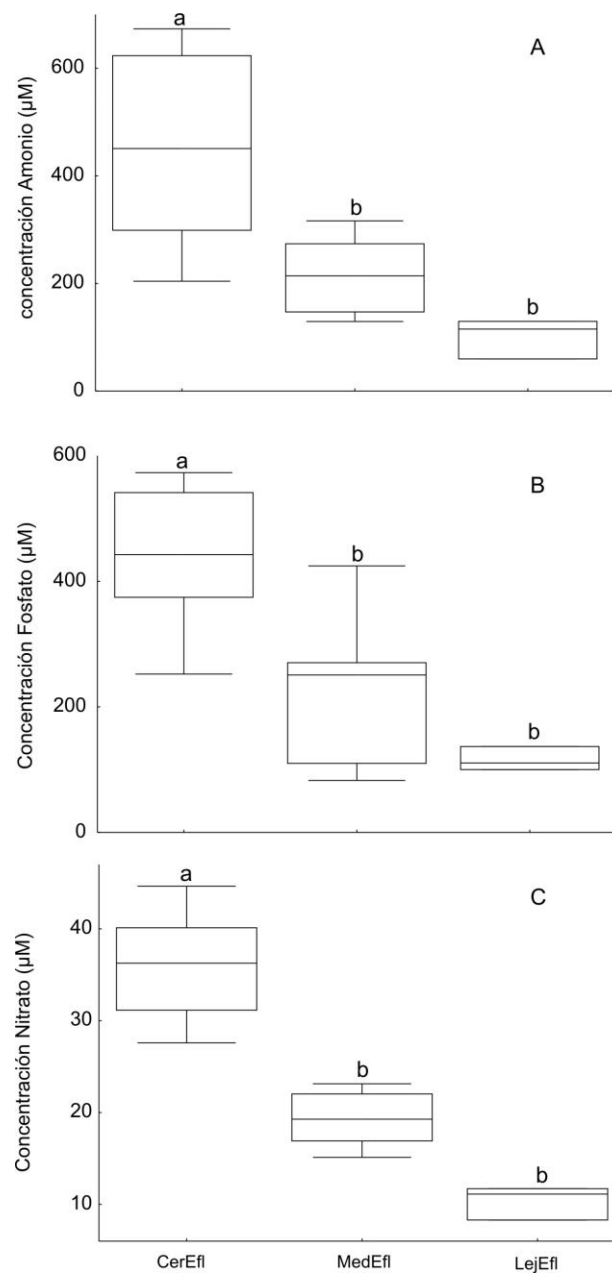


Figura 5 – Porcentaje de materia orgánica en sedimento en tres tratamientos a diferente distancia del efluente de aguas negras (CerEfl: cerca del efluente, MedEfl: a una distancia intermedia del efluente y LejEfl: lejos del efluente; ver Fig. 1).

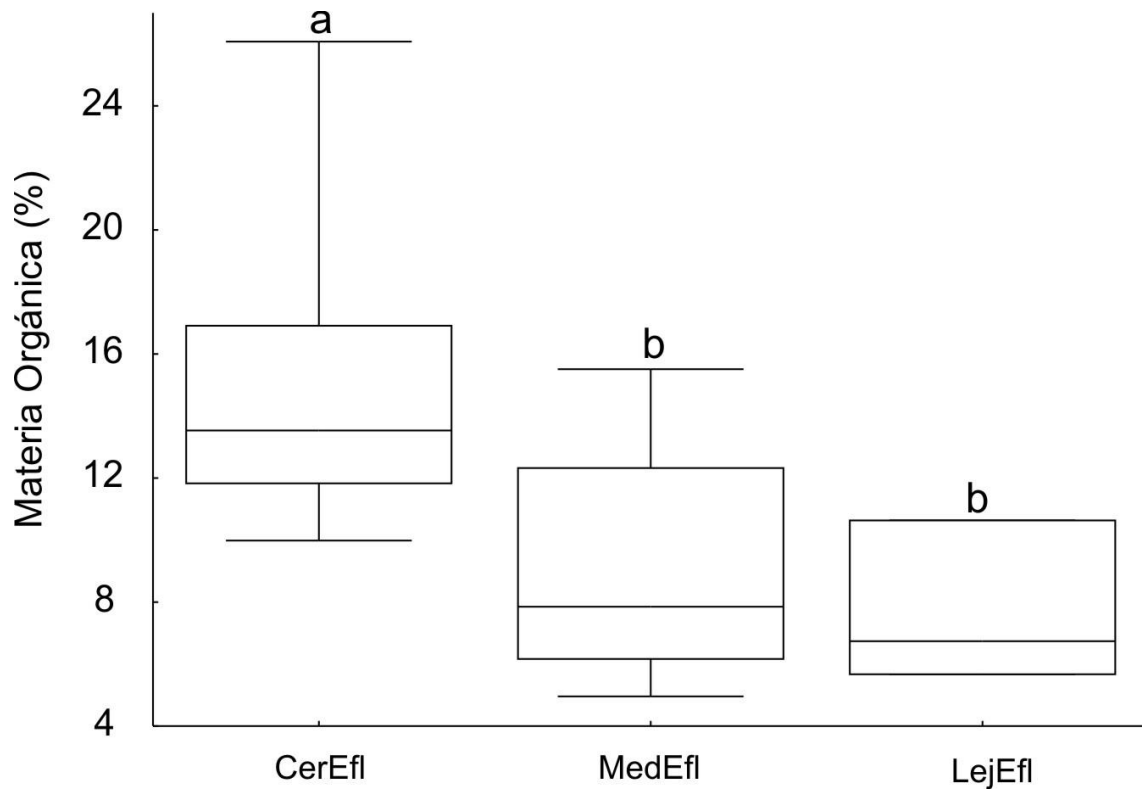


Figure 6 – Altura (A), cobertura (B) y densidad de espigas (C) de *Spartina alterniflora* para tres tratamientos a diferente distancia del efluente de aguas negras (CerEfl: cerca del efluente, MedEfl: a una distancia intermedia del efluente y LejEfl: lejos del efluente; ver Fig. 1

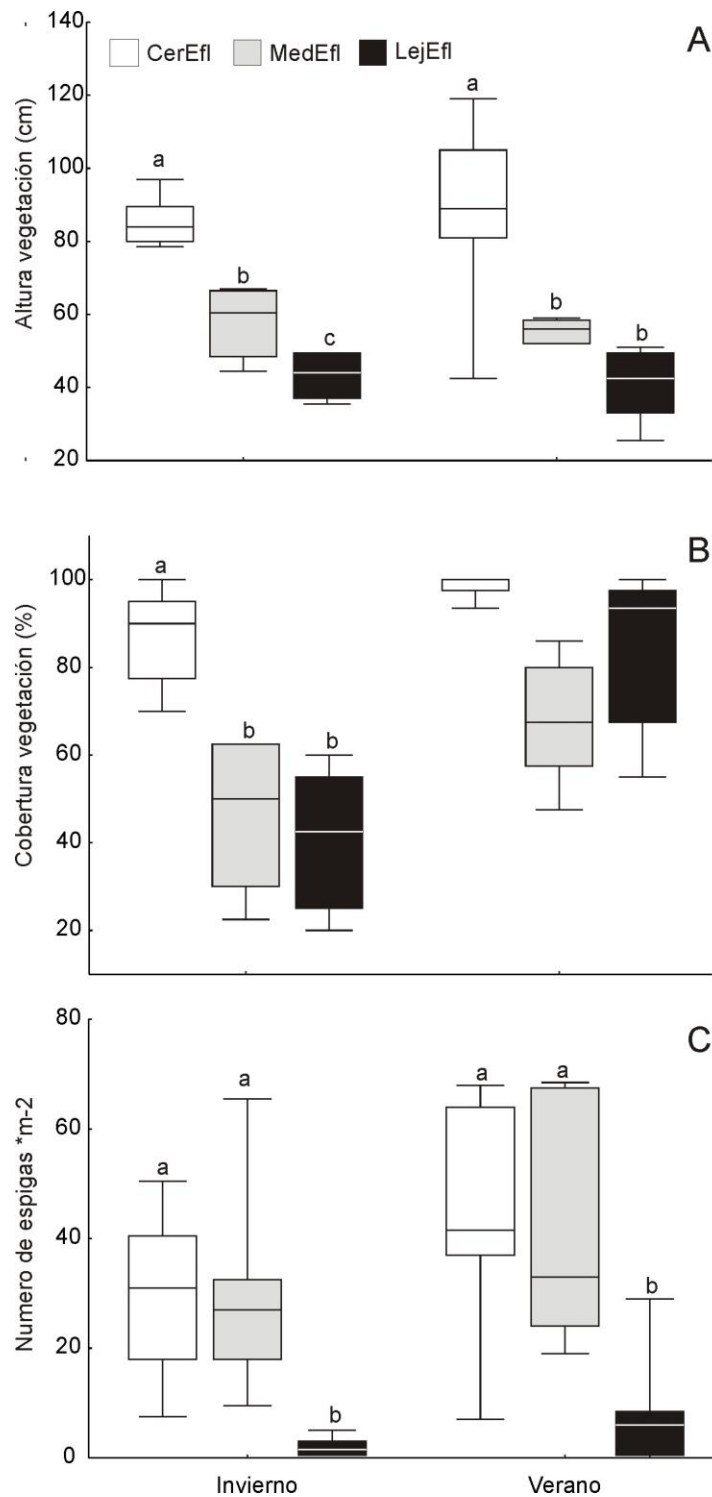


Figura 7 – Relación entre la altura de la vegetación y la concentración de nitrato (a), y entre la altura de la vegetación y la abundancia de aves (B) en marismas de *Spartina alterniflora* a diferentes distancias del efluente de aguas negras ubicadas en el estuario de Bahía Blanca.

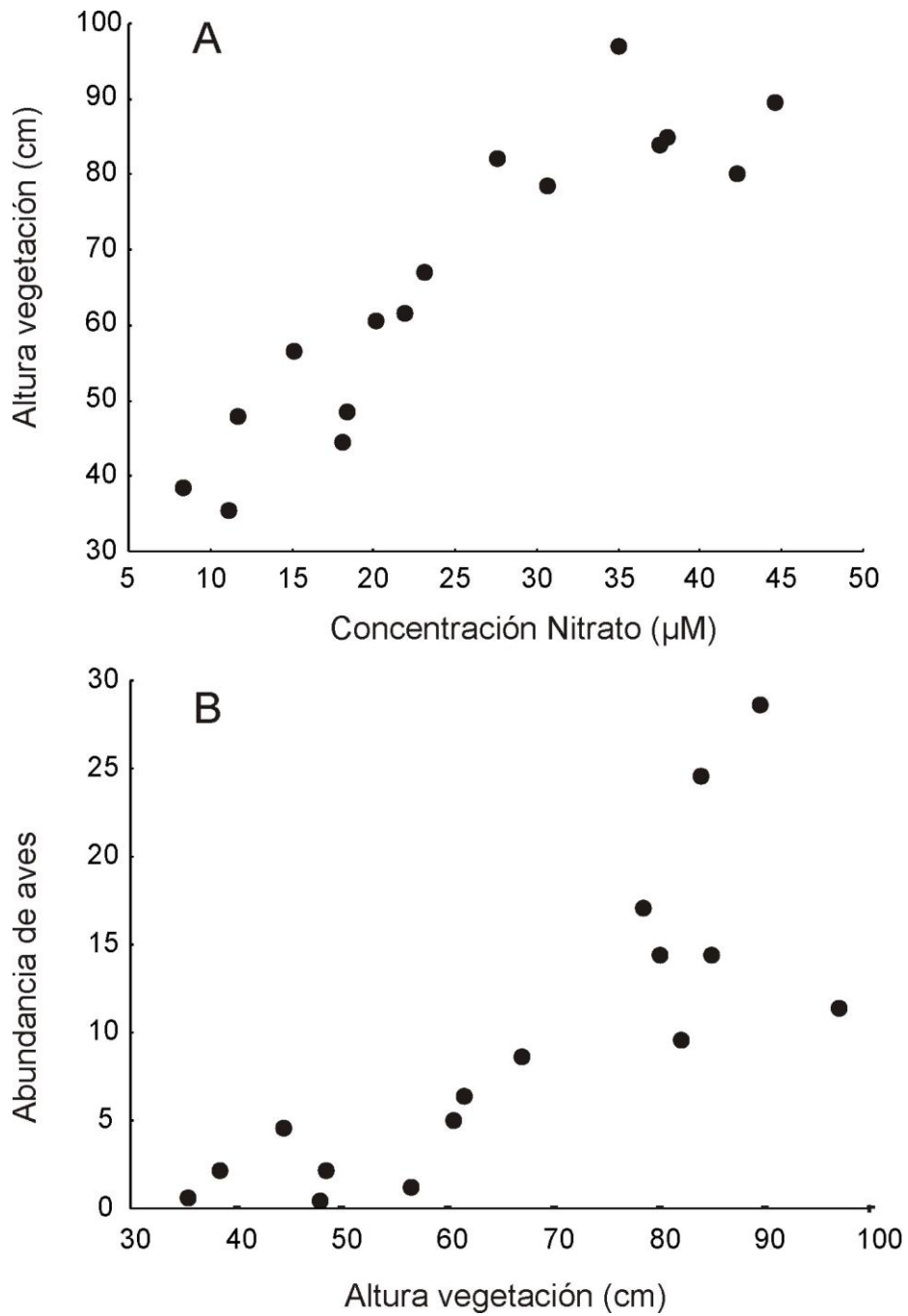
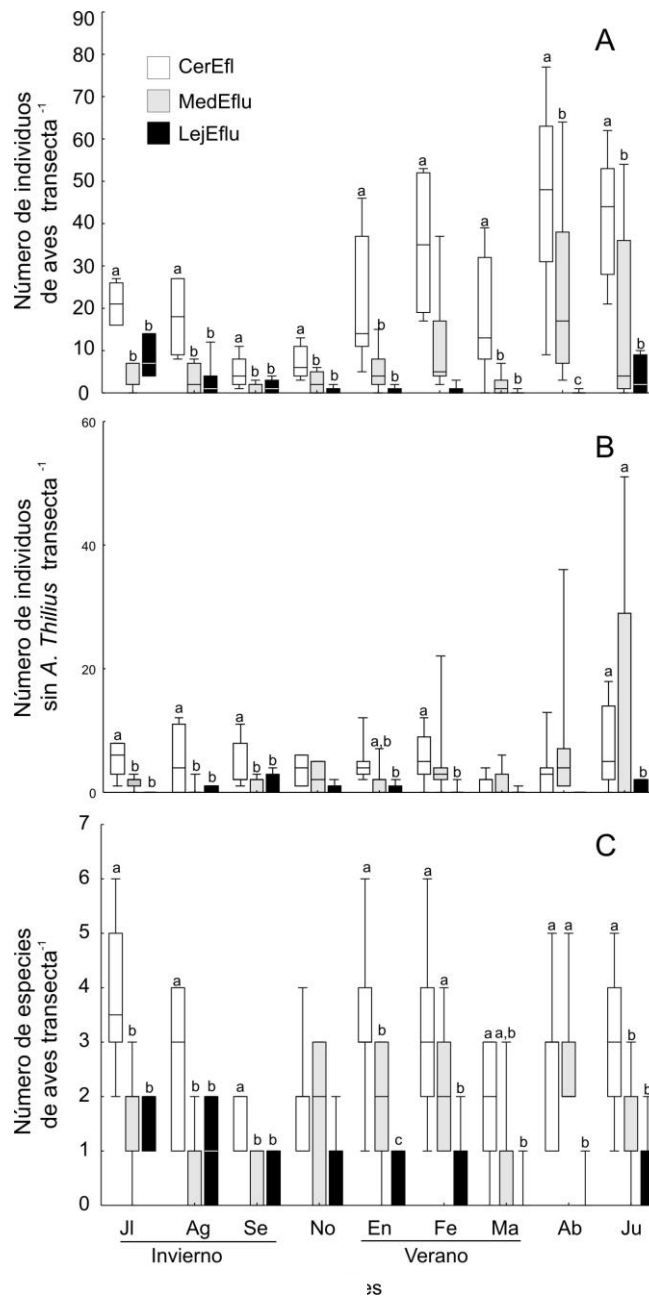


Figura 8 – Número de individuos de aves (A), número de individuos sin considerar a *Agelaius thilius* (B) y número de especies de aves (C) en tres tratamientos a diferente distancia del efluente de aguas negras (CerEfl, MedEflu y LejEflu, ver Fig. 1). Los resultados estadísticos se muestran en Tabla 1. Se detallan los meses correspondientes al invierno y verano debido a que para esas estaciones se realizaron muestreos de vegetación.



**SECCIÓN B:**  
ESCALA TEMPORAL EVOLUTIVA

## CAPITULO IV:

DIFERENCIACIÓN MORFOLÓGICA SIN ESTRUCTURACIÓN  
GENÉTICA ENTRE POBLACIONES DE MARISMAS COSTERAS Y  
PAJONALES INTERIORES DE UNA ESPECIE DE FURNARIDO:  
PATRON CONVERGENTE CON ESPECIES DE EMBERIZIDOS DE  
AMÉRICA DEL NORTE



## **Introducción**

Las marismas presentan profundos desafíos adaptativos a los vertebrados terrestres que intentan colonizarlas. El flujo físico de los ciclos de marea y la influencia química de la sal se combina para crear un ecosistema de humedal donde el ambiente béntico tiene fuertes características marinas, mientras que la estructura de la vegetación presenta características de humedal terrestre (Chan et al. 2006). Los ambientes de marisma representaron un ecosistema relativamente inestable y rápidamente cambiante durante todo el Pleistoceno (Malamud-Roam et al. 2006). Debido a esta inestabilidad que presentaban las marismas durante el tiempo geológico, las especies que colonizaban estos ambientes debieron adaptarse rápidamente a los cambios ambientales. La evidencia indica que tales cambios adaptativos han ocurrido a pesar de una divergencia reciente o aún en una fase de flujo génico continuo con poblaciones de hábitat interiores (Chan et al. 2006). Las aves y otros vertebrados de marismas de Norteamérica, muestran un alto grado de diferenciación morfológica local, encontrándose en una fase de divergencia reciente (Greenberg et al. 2006). Veinte y cinco especies endémicas o subespecies con rasgos bien marcados están restringidas a ambientes de marismas, con la mayor diversidad encontrada en estuarios de la costa Atlántica de Norteamérica (Hay 1908, Clay 1938, Marshall 1948, Chan et al. 2006, Greenberg y Maldonado 2006). Los sistemas de marismas están entre los ecosistemas más amenazados en el mundo (Adam 2002), por lo tanto entender la dinámica de adaptaciones en poblaciones endémicas debería proveer el entendimiento de cómo algunas de estas poblaciones podrían responder, en el largo plazo a cambios de hábitat producto de disturbios antropogénicos (Greenberg and Maldonado 2006, Takekawa et al. 2006).

Los estudios acerca de la rápida adaptación de vertebrados a marismas esta basada casi exclusivamente sobre trabajos en marismas de Norteamérica, y primariamente en un grupo de aves, de la Familia Emberícidae. (Greenberg y Droege 1990, Greenberg et al. 1998, Grenier y Greenberg 2005, 2006). Uno de los grandes misterios de la biogeografía de las marismas es que

muy pocas subespecies o especies endémicas han sido descritas para ambientes costeros en otros continentes (Greenberg y Maldonado 2006). Las mayores extensiones de marismas son encontradas a lo largo de las costas del Atlántico y del Golfo de Norteamérica, pero concentraciones locales pueden ser encontradas en Gran Bretaña, Norte de Europa, Norte de Japón, China y Corea (Adam 1990), Argentina, Uruguay y Sur de Brasil (Isacch et al 2006), y Australia y Nueva Zelanda (Laegdsgaard 2006). Las marismas a lo largo del sur de Sudamérica son menos extensas que aquellas encontradas en la costa Este de Norteamérica, con un área total aproximada de 2.133 km<sup>2</sup> comparado con los casi 15.000 km<sup>2</sup> de las de Norteamérica (Isacch et al. 2006), pero sin embargo poseen una alta similitud florística (Isacch et al. 2006), ya que las marismas en ambas regiones son dominadas por varias especies del género *Spartina*. De esta manera, la relativamente poco estudiada fauna de marismas de Sudamérica se presenta como una excelente oportunidad para evaluar las hipótesis adaptativa en la evolución de la especialización a la vida en marismas desarrollada para Norteamérica (Grenier y Greenberg 2006).

Como en otras regiones del mundo, las marismas de Argentina soportan un relativo bajo número de especies de vertebrados (Vega 2001, Bó et al. 2002, Isacch et al. 2004). Hasta el momento, ninguna especie o subespecie de ave que reproduce en marismas ha sido encontrada completamente restringida a estos ambientes. Esto es sorprendente en vista de la alta diversidad de aves de Sudamérica (McGowan 2001). Sin embargo, la fauna asociada a marismas de esta región no ha sido tan estudiada como las de Norteamérica. De esta manera, la falta de endemismo podría ser un artefacto del nivel de detalle taxonómico al que las aves de marismas han sido sometidas o podría ser el resultado de las características de las especies que están disponibles para la colonización de las marismas de la región. Los pastizales del Sur de Sudamérica, ambiente colindante con las marismas costeras, presentan relativamente pocas especies de Emberícidos (Comparatore et al. 1996), el principal grupo de aves endémicas en

marismas de Norteamérica. Basado sobre el actual conocimiento de las aves de marismas, dos especies muestran una fuerte asociación con estos ambientes en Sudamérica: *Spartonoica maluroides* (Espartillero Enano) miembro de la familia Furnaridae; y *Porzana spiloptera* (Burrito Negruzco) un pequeño rávido (Martínez et al. 1997, Isacch et al. 2004, Greenberg y Maldonado 2006, Cardoni et al. 2007). *S.maluroides* es considerado una especie cercana a la amenaza, mientras que *P. spiloptera* es vulnerable a nivel global (Birdlife 2010). *S. maluroides* es encontrado tanto en marismas costeras como en pastizales de humedales interiores (Canevari et al. 1991, Isacch y Martínez 2001, Isacch et al. 2004, Cardoni et al. 2007). Esta especie es un migrante parcial, ya que la mayoría de los individuos desaparecen de los sitios de nidificación en el sur y centro de Argentina y con un substancial aumento de las poblaciones en invierno tanto en pastizales interiores del centro de Argentina como en zonas costeras de Uruguay y Brasil (Martínez 2001, Isacch et al. 2004, Di Giacomo 2005). *P. spiloptera* ha sido primariamente reportado para marismas (Taylor 1996, Martínez et al. 1997), aunque es una especie de hábitos esquivos y abundancia escasa. Varias otras especies usan la marisma, como *Cistothorus platensis* (Ratona Aperdizada), *Embernagra platensis* (Verdón), *Sicalis luteola* (Misto), *Agelaius thilius* (Varillero Ala Amarilla), pero están ampliamente distribuidas en otros hábitat Pampeanos, y el uso de la marisma es en forma marginal (Isacch et al. 2004, Cardoni et al. 2007).

Dado estos antecedentes, se decidió utilizar como sistema modelo a *Spartonoica maluroides*, para examinar patrones de diferenciación genéticos (mitocondrial y microsatélite) y fenotípicos (coloración de plumaje, tamaño y forma) entre poblaciones costeras e interiores, como una forma de determinar la intensidad de selección de rasgos en los sistemas de marismas. Los patrones fueron comparados con patrones registrados para Emberícidos especializados a la vida en marismas costeras de Norteamérica (Greenberg y Droege 1990, Greenberg et al. 1998, Grenier y Greenberg 2005, 2006).

## Metodología

### *Área de estudio*

El estudio incluyó marismas costeras y humedales interiores incluidos dentro de los pastizales del Río de la Plata (*sensu* Soriano et al 1991). Específicamente las localidades muestreadas fueron seleccionadas a partir de la revisión de Áreas Valiosas de Pastizales (AVPs), realizada por la Fundación Vida Silvestre Argentina (Bilenca y Miñarro 2004), y de las Áreas de Importancia para la Conservación de las Aves compiladas por Aves Argentina (Di Giácomo 2005). Se capturaron individuos de *Spartonoica maluroides* en tres marismas: Bahía Blanca (39° 01' S – 56° 25' O), Laguna Mar Chiquita (37° 40' S – 57° 22' O) y Bahía Samborombón (36° 22' S – 56° 45' O) y en tres humedales interiores: Laguna La Picasa (34° 14' S – 62° 50' O), un pajonal a orillas del río Saladillo (35° 34' S – 60° 00' O) y en la Reserva Provincial Punta Lara (34° 47' S – 58° 59' O; Fig. 1). Se muestrearon además otros dos sitios descriptos con presencia estival de individuos de *S. maluroides*. Luego de muestreos exhaustivos durante la estación reproductiva solamente se registraron 3 individuos en la Laguna Mar Chiquita (30° 55' S – 62° 40' W) y ningún individuo en la Laguna La Felipa, ambas ubicadas en la provincia de Córdoba (33° 06' S – 63° 33' W). Los datos de Mar Chiquita (Córdoba) no fueron utilizados debido al bajo número de individuos lo que me impidió realizar comparaciones confiables.

### *Medidas Fenotípicas*

Para la captura de individuos de *Spartonoica maluroides*, se utilizaron redes de niebla (12 x 2.5 m., tamaño de malla de 30 mm). De cada individuo capturado, se registraron 9 medidas morfológicas: *longitud del culmen* (LC) tomada desde el punto anterior de las narinas hasta la punta del pico; *ancho del culmen* (AC) tomada a través de la base del pico bajo el punto proximal de las narinas; *profundidad del culmen* (PC) tomada en el punto anterior de las narinas;

*longitud de la capucha roja* (CR) y *negra* (CN); *longitud del tarso* (TL) tomada desde la articulación tibiatarso y tarsometatarso hasta el borde distal de la articulación del dedo medio; *longitud de la cola* (LCo) tomada entre las dos plumas centrales, desde las base de las plumas hasta el final de la pluma más larga; *cuerna del ala* (CA) tomada desde la articulación carpal hasta la punta de la primaria más larga; y el *peso* (P). Se utilizó un calibre digital ( $\pm 0.01$  mm) para las mediciones del culmen, capucha y tarso; una regla ( $\pm 1$  mm) para las mediciones de la cola y el ala, y una pesola (100 g) para registrar el peso. Adicionalmente, se tomó una fotografía del plumaje dorsal a cada individuo, utilizando una cámara Cannon<sup>®</sup> 35 mm, para evaluar el porcentaje de coloración negra. La fotografía digital fue analizada usando la herramienta de máscara del programa de edición digital Corel Paint<sup>®</sup> para estimar la cantidad de color negro del plumaje dorsal del ave. Secciones de la fotografía digital fueron muestreadas y se aplicó una máscara para estimar el número de píxeles negros para cada sección. La cantidad de negro fue estimada como número de píxeles negros / números de píxeles totales de la sección (ver Ballentine y Greenberg 2010). Se restringió el análisis morfológico a individuos adultos, los cuales eran fácilmente distinguibles de los juveniles por el plumaje y el color del iris. Los adultos tienen desarrollada una capucha rufa, un plumaje más oscuro, e iris más claros que los individuos inmaduros (Fig. 2).

### *Análisis genéticos*

Las muestras de sangre para los análisis genéticos fueron extraídas de la vena braquial usando agujas 25G<sup>5/8</sup> y fueron almacenadas en buffer de lisis (2 M Tris HCl, 0.5 M sodio, 0.01 M NaCl y EDTA, 20 % sulfato de sodio *dodecyl*; pH 8.0). El ADN fue aislado de las muestras de sangre usando protocolos establecidos en DNeasy Kit<sup>®</sup> (Qiagen, Inc., Valencia, CA, USA). Reacciones de polimerasa en cadena (PCR) fueron realizadas usando un termociclador programable (PTC-100, MJ Research Inc.).

La especie *Spartonoica maluroides* no presenta un marcado dimorfismo sexual (Fig. 2). Por lo que se realizó como primera medida una determinación molecular del sexo. Se usaron *primers* universales P8 (5'-CTCCCAAGGATGAGRAAYTG-3') y P2 (5'-TCTGCATCGCTAAATCCTTT-3') para amplificar los genes CHD-W y CHD-Z localizados en cromosomas sexuales de aves (Griffiths *et al* 1998). El *primer* adelantado (*forward*) fue etiquetado con *phosphoramidites* fluorescente (HEX; Operon Technologies Inc.). La amplificación fue llevada a cabo en un volumen total de 10  $\mu$ L. Las condiciones finales de reacción fueron las siguientes: ddH<sub>2</sub>O, 0.1 U de polimerasa de ADN *AmpliTaq Gold*<sup>®</sup> (*Applied Biosystems*), 10  $\mu$ M de ambos *primers*, 25 mM of MgCl<sub>2</sub>, 10X PCR *Gold Buffer* (*Applied Biosystems*), y 2 mM of dNTPs. Las condiciones de la PCR para la amplificación de los genes CHD-W y CHD-Z consistieron de un paso de desnaturalización inicial de 7 min a 96° C, seguido de 35 pasos repetidos de desnaturalizaciones, realineaciones y extensión de 96° C por 60 seg, 50° C por 60 seg (temperatura de realineación), 72° C por 60 seg, seguido de un paso final de 72° C por 5seg. Luego de esto, 1  $\mu$ l del producto de PCR fue adicionado a 9  $\mu$ L de solución de *formamide/ROX* (*Applied Biosystems*), se realizó una electroforesis de los productos y se detectó en un analizador genético ABI PRISM 3100 (*Applied Biosystems*). Las migraciones se realizaron en una serie de capilares de 22 cm de longitud usando polímero POP4 (*Applied Biosystems*) con los siguientes parámetros: 15 kV, 100 Amp, y 11mW a 60 °C por 35'. El tamaño de los fragmentos fueron analizados usando los programas GeneScan<sup>®</sup> y Genotyper<sup>®</sup> (*Applied Biosystems*).

El sexo hembra se correspondió con muestras en que ambos picos de los genes CHD-Z y CHD-W estaban presentes, y el sexo macho se correspondió con muestras en que solo estaba presente el pico del gen CHD-Z.

Para el análisis de ADN mitocondrial y microsatélites con el objeto de determinar diferenciación molecular entre poblaciones, se amplificaron tres regiones del ADNmt, (1)

Región Control usando (RC) los *primers* (DLSP754R 5'-GGTTTAGGGGGAAAGAATGG-3') y DLSP754F (5'-GAAGCCAACCAGTAGAACA-3') desarrollados para este proyecto en el laboratorio de Genética Molecular del Smithsonian Institution; (2) Deshidrogenasa NADH subunidad 3 (ND3) usando los *primers* L10755 (5'-GACTTCCAATCTTTAAAATCTGG-3') y HI1151 (5'-GATTTGTTGAGCCGAAATCAAC-3'; Chesser 1999); y (3) Citocromo-b (Cit-b) usando los *primers* 2SH (5'-GAATCTACTACGGCTCATAC) y wow (5'-ATGGGTGGAATGGAATTTTGTC-3'; Dumbacher et al. 2003). La amplificación fue llevada a cabo en un volumen total de 10  $\mu$ L. Las condiciones finales de reacción fueron las siguientes: ddH<sub>2</sub>O, 0.1 U de polimerasa de ADN *AmpliTaq Gold*<sup>®</sup> (Applied Biosystems), 10  $\mu$ M de ambos *primers*, 25 mM of MgCl<sub>2</sub>, 10X PCR *Gold Buffer* (Applied Biosystems), y 2 mM of dNTPs. Las condiciones de la PCR para las amplificaciones de las regiones ND3 y Cit-b consistieron de un paso de desnaturalización inicial de 7 min a 94° C, seguido de 35 pasos repetidos de desnaturalizaciones, realineaciones y extensión de 92° C por 60 seg, 52° C por 60 seg (temperatura de realineación), 72° C por 60 seg, seguido de un paso final de 72° C por 7 seg. En cambio, para la Región Control la temperatura de realineación fue de 49° C, siendo el resto de las condiciones iguales que para ND3 y Cit-b. Luego se realizó una electroforesis para constatar que la amplificación haya funcionado correctamente, siguiendo con la secuenciación de las regiones en cuestión. La reacción de secuenciación para las tres regiones fue la siguiente: 1  $\mu$ l Big Die, 1.5  $\mu$ l 5X Buffer, 6.2  $\mu$ l H<sub>2</sub>O y 0.8  $\mu$ l del cebador. Las condiciones de secuenciación consistieron de un paso inicial de 96° C por 2 min, seguido de 25 ciclos repetidos de 96° C 10 seg, 50° C 5 seg, 60° C 4 min. Por ultimo, 1  $\mu$ l del producto de secuenciación fue adicionado a 9  $\mu$ l de solución HiDi. La secuenciación se realizó con un Analizador Genético ABI PRISM 3100 (*Applied Biosystems*), donde las migraciones se realizaron en una serie de capilares de 22 cm usando polímero POP4 (*Applied Biosystems*). Se utilizó el programa Sequencher<sup>®</sup> para la limpieza y alineamiento de las secuencias.

Debido a que no hay marcadores microsatélites específicos para *Spartonoica maluroides* disponibles, se probaron 49 microsatélites *primers* desarrollados para otras especies de paseriformes, encontrando que solo tres funcionaron y fueron además polimórficos; D09 (*Thamnophilus cryptoleucus*; Ágreda et al 2002), Man3 (*Manacus manacus*; Piertney et al 2002) y LTMR8 (varias especies; MacDonald y Potts 1994). Las amplificaciones PCR fueron realizadas en un volumen de reacción de 10 µl siguiendo las condiciones descriptas en los estudios originales. Las condiciones de la PCR consistieron de un paso de desnaturalización inicial de 5 min. a 94° C, seguido de 35 pasos repetidos de desnaturalizaciones, realineaciones y extensión de 94° C por 20 seg, 52° C por temperatura de realineación (Ta: 50° C para D09; 52° C para MAN3; y 57° C para LTMR8) por 20 seg, 72° C por 45 seg, seguido de un paso final de 72° C por 5 min. Los genotipos fueron recogidos sobre un ABI PRISM 3100 (*Applied Biosystems*; Perkin Elmer) y visualizados con los programas Genescan<sup>®</sup> y Genemapper<sup>®</sup> (*Applied Biosystems*).

#### *Análisis estadísticos*

#### *Rasgos morfológicos*

Para evaluar si *Spartonoica maluroides* presenta dimorfismo sexual se realizó una prueba de t para evaluar la hipótesis nula de no diferencias en variables morfológicas entre sexos. Se utilizó una prueba de ANOVA anidada para determinar diferenciación morfológica entre hábitats y entre sitio/población (Zar 1999). Cuando la variable presentó diferenciación entre hábitats, se realizó una prueba de mantel (Mantel 1967) con 10000 repeticiones para evaluar si las diferencias morfológicas se correlacionan con las distancias geográficas o si son independientes entre poblaciones apareadas.

#### *Rasgos moleculares*

Un análisis de la varianza molecular (AMOVA), con 10000 repeticiones, se utilizó para evaluar la hipótesis nula de no diferencia molecular entre hábitats, entre poblaciones y entre poblaciones dentro de cada tipo de hábitat para las regiones de ADN mitocondrial usando el programa Arlequín 3.01 (Excoffier et al. 2005). La prueba de Mantel (Mantel 1967) con 10.000 repeticiones fue realizada para determinar la asociación entre la distancia geográfica y la distancia genética usando el programa FSTAT 2.2.3 (Goudet 2002). Se calcularon los estadísticos de Tajima's (D; Tajima 1989) y Fu's (Fs; Fu 1997) para verificar la hipótesis nula de selección neutral en relación a las secuencias de ADNmt, usando el programa Arlequín 3.01 (Excoffier et al. 2005).

Para las regiones microsatelitales se calcularon índices de diversidad genética y estadísticos tales como número de alélos por locus ( $A_N$ ), riqueza alélica por locus ( $A_R$ ), una medida de número de alelos independiente del tamaño de la muestra (El Mousadik y Petit 1996), diversidad genética promedio de Nei's ( $H_S$ ; Nei 1987), heterocigosidad observada ( $H_O$ ), y el índice de fijación  $F_{IS}$ , usando el programa FSTAT 2.2.3 (Goudet 2002). El equilibrio de Hardy-Weinberg sobre todos los loci dentro de cada población fue determinado mediante la exanimación de la heterocigocis ( $F_{IS}$ ) y generando valores P con 800 repeticiones. Un análisis de la varianza molecular (AMOVA), con 10000 repeticiones, se utilizó para evaluar la hipótesis nula de no diferencia molecular entre hábitats, entre poblaciones y entre poblaciones dentro de cada tipo de hábitat para las 3 regiones microsatélites utilizadas (AMOVA; Excoffier et al. 1992) con Weir y Cokerham's (1984)  $F_{ST}$  como medida de distancia genética usando el programa Arlequín 3.01. La significancia fue obtenida luego con 10.000 repeticiones para determinar la probabilidad de valores de  $F_{ST}$  aleatorios mayores o igual que el valor observado (Excoffier et al. 1992). La prueba de Mantel (Mantel 1967) con 10000 repeticiones fue realizada para evaluar la relaciones entre la distancia geográfica y genética usando el programa FSTAT 2.2.3 (Goudet 2002).

## Resultados

### *Determinación molecular y comparación morfológica del sexo en *Spartonoica maluroides**

A pesar de no existir un dimorfismo sexual evidente en esta especie, se pensó que era posible encontrar diferencias sutiles. Por lo que el primer paso de este estudio fue la determinación sexual mediante técnicas moleculares, y posterior comparación morfológica entre sexos.

Los *primers* de sexado P8 (5'-CTCCCAAGGATGAGRAAYTG-3') y P2 (5'-TCTGCATCGCTAAATCCTTT-3') determinaron correctamente el género de individuos de *Spartonoica maluroides*, mostrando el típico patrón de bandas que permite claramente diferenciar machos de hembras (Fig. 3). Esta técnica fue 100 % confiable para la determinación del sexo en esta especie, ya que se realizó un control utilizando 13 parejas reproductivas de individuos de *S. maluroides*, donde el sexado molecular determinó un macho y una hembra por nido (Cardoni et al. 2007).

Se determinó que 4 características morfológicas fueron diferentes entre sexos de *Spartonoica maluroides*: longitud (LC) y profundidad del culmen (PC), tamaño de la capucha rufa (CR) y cuerda del ala (CA) (Prueba de t: LC:  $t = -2.14$ ,  $gl = 79$ ,  $p = 0.035$ ; PC:  $t = -3.71$ ,  $gl = 79$ ,  $p = 0.0004$ ; CR:  $t = -4.14$ ,  $gl = 79$ ,  $p = 0.00009$ ; CA:  $t = -3.47$ ,  $gl = 79$ ,  $p = 0.0008$ ). Por lo tanto, estas variables fueron analizadas para cada sexo por separado para hacer comparaciones entre tipos de hábitat (humedales interiores y marismas costeras). El peso (P) también fue analizado para cada sexo por separado. El resto de las variables fueron agrupadas entre sexos

### *Comparaciones fenotípicas de *Spartonoica maluroides* entre hábitats*

La comparación de aspectos morfológicos y coloración del plumaje entre poblaciones de *Spartonoica maluroides* habitando marismas costeras y humedales interiores mostró diferencias. El ancho del culmen y la longitud de la cola fueron mayores para individuos habitando humedales interiores que para aquellos habitando marismas costeras. El ancho del culmen fue diferente entre hábitats, pero no entre poblaciones dentro del tipo de hábitat [hábitat:  $F_{1,4} = 5.21$ ,  $p < 0.05$ , poblaciones (hábitat):  $F_{1,4} = 2.15$ ,  $p > 0.05$ ; Tabla 1 y Fig. 4A]. Para la longitud de la cola se encontraron diferencias entre hábitats y entre poblaciones dentro de cada tipo de hábitat [hábitat:  $F_{1,4} = 4.96$ ,  $p < 0.05$ , poblaciones (hábitat):  $F_{1,4} = 3.291$ ,  $p < 0.05$ ; Tabla 1 y Fig. 4 B y E], por lo tanto en este caso la diferencia entre hábitats podría estar respondiendo a una causa a nivel de población y no puede ser asignado claramente a un efecto de hábitat. La variable LCo no presentó diferencias entre poblaciones de marismas, pero si en la de humedales interiores siendo mayor en Saladillo y en la Laguna La Picasa que en Punta Lara. A su vez, los valores de Punta Lara fueron similares a los registrados para las marismas (Fig. 4E), en consecuencia el efecto de hábitat es poco claro para utilizarlo como evidencia de la hipótesis de diferencias morfológicas entre hábitat. El porcentaje de plumaje negro en el dorso fue más alto en poblaciones costeras que en poblaciones de humedales interiores (ANOVA anidado; hábitat:  $F_{1,4} = 22.57$ ,  $p < 0.0001$ ; Tabla 1 y Fig. 4C). Entre poblaciones de marismas no se encontraron diferencias en el porcentaje de plumaje negro dorsal, pero si entre poblaciones de humedales interiores, siendo mayor en Laguna La Picasa que en Saladillo y Punta Lara, a su vez los valores de Saladillo fueron mayores que los de Punta Lara [ANOVA anidado; poblaciones (hábitat):  $F_{1,4} = 3,22$ ,  $p > 0.05$ ; Fig. 4F].

La prueba de Mantel mostró que la distancia geográfica no predice la diferenciación entre poblaciones para el ancho del culmen (AC;  $R^2 = 0.20$ ,  $p = 0.09$ ) y para la longitud de la cola (LCo;  $R^2 = 0.07$ ,  $p = 0.33$ ).

### *Comparaciones genéticas entre hábitats*

Se amplificaron y obtuvieron secuencias para tres regiones de ADNmt; la región Cit-b consistió en una secuencia de 330-pb (n= 124); la RC fue de 552-pb (n= 107), y la región ND3 tuvo 332-pb (n= 93). Se determinaron 12 haplotipos para el Cit-b, donde cinco fueron restringidos a marismas costeras (MC), cuatro restringidos a humedales interiores (HI), y solamente tuvieron uno en común (Tabla 2). Para RC se obtuvieron 22 haplotipos, seis restringidos a MC, nueve a HI, y siete compartidos entre ambos hábitats (Tabla 2). Para la región ND3 se determinaron 7 haplotipos, tres restringidos a MC, uno a HM, y dos compartidos entre ambos hábitats (Tabla 2).

La comparación de diferenciación genética entre hábitats reveló que las poblaciones de MC y de HI no estuvieron genéticamente diferenciadas para las tres regiones de ADNmt analizadas (Tabla 3). El mayor porcentaje de variación genética fue registrado entre poblaciones (95-100%) más que entre hábitat (0.11-4%; Tabla 3). Los datos genéticos estarían indicando que la divergencia de estas poblaciones es reciente y que habría un flujo génico continuo. Las tres regiones de ADNmt mostraron redes filogenéticas en forma de estrella indicando divergencia y/o cambios demográficos recientes (Fig. 5). La distancia geográfica no predijo la diferenciación genética entre las poblaciones (Prueba de Mantel; Cit-b:  $R^2 = 0.18$ ,  $P = 0.11$ ; RC:  $R^2 = 0.13$ ,  $P = 0.19$ ; ND3:  $R^2 = 0.14$ ,  $P = 0.17$ ; Fig. 6).

Se amplificaron las regiones microsatélites para un total de 128 individuos (Tabla 2). El número de alélos para las tres microsatélites *loci* examinados para *Spartonoica maluroides* varió entre 7 y 30 (Tabla 4). La prueba de equilibrio de Hardy-Weinberg (HW) realizado para cada locus en cada población reveló una desviación significativa del HW solamente en tres casos (D09 locus en la población de Punta Lara, y en el locus Man3 en las poblaciones de la Laguna Mar Chiquita y La Picasa). Ninguna población tuvo una desviación del HW en más de un *loci*. La heterocigocis observada varió entre 0.72 y 1 entre las seis poblaciones. La diversidad génica

mostró los menores valores en las poblaciones de marismas costeras (Tabla 3). Las poblaciones de marismas costeras no se diferenciaron genéticamente de las poblaciones de humedales interiores (AMOVA,  $F_{ST} = -0,002$ ,  $P = 0.8$ , Tabla 5). La correlación entre la distancia genética y geográfica para las 6 poblaciones no mostró un proceso de aislamiento por distancia (Prueba de Mantel,  $R^2 = 0.047$ ,  $P = 0.81$ ; Fig. 6).

## Discusión

Las diferencias fenotípicas (pico y coloración del plumaje) entre poblaciones de *Spartonoica maluroides* habitando ambientes de marismas costeras y de humedales interiores es la primera documentación de diferenciación morfológica en una taxa de vertebrado de marismas de Sudamérica. La falta de estructuración genética, tanto en marcadores mitocontriales como en microsatélites, indican que estas poblaciones tuvieron una reciente y rápida expansión demográfica. La diferenciación morfológica entre poblaciones de marismas y humedales interiores sin estructuración genética ha sido reportada para especies de aves de Emberícidos y otros vertebrados de Norteamérica (ej. Avise y Zink 1988; Greenberg et al. 1998, Chan et al. 2006, Greenberg y Maldonado 2006). Por lo tanto, los resultados encontrados en este trabajo reflejan similares patrones de divergencia morfológica en ausencia de estructura genética entre taxa de Norteamérica y Sudamérica.

La diversidad de formas de picos a través de especies de aves, se ha evidenciado ampliamente como el poder de la selección natural sobre la función del pico (Darwin 1859, Smith 1987, Grant y Grant 2002). La morfología del pico en aves es un rasgo bajo evolución constante, ya que es sensible a selección natural, siguiendo cambios en los sustratos de forrajeo o en la dieta (Grant 1986). Si bien se han encontrado varios ejemplos de diferenciación morfológica en vertebrados que habitan ecosistemas de marismas costeras de Norteamérica, evidencias de variación morfológica a través de un gradiente geográfico desde humedales

interiores a marismas fue desarrollado casi exclusivamente para especies de Gorriones de la familia Emberizidae de Norteamérica (Grenier y Greenberg 2005). El principal patrón encontrado es que los Gorriones de marismas costeras tienen picos relativamente más largos que los Gorriones de humedales interiores, posiblemente como una adaptación al incremento en el consumo de alimento animal, particularmente invertebrados marinos, y una concomitante disminución en el consumo de semillas (Grenier y Greenberg 2006, pero ver Greenberg y Olsen 2010). Especies de aves con una dieta especializada en semillas tienden a tener picos más cortos y profundos, mientras que especies con una dieta puramente animal tiene picos relativamente más largos y agudos (Beecher 1951). Adicionalmente, los Gorriones en las marismas usarían sus picos para explorar el sustrato fangoso. *Spartonoica maluroides*, especie insectívora de la Familia Furnaridae, mostró también diferenciación en el pico entre poblaciones interiores y costeras. Sin embargo, en este caso el pico es más angosto en marismas costeras que en poblaciones interiores. Un cambio en la dieta desde la granivoría hacia una alimentación de invertebrados no estaría ocurriendo en las poblaciones de marismas de *S. maluroides*, como si ocurre con los Gorriones de Norteamérica, ya que *S. maluroides* es una especie insectívora. Durante los muestreos se observó la presencia de barro sobre el pico solo en individuos de marismas. Por lo tanto, picos más angostos podrían proveerles una ventaja si ellos se están alimentando predominantemente sobre el suelo más que en la mata de vegetación. En periodos de baja abundancia de invertebrados (invierno) que viven en la mata de *Spartina*, los individuos habitando ambientes de marismas podrían alimentarse de infauna del suelo, donde aquellos con picos más angosto tendrían menor resistencia física a forrajear sobre el sedimento.

El melanismo de marisma, determinado por un plumaje dorsal más oscuro ha sido ampliamente documentado para aves y mamíferos de Norteamérica (Grinnell 1913, Von Bloeker 1932). Este estudio suma evidencia en este sentido ya que las poblaciones de *S. maluroides* de marismas tienen el plumaje dorsal más oscuro que las poblaciones de interior, a

pesar de no tener diferenciación genética. Este patrón es similar a lo que fue encontrado en Gorriones y otros vertebrados de Norteamérica, soportando la hipótesis de una fuerte selección a favor de individuos oscuros en marismas (Greenberg y Droege 1990). Las plumas de aves pueden deteriorarse por causa físicas, tal como la abrasión e irradiación ultravioleta (Bergmann 1982, Burt 1986). Sin embargo, la bacteria *Bacillus licheniformis* que habita en el suelo (Wood 1995), es un importante agente biológico de deterioro de las plumas (Burt y Ichida 1999). Peele et al. (2009), recientemente han encontrado que poblaciones costeras de la subespecie *Melospiza georgiana nigrescens*, la cual nidifica en marismas, tienen más y más activos bacilos degradadores de plumas que la subespecie *Melospiza georgiana georgiana* que nidifica en humedales de agua dulce y en pantanos. Tales diferencias podrían constituir una considerable presión de selección para el desarrollo de un plumaje con mayor porcentaje de negro, coloración que ha sido observada de tener una mayor resistencia a la degradación bacteriana (Peele et al. 2009). A su vez, este cambio en la coloración del plumaje del dorso, provee un camuflaje a los individuos que forrajean sobre sedimentos expuesto por la marea, los cuales tienden a ser de grisáceos a negros, debido a la prevalencia de sulfuros de hierro, en lugar de óxidos de hierro, comunes en sedimentos más aeróbicos en hábitat de interior (Mitsch y Gosselink 2000, Grenier y Greenberg 2006)

En las aves, la cola actúa como un órgano de balance, produciendo movimientos de contrabalanceo a la torsión generada alrededor de su eje rotacional (Thomas y Balmford 1995, Romero-Pujante et al. 2005). Otra funcionalidad de la cola está relacionada con el vuelo (Andersson 1994), debido a que el serpenteo de la cola aumenta la efectividad del vuelo. El despegue, aterrizaje, eficiencia de vuelo y/o velocidad son características del vuelo que podrían ser especialmente sensibles al diseño y forma de la cola (Balmford et al. 1993, Thomas 1993). Si bien la cola de *Spartonoica maluroides* presentó diferencias entre hábitats, también mostró diferencias entre poblaciones dentro de cada hábitat. Además, la falta de relación entre la

distancia geográfica y la longitud de la cola entre poblaciones podrían estar indicando que esas diferencias estarían respondiendo a aspectos relacionados con características particulares de cada población más que por las características del hábitat o del aislamiento geográfico. Es conocido que la evolución del alargamiento de la cola en aves está generalmente determinado por procesos de selección intra-sexual (Andersson 1994) y limitado por selección natural (Balmford et al. 1993). Por lo tanto, para plantear explicaciones sobre las diferencias encontradas en la longitud de la cola se necesitará explorar nuevos grupos de datos y otros tipos de variables, no contemplados en este estudio. Además, entre los sitios muestreados dentro de cada tipo de hábitat existen diferencias, por ejemplo los hábitats de marismas muestreados tienen diferentes valores de salinidad (ej. Bahía Blanca es una marisma hipersalina comparada con Laguna Mar Chiquita y Bahía Samborombón, Isacch et al. 2006), o los hábitat interiores poseen diferente vegetación, cuestiones que podrían estar generando presiones adaptativas con diferente presión dentro de cada hábitat. Por lo tanto, estudios posteriores deberían contemplar algunas de estas variables.

Varias explicaciones pueden postularse sobre la falta de concordancia entre la poca estructuración genética y la diferenciación morfológica encontrada. Diferencias fenotípicas en coloración del tegumento, tamaño corporal, u otras características morfológicas pueden ser debidas primariamente a una interacción ambiente/genotipo durante el desarrollo del individuo más que poseer una base genética (Maldonado et al. 2001, Maldonado et al. 2004, Ballentine y Greenberg 2010). Alternativamente, los patrones de evolución a nivel de *loci* neutral y a nivel de *loci* bajo selección pueden variar. Con selección sobre *loci* de rasgos cuantitativos, el fenotipo podría divergir rápidamente, mientras que en *loci* neutral divergiría a una tasa proporcional al tamaño efectivo de la población (Chan et al. 2006, Funk y Omland 2003).

El rango de expansión y colonización de nuevas áreas seguidas de períodos glaciales ha resultado en una de las mayores radiaciones conocidas para vertebrados (Schluter 2000, Coyne y

Orr 2004). En aves, pruebas intra-específicas de la hipótesis de expansión post-glacial han documentado patrones de baja diversidad y estructura genética en poblaciones de regiones templadas y boreales en relación a poblaciones subtropicales y templadas del sur, demostrando que la falta de estructura genética sería debida a la existencia de un polimorfismo ancestral común más que al flujo génico (Milá et al. 2006, Ruegg et al. 2006). En la región Pampeana, los ciclos de avance y retroceso de glaciares durante el Pleistoceno produjeron una marcada y coincidente expansión y retracción de condiciones áridas y húmedas (Isla y Espinosa 1995, Violante y Parker 2004). Este patrón ha provisto de una alternancia de oportunidades para animales y plantas viviendo en esos tipos de condiciones climáticas, mientras que al mismo tiempo ha generado altas tasas de extinción (Marshall y Cifelli 1990). En consecuencia, los cambios en el Cuaternario han sido responsables de cambios cronológicos de expansión y retracción del área de distribución de taxa, comunidades y biomas (Malamud-Roam et al. 2006). La falta de estructura genética encontrada entre poblaciones de *Spartonnoica maluroides* viviendo en marismas costeras y humedales interiores podría ser el resultado de una reciente colonización de los hábitat costeros durante el Pleistoceno en una fase de considerable flujo génico entre hábitats interiores y costeros.

El concepto de convergencia evolutiva de rasgos morfológicos entre organismos filogenéticamente no relacionados debido a similitudes en características ecológicas y comportamentales es uno de los más considerados aspectos en la ecología evolutiva (ej. Williams 1966). Los zoólogos han descrito durante siglos numerosos casos independientes de convergencia morfológica, algunos de ellos son particularmente espectaculares (ej. Williams 1966), y por esto las investigaciones sobre este argumento han recibido una considerable atención científica. La convergencia evolutiva entre aves de marismas de Norte y Sudamérica estaría indicando la gran presión de selección que generan los hábitats de marismas sobre las aves, presión relacionada con el acceso al alimento (morfología del pico) y/o a la degradación

bacteriana del plumaje, que indirectamente disminuirá la tasa de depredación por el desarrollo de plumaje oscuro (melanismo de marismas).

## Tablas y Figuras

Tabla 1: Medidas morfológicas y resultados de las pruebas de ANOVA anidado para individuos de *Spartonoica maluroides* habitando marismas costeras (Costa) y humedales interiores (Interior) en diferentes sitios a lo largo de su distribución en Argentina.

	Costa			Interior			Hábitat		Hábitat (Población)	
	n	Mean	SD	n	Mean	SD	F	p	F	p
<i>Hembras</i>										
Longitud del pico (mm)	21	8.18	0.40	16	8.25	0.36	2.66	0.113	3.10	0.030*
Profundidad del pico (mm)	20	2.90	0.10	16	2.91	0.15	2.16	0.152	1.79	0.157
Capucha rufa (mm)	21	10.79	2.07	16	10.81	3.45	0.04	0.843	0.41	0.802
Cuerda del ala (mm)	21	49.05	1.40	16	48.81	1.11	1.16	0.291	1.73	0.168
Masa corporal (g)	21	11.82	0.72	16	11.66	1.53	2.36	0.135	4.29	0.007*
<i>Machos</i>										
Longitud del pico (mm)	17	8.29	0.47	27	8.46	0.33	4.10	0.050	1.42	0.245
Profundidad del pico (mm)	17	3.02	0.11	26	3.04	0.17	0.03	0.875	0.53	0.717
Capucha rufa (mm)	17	12.34	2.57	27	13.55	1.92	2.19	0.147	0.96	0.440
Cuerda del ala (mm)	17	49.76	1.03	27	50.04	1.32	0.82	0.370	1.39	0.257
Masa corporal (g)	17	12.02	0.68	26	11.08	0.79	5.77	0.021*	3.59	0.014*
<i>Ambos sexos</i>										
Ancho del pico (mm)	44	2.44	0.24	46	3.37	0.29	5.21	0.025*	2.15	0.083
Capucha negra (mm)	44	6.61	2.02	46	6.34	1.91	0.02	0.981	0.82	0.485
Longitud del tarso (mm)	44	19.42	0.47	46	19.27	0.65	1.44	0.233	0.49	0.742
Longitud de la cola (mm)	41	63.22	6.08	44	65.36	6.89	4.96	0.029*	3.29	0.016*

Tabla 2: Numero de haplotipos para las regiones de ADNmt (RC: región control; Cit-b: citocromo-b; ND3: Deshidrogenasa NADH sub-unidad 3) y número de alélos para cada región microsatélite (D09; Man3; LTMR8) para cada una de la poblaciones de *Spartonoica maluroides* muestreadas ( $N_{ind}$ : número de individuos;  $N_{hap}$ : número de haplotipos) correspondientes a dos tipos de hábitat distintos (MC: Marisma costera; HI: Humedal interior) en diferentes sitios a lo largo de su distribución en Argentina.

Población	Habitat	Mitocondrial			Microsatélite		
		RC $N_{ind}/N_{hap}$	Cit-b $N_{ind}/N_{hap}$	ND3 $N_{ind}/N_{hap}$	D09 $N_{ind}/N_{hap}$	Man3 $N_{ind}/N_{hap}$	LTMR8 $N_{ind}/N_{hap}$
Bahía Blanca	MC	5/3	12/1	11/3	13/3	12/11	13/5
Laguna Mar Chiquita	MC	32/11	37/5	25/3	40/4	41/20	39/12
Bahía Samborombón	MC	20/8	20/3	15/3	19/4	19/12	19/7
Cuenca del Río Salado	HI	15/8	18/3	16/2	20/4	17/13	17/9
Laguna La Picasa	HI	20/5	17/4	11/2	21/5	21/13	21/10
Reserva Punta Lara	HI	12/8	17/4	13/3	19/4	19/17	19/6

Tabla 3: Resultados de pruebas de AMOVA jerárquico evaluando la variación para las 3 regiones de ADNmt entre hábitats de marismas costeras y humedales interiores, entre individuos dentro de cada hábitat, y entre todas las poblaciones.

	g.l.	Suma Cuadrados	CV	Variación (%)	Índice fijación	P
<i>Citocormo b</i>						
Entre hábitats	1	0.61	0.007	4.020	0.04 ( $F_{CT}$ )	0.06
Entre poblaciones dentro de hábitat	5	0.80	-0.001	-0.690	-0.007 ( $F_{SC}$ )	0.14
Dentro de poblaciones	117	21.04	0.180	96.660	0.033 ( $F_{ST}$ )	0.7
Total	123	22.45	0.186			
<i>ND3</i>						
Entre hábitats	1	0.51	0.000	-0.110	-0.001 ( $F_{CT}$ )	0.38
Entre poblaciones dentro de hábitat	4	2.00	0.015	5.120	0.051 ( $F_{SC}$ )	0.08
Dentro de poblaciones	85	23.74	0.279	94.990	0.05 ( $F_{ST}$ )	0.14
Total	90	26.24	0.294			
<i>Región Control</i>						
Entre hábitats	1	1.08	0.007	0.620	0.006( $F_{CT}$ )	0.46
Entre poblaciones dentro de hábitat	5	4.21	-0.016	-1.540	-0.016 ( $F_{SC}$ )	0.6
Dentro de poblaciones	100	105.38	1.054	100.920	-0.009 ( $F_{ST}$ )	0.59
Total	106	110.66	1.044			

Tabla 4: Población, tipo de hábitat (MC: Marisma costera; HI: Humedal interior), número de individuos (N) y medidas de diversidad génica para cada población:  $A_N$ : número promedio de alelos por locus;  $A_R$ : riqueza alelica;  $H_E$ : heterocigosidad esperado;  $H_O$ : heterocigosidad observado y coeficiente de endogamia ( $F_{IS}$ ) basado sobre el promedio de los 3 loci microsatélites.

	Hábitat	N	$A_N$	$A_R$	$H_S$	$H_O$	$F_{IS}$	HW (P)
Bahía Blanca	MC	13	6.33 (4.16)	3.63 (1.17)	0.757	0.728	-0.29	0.0005
Mar Chiquita	MC	40	12 (8)	3.70 (1.18)	0.748	0.972	0.023	0.7324
Bahía Samborombón	MC	19	7.67 (4.04)	3.6 (1.23)	0.723	0.745	0.03	0.7414
Cuenca del Río Saladillo	HI	19	8.67 (4.51)	3.83 (1.06)	0.788	0.866	-0.11	0.04
La Picasa	HI	21	9.33 (4.04)	3.94 (0.95)	0.791	0.73	0.08	0.9457
Reserva Punta Lara	HI	19	9 (7)	3.78 (1.20)	0.767	0.894	-0.17	0.0038

Tabla 5: Resultados de pruebas de AMOVA jerárquico evaluando la variación para 3 microsatélites *loci* de *Spartonoica maluroides* entre hábitats de marismas costeras y humedales interiores, entre individuos dentro de cada hábitat, y entre todas las poblaciones.

	g.l.	Suma Cuadrados	CV	Variación (%)	Índice fijación	<i>P</i>
Entre hábitat	1	0.92	-0.003	-0.25	-0.002	0.8
Entre poblaciones dentro de hábitat	4	4.97	0.004	0.37	0.004	0.13
Dentro de poblaciones	262	281.71	107.521	99.87	0.001	0.15
Total	267	287.60	107.656			

Figura 1 – Área de estudio y poblaciones de *Spartonoica maluroides* muestreadas (BB: Bahía Blanca; MCh: Laguna Mar Chiquita; BS: Bahía Samborombón; PLa: Reserva Punta Lara; Sal: Cuenca del Río Saladillo; LP: Laguna La Picasa; Laguna Mar Chiquita y Laguna La Felipa en la provincia de Córdoba). Los puntos negros indican los sitios donde las aves fueron muestreadas y los puntos blancos son los sitios donde pocos o ningún individuo fue capturado, por lo que no están incluidas esas localidades en los análisis. Además, el mapa incluye la distribución reproductiva (gris oscuro) y no reproductiva (gris claro y gris oscuro) de *S. maluroides*.

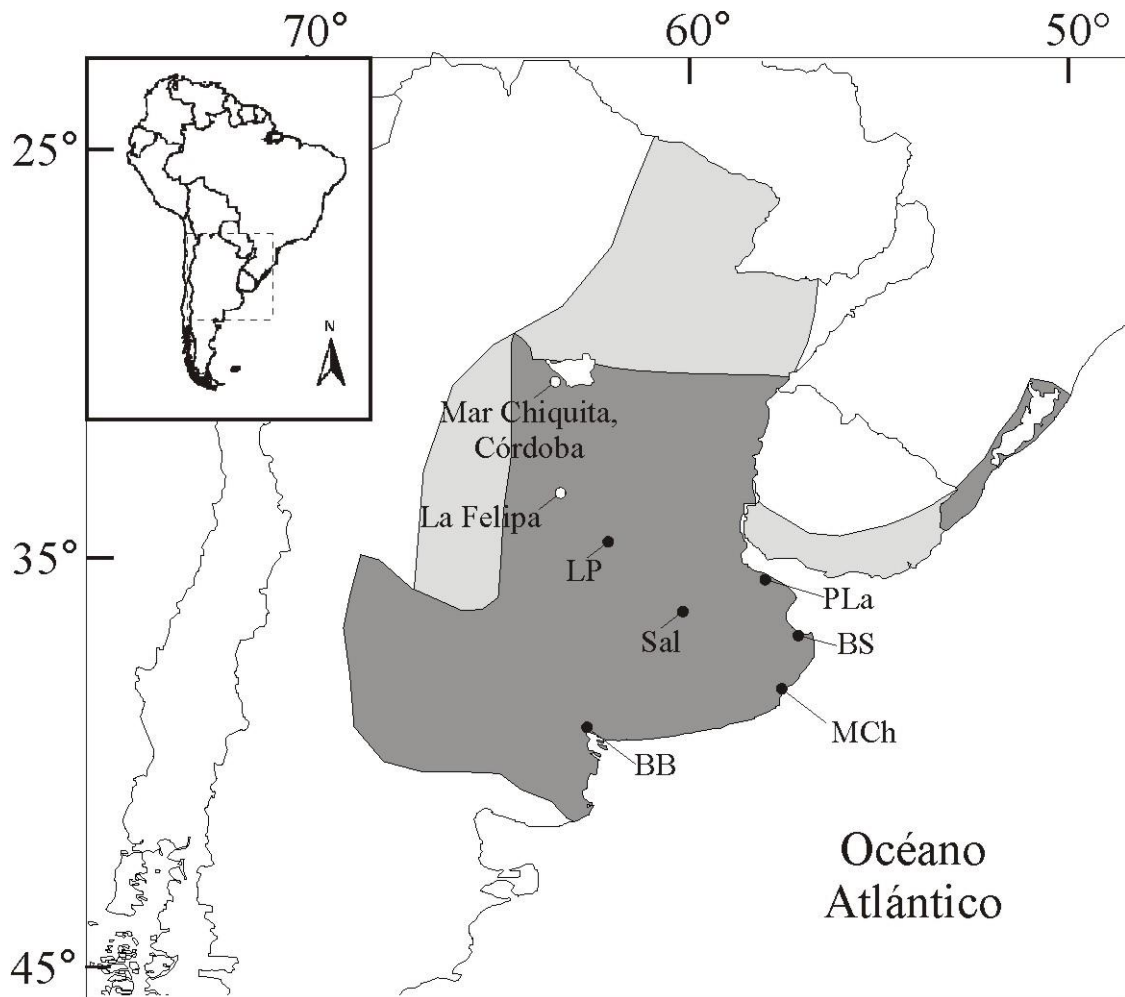


Figura 2 – Fotografías de individuo juvenil (A), hembra (B) y macho (C) pertenecientes a la especie *Spartonoica maluroides* (Espartillero Enano) capturados durante los muestreos.

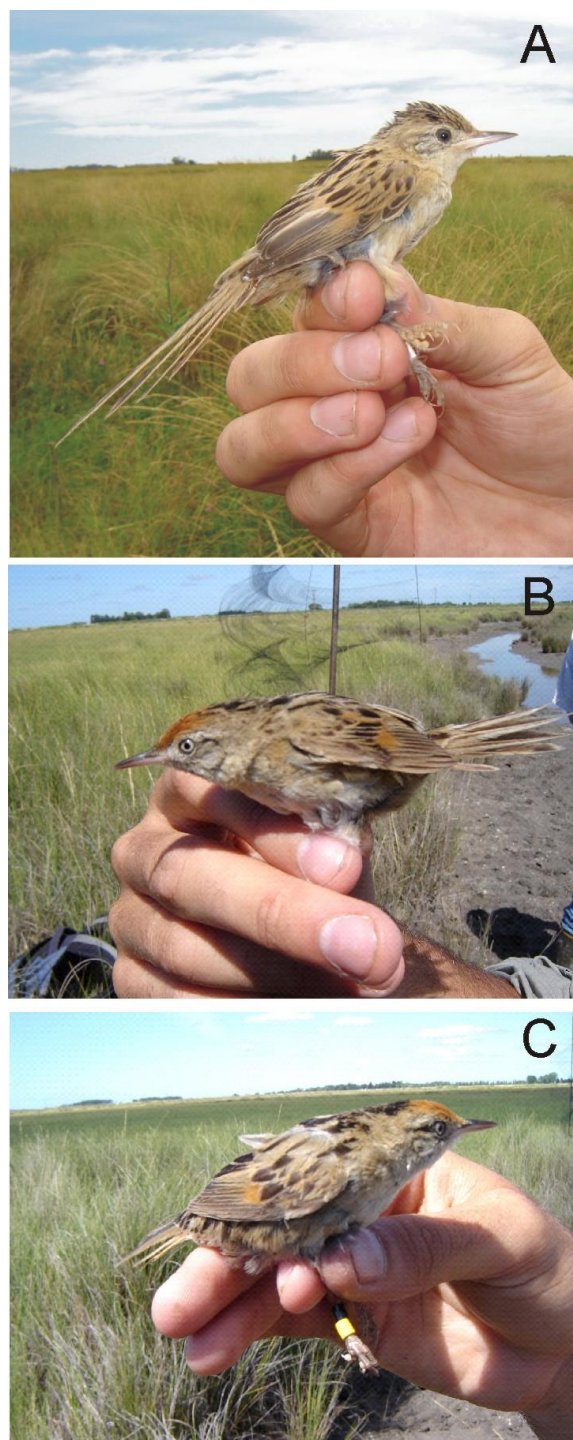


Figure 3: Patrón de la amplificación de ADN luego de PCR usando los *primers* para la determinación de sexo P2 Y P8. Se observan las dos bandas del CHD (*chromo-helicase-DNA-binding*). La CHD-W representa el cromosoma W, es cual esta presente solo en hembras, la banda CHD-Z representa el cromosoma Z , presente en ambos sexos (Hembra, ZW; macho, ZZ)

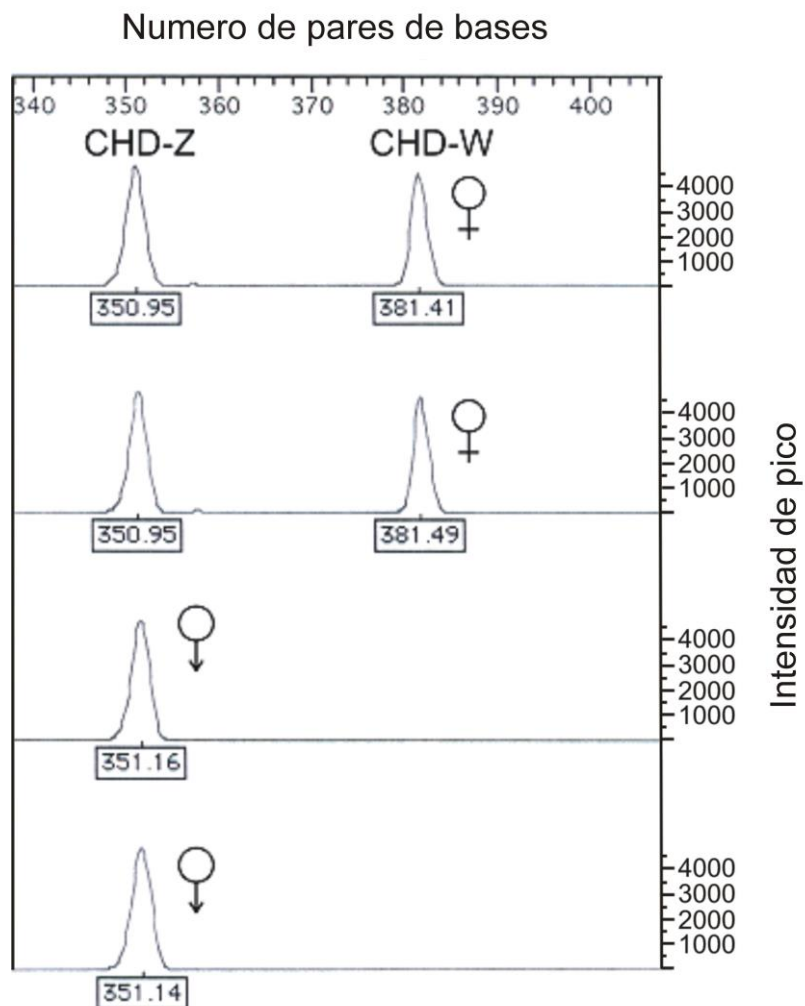


Figura 4 – Medidas morfológicas ancho del pico (A), longitud de la cola (B), y plumaje negro dorsal (C) para individuos de *Spartonoica maluroides* de poblaciones de marismas costeras (Bahía Samborombón: BS; Laguna Mar Chiquita: MCh; Bahía Blanca: BB) y de humedales interiores (Cuenca del Río Saladillo: Sal; Laguna La Picasa: LP; Reserva Punta Lara: Pla). La línea cortando las cajas representa la media, las cajas el error estándar y las líneas el desvío estándar.

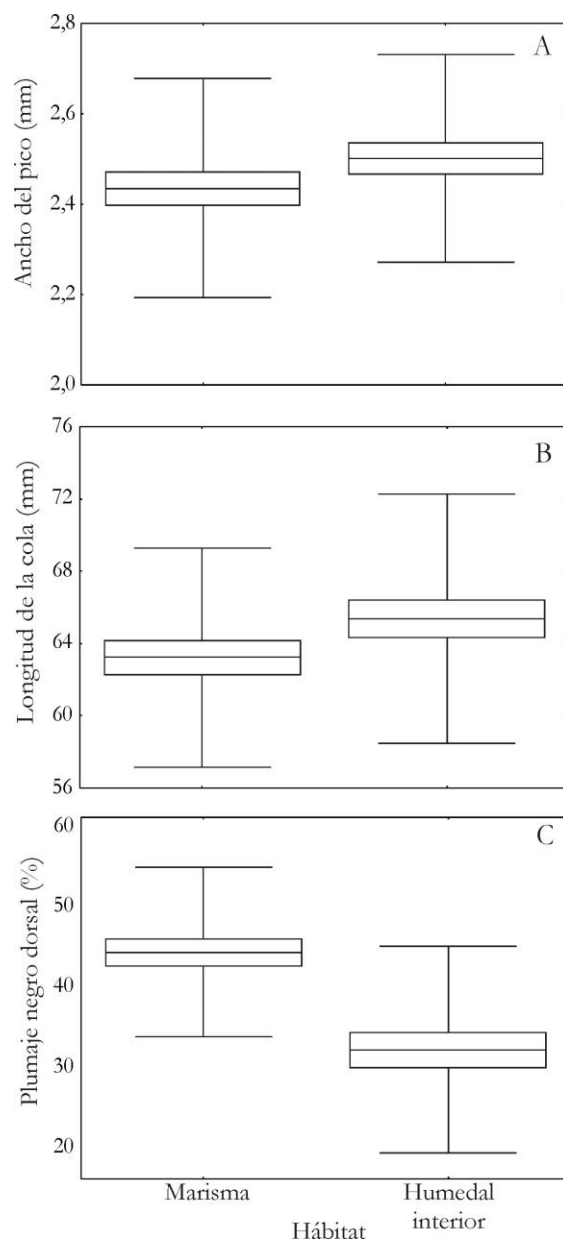


Figura 5 – Redes filogenéticas para las tres regiones de ADNmt secuenciadas para poblaciones de marismas costeras y de humedales interiores (Msm: número de individuos para marismas costeras; Nim: número de individuos para humedales interiores)

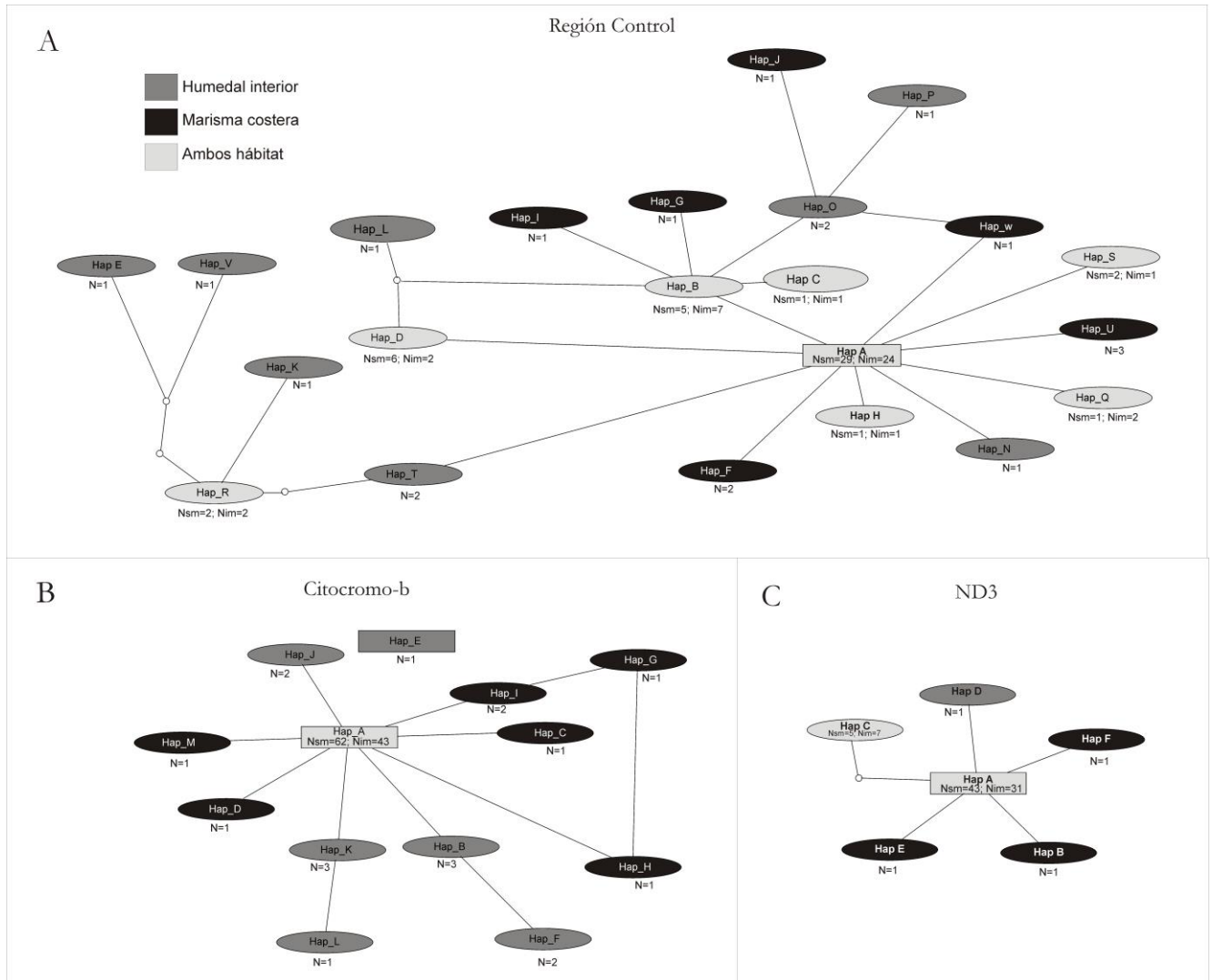
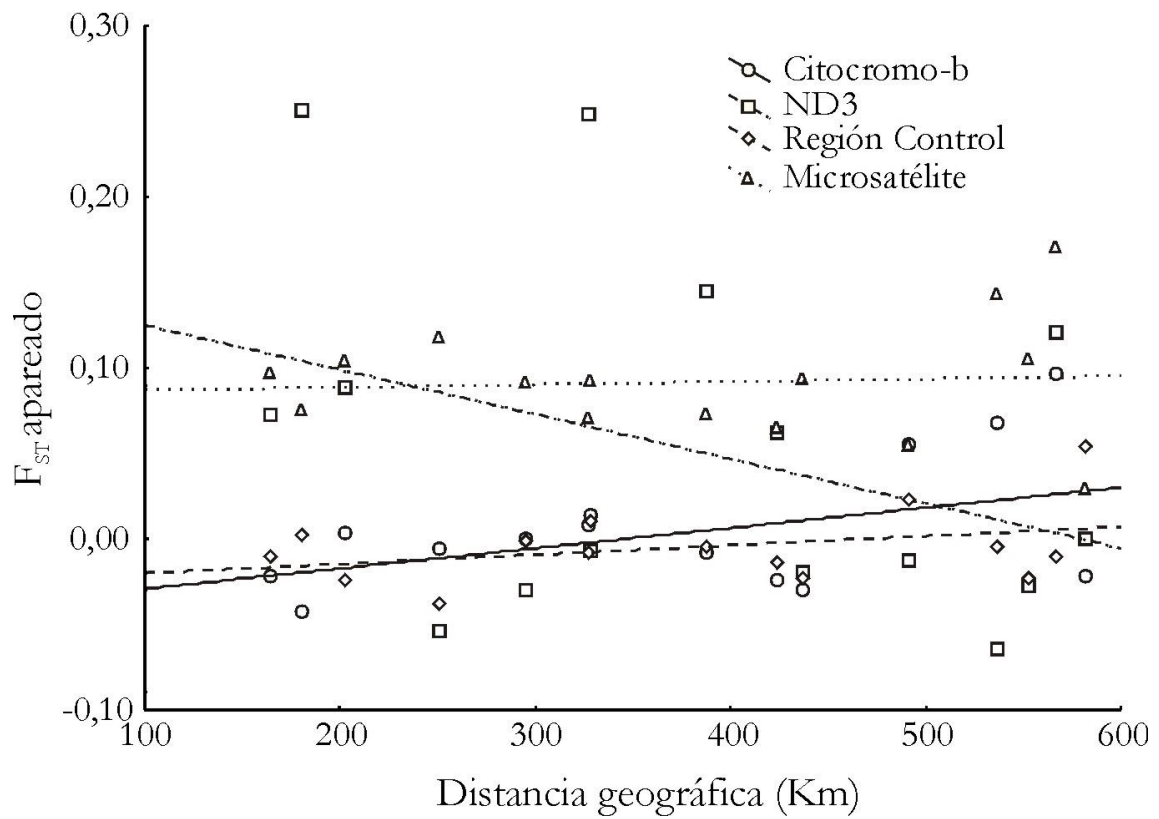


Figura 6 – Relación entre las estimaciones de  $F_{ST}$  apareadas (Citocromo-b; ND3; Región Control; microsátélite *loci*) y distancia geográfica entre las seis poblaciones muestreadas de *Spartonoica maluroides*.



## DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN GENERAL

Es esencial, para la preservación de especies, poner más atención en entender no solo cómo cambios antropogénicos afectan la ocurrencia de especies en hábitat particulares, sino que también como estos afectan las trayectorias evolutivas de las especies que persisten en ambientes modificados o degradados (Seehausen et al. 1997), es decir, es substancial determinar los efectos de los disturbios sobre la fauna tanto a corto (escala temporal actual) como largo plazo (escala temporal evolutiva). En este estudio se encontró que una especie de ave altamente asociada a marismas, como es el caso de *Spartonoica maluroides*, muestra una respuesta tanto a cambios evolutivos como actuales. A escala evolutiva, se encontraron rasgos fenotípicos asociados a individuos habitando marismas, tales como la coloración del plumaje (melanismo) y el tamaño del pico. Además las aves respondieron, tanto en abundancia como en comportamiento (ej. selección de sitios de nidificación) a cambios actuales determinados por cambios en la estructura de la vegetación (ej. cobertura y altura) producto de disturbios antrópicos (pastoreo por ganado y eutroficación). La alta asociación que presenta *S. maluroides* a pastizales halófilos altos y densos, estaría determinado por un pasado evolutivo asociado a vivir en hábitat de marismas. Esta especie, en conjunto con otras especies que muestran una alta asociación con las marismas, como *Porzana spiloptera* y *Asthenes hudsoni* (Martínez et al. 1997, Isacch et al. 2004, Cardoni et al. 2007, López-Lanús et al., 2008) pudieron haber surgido al conformar las marismas sitios de refugio durante finales del pleistoceno cuando los eventos de ingresión y retracción del océano era un evento predominante (Isla 1998). Debido a que las marismas se desarrollan sobre zonas litorales estos ambientes deben haber permanecido relativamente estables durante ese periodo de fluctuación climática (periodos secos y húmedos; Prieto 1996, Stutz et al. 1999) tal vez explicando la gran asociación que se encuentra entre *S. maluroides* y el ambiente de marisma.

Perturbaciones tales como el pastoreo, el fuego, la agricultura, la introducción de especies exóticas y la implementación de pasturas, han generado cambios de la fisonomía original de los pastizales (Goriup 1988), incluyendo a los pastizales halófilos que conforman las marismas, en diferentes partes del mundo. Estas perturbaciones han provocado desde cambios a pequeña escala (ej. cobertura, parcheado del pastizal), como también a gran escala (ej. fragmentación, reemplazo por pastizales cortos), llegando hasta el reemplazo completo por cultivos y pasturas. Estos cambios se han observado que tienen una incidencia directa, y a menudo negativa sobre las comunidades de aves de pastizales, como consecuencia de fragmentación (Herkert 1994, Vickery et al. 1994, Helzer y Jelinski 1999), parcheado (Isacch y Martínez 2001), cambios de la estructura de la vegetación (Herkert 1994, este estudio), reemplazo por pastos cortos (Comparatore et al. 1996, este estudio), introducción de especies vegetales exóticas (Bock y Bock 1988) y reemplazo por pasturas y/o cultivos (Jobin et al. 1996, Isacch et al. 2005). Sin embargo, ciertas prácticas pueden ser beneficiosas y/o compatibles con la sustentabilidad de la biodiversidad de pastizales (Severson 1990, Ausden y Treweek 1996, este estudio). En el caso particular de marismas de Atlántico Sudoccidental se demostró que las aves respondieron de manera diferencial a los disturbios evaluados (fuego-pastoreo y vertido de agua negras), dependiendo del tipo de especie, clase de disturbio e intensidad del mismo. En general, las aves más especializadas a vivir en la marisma (ej. *Spartonoica maluroides*) fueron las más sensibles al fuego y pastoreo, pero sin embargo, este grupo de especies de aves respondió positivamente al aporte de aguas negras sobre la marismas. En consecuencia, el aporte de nutrientes y el pastoreo vacuno tienen efectos contrapuestos (positivo vs. negativo) sobre las aves asociadas a pastizales altos y marismas. Cabe destacar, que el pastoreo produce una reducción de la cobertura y altura de la vegetación, mientras que el aporte de nutrientes genera un aumento de esas variables de vegetación, particularmente sobre *S. alterniflora*. Esta relación entre la estructura de la vegetación y las aves suma evidencia de que la fisonomía y la estructura

de la vegetación son los componentes principales de la selección de hábitat para las aves (MacArthur y MacArthur 1961, Wiens 1973, Roth 1976), ya que mayor complejidad estructural de la vegetación ofrece una mayor diversidad de nichos para las aves (Roth 1976, Marone 1991). En este estudio, se demostró que en marismas altamente degradadas (ej. alto pastoreo y/o alta frecuencia de quemadas) no se detectó la presencia de especies típicas de marismas o de pastizales altos, como *Spartonoica maluroides*, *Porzana spiloptera*, *Cisthorus platensis*. En el otro extremo, especies con requerimientos ecológicos más amplios, pueden persistir en paisajes alterados (ej. *Sicalis luteola*, *Caracara chimango*) y/o sacar provecho de esos cambios (ej. *Anthus correndera*). Por otro lado, los disturbios antrópicos de los hábitats naturales pueden tener profundas influencias sobre la dirección y fuerza de la selección natural y sexual (Smith et al. 1995, Both et al. 2006, Hendry et al. 2006, Seehausen 2006). En hábitat alterados, los depredadores nativos, patógenos, competidores y fuentes de alimentos pueden estar reducidos o ausentes y/o ser reemplazados por otros novedosos (Foley et al. 2005). Los cambios en el hábitat alteran las señales de percepción ambiental de los organismos, a su vez puede interferir en los procesos de selección y reconocimiento de parejas, cambiar la selección de caracteres sexuales secundarios, y/o causar la extinción a través de hibridización (Seehausen et al. 1997, Seehausen 2006, Slabbekoorn y den Boer-Visser 2006). Por lo tanto, los disturbios que están sucediendo en marismas del Atlántico Sudoccidental a en una escala temporal actual (ej. pastoreo, contaminación) están generando efectos espontáneos (presencia de especies) y /o a corto plazo (ej. selección de sitios de nidificación) sobre las poblaciones de aves. Pero a su vez, estos disturbios con efectos visibles a corto plazo podrían determinar consecuencias a largo plazo, en una escala temporal evolutiva, por ejemplo generar algún tipo de influencia sobre la selección natural que esta actuando sobre caracteres fenotípicos de *Spartonoica maluroides* debido a cambios en la estructura de la vegetación

Cambios abruptos en la conectividad del paisaje como resultado de la fragmentación o parcheado del hábitat pueden interferir con el éxito de dispersión de organismos. El incremento del aislamiento de los fragmentados o parches es una importante causas de declinación de poblaciones (Davies et al. 2001), debido a que la restricción de la dispersión y la reducción del tamaño de las poblaciones incrementa la probabilidad de extinciones locales (Brown y Kodrik-Brown 1977, Bender et al. 1998, Andren 1994), interrumpe importantes procesos ecológicos (Kareiva y Wennergren 1995), y conduce al deterioro genético de las poblaciones (Awise y Hamrick 1996). En el largo plazo (ej. diez generaciones), la fragmentación y degradación del hábitat puede afectar la estructura de las poblaciones incluso en aves, organismos considerados de tener una alta capacidad de dispersión (Bates 2002). Por ejemplo, se ha encontrado que la conversión de selvas prístinas en secundarias puede generar consecuencias evolutivas a las especies que persisten en los ambientes modificados (Smith et al. 2008), determinado por diferenciación genética entre poblaciones habitando selvas maduras y secundarias, así como divergencias fenotípicas (incluyendo alas, tarsos, y tamaño del pico y coloración del plumaje) y rasgos comportamentales (cantos). Además, estos cambios en el hábitat son usualmente un proceso continuo y en muchos casos las situaciones de equilibrio no pueden ser alcanzadas (Hutchison y Templeton 1999). Por lo tanto, si los disturbios en marismas se siguen incrementando en tipo, intensidad y frecuencia, como indican las predicciones (Hughes 2004) las poblaciones de aves serán afectadas gravemente, en especial aquellas con mayor afinidad como *Spartonoica maluroides* y *Porzana spiloptera*. Además de la viabilidad de las poblaciones, los efectos de la degradación del hábitat puede tener consecuencias genéticas, fenotípicas y comportamentales. Poblaciones de *Spartonoica maluroides* habitando marismas difirieron de poblaciones habitando ambientes interiores respecto a caracteres fenotípicos (pico, coloración del plumaje). Por lo tanto las poblaciones costeras e interiores podrían estar sujetas a diferente dirección y presión de selección, en relación a las condiciones ambientales que

caracterizan a cada ambiente. La pérdida de alguna de estas poblaciones, implicaría la pérdida de líneas evolutivas y acervo genético que podrían conducir a divergencias evolutivas.

### **Futuro y perspectiva de conservación**

Se ha reconocido que muchas formas de disturbio son importantes componentes de los sistemas naturales, donde muchas comunidades de plantas y animales son dependientes de regímenes de disturbio (Pickett y White 1985). La preservación de los ambientes naturales debería permitir que regímenes de disturbio natural operen o soporten un mosaico de parcheado en diferentes estados de disturbio, nivel de sucesión y maduración de la comunidad (Pickett y Thompson 1978). Además, tanto la teoría, hipótesis de disturbio intermedio (Connell 1978), y las crecientes evidencias empíricas (apoyando esa teoría) indican que frecuencias o intensidades moderadas de disturbio promueve un máximo de riqueza de especies. Por ejemplo, ciertas formas de disturbio, son ahora vistas por los ecólogos y biólogos de la conservación de cumplir un rol fundamental y creativo en el mantenimiento de la heterogeneidad natural en las condiciones ambientales que los organismos experimentan a través del espacio, tiempo, o ambos (Fuhlendorf et al. 2006). Por ende, para la preservación de la diversidad biótica y el funcionamiento de ecosistemas de las marismas, los esfuerzos de conservación deberían incluir consideraciones explícitas de procesos de disturbios. En los sistemas de marismas del Atlántico Sudoccidental los disturbios estarían generando heterogeneidad y complejidad estructural que es aprovechada por diferentes especies de aves. Aunque es importante y esencial la conservación de marismas prístinas, excluidas a cualquier tipo de disturbio, el uso de pastoreo por ganado doméstico a baja intensidad sería de gran utilidad para la conservación de ciertas especies de aves amenazadas, como *Asthenes hudsoni*, debido a que en marismas prístinas esta especie no fue observada. Altas cargas de ganado en marismas deberían ser omitidas debido a que existe un reemplazo completo de ensamble de aves de pastizal alto por especies de pasto corto. Por otra lado, el vertido de agua negras a pequeña

escala en marismas de *Spartina alterniflora* sería beneficioso para especies de marismas (*Spartonnoica maluroides*) ya que este disturbio aumenta la estructura del hábitat que es aprovechado tanto por especies propias de las marismas como por especies de hábitat cercanos. El vertido de aguas negras podría ser usado como un contra efecto del pastoreo por ganado, ya que el primer disturbio aumenta la biomasa de la marismas y mientras que el segundo la disminuye, por ende, con un apropiado manejo el uso complementario de estos dos tipos de disturbios podría ser útil para la conservación de las aves de marismas. El uso de las marismas de Argentina para diferentes actividades esta incrementando rápidamente, algo que he percibido en un período de tiempo relativamente corto como fue a lo largo del desarrollo de esta tesis, sumado al escenario futuro de ascenso del nivel del mar producto del cambio climático, determina la gran vulnerabilidad que presentan estos ambientes y la biota que ellos albergan. De esta manera, el correcto manejo de las marismas será la clave para su conservación y los resultados de este estudio espero que contribuyan o debieran contribuir en tal sentido.

## BIBLIOGRAFÍA

- Adam P. 2002. Saltmarshed in a time on change. *Environmental conservation* 29: 31-61
- Adam P. 1990. Saltmarsh ecology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ágreda A., Lieckfeldt D., Schmidt A. y Pitra C. 2006. Characterization of polymorphic microsatellite loci in Castelnau's Antshrike, *Thamnophilus cryptoleucus* (Aves: Thamnophilidae). *Molecular Ecology Notes* 6: 434–436.
- Andersson M. 1994. Sexual selection. New Jersey: Princeton University Press.
- Andren H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71:355–365.
- Ausden M. y J. Treweek. 1996. Grasslands. En: Shuterland W.J. y Hill D.A. (eds.), *Managing habitats for conservation..* Cambridge University Press, Cambridge, UK. Pp. 197-229
- Avise J.C. y Zink, R.M. 1988. Molecular genetic divergence between avian sibling species: King and Clapper Rails, Long-billed and Short-billed Dowitchers, Boattailed and Great-tailed Grackles, and Tufted and Black-crested Titmice. *Auk* 105:516-528.
- Avise J.C. y Hamrick J.L. 1996. Conservation Genetics, Case Histories from Nature. Chapman y Hall.
- Azpiroz A.B. y Blake J.G. 2009. Avian assemblages in altered and natural grasslands in the Northern Campos of Uruguay. *Condor* 111: 21-35.
- Bakker J.P., Gálvez Bravo L. y Mouissie A.M. 2008. Dispersal by cattle of salt-marsh and dune species into salt-marsh and dune communities. *Plant Ecology* 197:43-54.
- Baladrón A.V. 2010. Impacto de la depredación de aves rapaces sobre micromamíferos en el sudeste bonaerense. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UNMDP. 162 pp.

- Ballentine B. y Greenberg R. 2010. Common Garden Experiment Reveals Genetic Control of Phenotypic Divergence between Swamp Sparrow Subspecies That Lack Divergence *PLOS one*, doi:10.1371/journal.pone.0010229.
- Balmford A., Jones I.L. y Thomas A.L.R. 1993. On Avian Asymmetry: Evidence of Natural Selection for Symmetrical Tails and Wings in Birds. *Proceedings: Biological Sciences* 252:245-251.
- Bardgett R.D., Marsden J.H. y Howard D.C. 1995. The extent and condition of heather on moorland in the uplands of England and Wales. *Biological Conservation* 71: 155–161.
- Bart J. y Robson D.S. 1982. Estimating survivorship when the subjects are visited periodically. *Ecology* 63: 1078-1090.
- Bates J.M. 2002. The genetics effects of forest fragmentation on five species of Amazonian birds. *Journal of Avian Biology* 33:276-294.
- Bayne E.M. y Hobson K.A. 1999. Do Clay Eggs Attract Predators to Artificial Nests? *Journal of Field Ornithology* 70:1-7.
- Beecher W.J. 1951 Adaptations for food-getting in the American blackbirds. *Auk* 68:411-440.
- Bender D.J., Contreras T.A. y Fahrig L. 1998. Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. *Ecology* 72:517–533.
- Bergmann G. 1982. Why are the wings of *Larus f. fuscus* so dark? *Ornis Fennica* 59:77-83.
- Bertness M.D., Crain C., Holdredge C. y Sala N. 2008. Eutrophication and consumer control of New England salt marsh primary productivity. *Conservation Biology* 22:131-139.
- Bertness M.D., Ewanchuk P. y Silliman B.R. 2002. Anthropogenic modification of New England salt marsh landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 99:1395-1398.
- Bibby C.J., Burgess N.D y Hill D. 1997. Bird Census Techniques. Academic Press, London, UK.

- Bilenca D. y Miñarro F. 2004. Identificación de áreas valiosas de pastizales en las pampas y campos Argentinos, Uruguay y sur de Brasil (AVPs). Fundación Vida Silvestre, Buenos Aires, Argentina.
- BirdLife International. 2010. Species factsheet: *Porzana spiloptera*. Downloaded from <http://www.birdlife.org> on 16/6/2010
- Biudes J.F.V. y Camargo A.M. 2006. Changes in biomass, chemical composition and nutritive value of *Spartina alterniflora* due to organic pollution in the Itanhaém River Basin (SP, Brazil). *Brazilian Journal of Biology* 66:781-789.
- Block W.M. y Brennan L.A. 1993. The habitat concept in ornithology: Theory and applications. *Current Ornithology* 11:35-89.
- Bó, M.S., Isacch J.P., Malizia, A.I. y Martínez, M.M., 2002.- Lista comentada de los mamíferos de la Reserva de Biosfera Mar Chiquita, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Mastozoología Neotropical* 9:5-11.
- Bock C. E. y Bock J. H. 1988. Grassland birds in southeastern Arizona: Impacts of fire, grazing and alien vegetation, En: Goriup P. D. (ed.), *Ecology and Conservation of Grassland Birds*. International Council of Bird Preservation - Technical Publications, No 7, Cambridge, UK Pp. 43-58
- Bortolus, A., Laterra P. y Iribarne O. 2004. Crab-mediated phenotypic changes in *Spartina densiflora* Brong. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 59:97-107.
- Both C., Bouwhuis S., Lessells C.M., Visser M.E. 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature* 441:81-83.
- Botkin D.B. 1990. *Discordant Harmonies: A New Ecology for the Twenty-First Century*, Oxford University Press, New York.

- Botto F., Valiela L., Iribarne O., Martinetto P. y Alberti J.. 2005. Effect of burrowing crabs in isotope signatures of sediment, primary producers, and the food web in SW Atlantic salt marshes. *Marine Ecology Progress Series* 293:155-164.
- Boulton R.L. y Clarke M.F. 2003. Do yellow-faced honeyeater (*Lichenostomus chrysops*) nests experience higher predation at forest edges? *Wildlife Research* 30:119-125
- Bradford D.F., Franson S.E., Neale A.C., Heggem D.T., Miller G.R. y Canterbury G.E. 1998. Bird species assemblages as indicators of biological integrity in Great Basin rangeland. *Environmental Monitoring and Assessment* 49:1-22.
- Brawn J.D., Robinson S.K. y Thompson F.R. 2001. The role of disturbance in the ecology and conservation of birds. *Annual Review of Ecology and Systematic* 32:251-76.
- Briske D.D., Derner J.D., Brown J.R., Fuhlendorf S.D., Teague W.R., Havstad K.M., Gillen R.L., Ash A.J., Willms W.D. 2008. Rotational grazing on rangelands: reconciliation of perception and experimental evidence. *Rangeland of Ecology and Management* 61: 3-18.
- Assemblages of breeding birds as indicators of grassland condition
- Browder S.F., Johnson D.H. y Ball I.J. 2002 References and further reading may be available for this article. To view references and further reading you must purchase this article. *Ecological Indicators* 2:257-270.
- Brown J.H. y Kodrik-Brown A. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* 58:445-449.
- Bruschetti, C. M., Bazterrica, M. C., Luppi, T., Iribarne, O. O. 2009. An invasive intertidal reef-forming polychaete affect habitat use and feeding behavior of migratory and locals birds in a SW Atlantic coastal lagoon. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 375: 76–83.

- Buchanan G.M., Grant M.C., Sanderson R.A., y Pearce-Higgins J.W. 2006. The contribution of invertebrate taxa to moorland bird diets and the potential implications of land-use management. *Ibis* 148:615-628.
- Burnham K.P. y Anderson D.R. 1998. Model Selection and Inference: A Practical Information Theoretic Approach. Springer-Verlag, New York, New York.
- Burt Jr E.H. y Ichida J.M. 1999. Occurrence of feather degrading bacilli in the plumage of birds. *Auk* 116:364–372.
- Burt Jr E.H. 1986. An analysis of physical, physiological and optical aspects of avian coloration with emphasis on wood-warblers. *Ornithological Monograph* 38.
- Cabrera A.L. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería, Tomo II, fascículo 1, Ed. Acme, Buenos Aires.
- Cagnoni M. y Faggi A.M. 1993. La vegetación de la Reserva de Vida Silvestre Campos del Tuyú. *Parodiana* 8: 101-112.
- Canepuccia A.D., Isacch J.P., Gagliardini D.A., Escalante A.H. y Iribarne O.O. 2007. Waterbird Response to Changes in Habitat Area and Diversity Generated by Rainfall in a SW Atlantic Coastal Lagoon. *Waterbirds* 30: 541-553.
- Canepuccia, A., Fanjul, M. S., Fanjul, E., Botto, F., Iribarne, O. O. The intertidal burrowing crab *Neohelice* (= *Chasmagnathus*) *granulata* positively affect rodents in south western Atlantic salt marshes. *Estuaries and Coasts* 31: 920-930.
- Canterbury G.E., Martin T.E., Petit D.R., Petit L.J. y Bradford D.F: 2000. Bird Communities and Habitat as Ecological Indicators of Forest Condition in Regional Monitoring. *Conservation Biology* 14:544–558.
- Cardoni D.A., Isacch J.P. y Iribarne O. 2007. Indirect Effects of the Intertidal Burrowing Crab *Chasmagnathus granulatus* in the Habitat Use of South West Atlantic Saltmarsh Birds. *Estuaries and Coasts* 30:382–389.

- Chan Y.L., Hill C.E., Maldonado J.E. y Fleischer R.C. 2006. Evolution and conservation of tidal marsh vertebrates: Molecular approaches. En Greenberg R., Maldonado J.E., Droege S., McDonald V. (eds). *Studies in Avian Biology* 32:54-76.
- Chase M.K. 2002. Nest site selection and nest success in a song sparrow population: the significance of spatial variation. *Condor* 104:103-116.
- Chesser R.T. 2003. Molecular systematics of the rhinocryptid genus *Pteroptochos*. *Condor* 101:439-446.
- Cid M.S. y Brizuela M.A. 1998. Heterogeneity in tall fescue pastures created and sustained by cattle grazing. *Journal of Rangeland Management* 51: 644-649.
- Clay W.M. 1938. A synopsis of North America water snakes. *Copeia* 1938:173-182.
- Colombelli-Négrel D. y Kleindorfer S. 2008 Nest height, nest concealment, and predator type predict nest predation in superb fairy-wrens (*Malurus cyaneus*) *Ecological Research* 24:921-928.
- Colwell M.A. y Dodd S.L. 1997. Environmental and habitat correlates of pasture use by nonbreeding shorebirds. *Condor* 99:337-344.
- Comparatore V.M., Martínez M.M., Vasallo A.I., Barg M., Isacch J.P. 1996. Abundancia y relaciones con el hábitat de aves y mamíferos en pastizales de *Paspalum quadrifarium* (PajaColorada) manejados con fuego (Prov. de Buenos Aires, Argentina). *Interciencia* 21:228–237.
- Connell J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Sci.* 199:1302–1310.
- Coppedge B.R., Engle D.M., Toepfer C.S. y Shaw J.H. 1998. Effects of seasonal fire, bison grazing and climatic variation on tallgrass prairie vegetation. *Plant Ecology* 139:235–246.
- Costa C.S.B., Iribarne O.O. y Farina J.M. 2009. Human impacts and threats to the conservation of South American salt marshes. En: Silliman B.R., Grosholz E.D. y Bertness M.D.(eds)

- Human impacts on salt marshes. A global perspective. University of California Press, Los Angeles, USA. Pp 337-359
- Coyne J.A. y Orr H.A. 2004 Speciation. Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc.
- Craft C.B., Vymazal J., Richardson C.J. 1995. Response of Everglades plant communities to nitrogen and phosphorus additions. *Wetlands* 15:258-271.
- Crain C.M. 2007. Shifting nutrient limitation and eutrophication effects in marsh vegetation across estuarine salinity gradients. *Estuarine and Coast* 30:26-34.
- Cresswell W. 1997. Nest predation rates and nest detectability in different stages of breeding in Blackbirds *Turdus merula*. *Journal of Avian Biology* 28: 296-302.
- Daleo P., Alberti J., Canepuccia A., Escapa M., Fanjul E., Silliman B.R., Bertness M.D. y Iribarne O.O. 2008. Mycorrhizal fungi determine salt marsh plant zonation depending on nutrient supplies. *Journal of Ecology* 96: 431-437.
- Darrieu C.A., Camperi A.R., Soave G.E. y Cicchino A. 2001. Ecología alimentaría del Varillero Ala Amarilla (*Agelaius thilius*) en ambientes ribereños de la provincia de Buenos Aires. *Ornitología Neotropical* 12:205-214.
- Darwin C. 1859. On the origin of species by means of natural selection. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Deegan L.A. 2002. Lessons learned: The effects of nutrient enrichment on the support of nekton by seagrass and salt marsh ecosystems. *Estuaries* 25:727-742.
- Deegan L.A., Hughes J.E. y Rountree R.A. 2000. Salt marsh ecosystem support of marine transient species. En: Weinstein M.P. y Kreeger D.A. (eds) Concepts and controversies in tidal marsh ecology, Kluwer Academic Publisher, Amsterdam, The Netherlands. pp 333-365
- Dennis P., Skartveit J., McCracken D.I., Pakeman R.J., Beaton K., Kunaver A. y Evans D.M. 2008. The effects of livestock grazing on foliar arthropods associated with bird diet in upland grasslands of Scotland. *Journal of Applied Ecology* 45: 279-287.

- Di Giácomo A.S. 2005. Áreas importantes para la conservación de las aves en la Argentina. Sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad. Temas de Naturaleza y Conservación 5:1-514. Aves Argentinas-Ornitológica del Plata, Buenos Aires.
- DiQuinzio D.A., Paton P.W.C., Eddleman W.R. 2002. Nesting ecology of saltmarsh sharp-tailed sparrows in a tidally restricted salt marsh. *Wetlands* 22:179-185.
- Dumbacher J.P., Pratt T.K. y Fleischer R.C. 2003. Phylogeny of the owlet-nightjars (Aves: Aegothelidae) based on mitochondrial DNA sequence. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 29:540-549.
- El Mousadik A. y Petit R. J. 1996. High level of genetic differentiation for allelic richness among populations of the argan tree [*Argania spinosa* (L.) Skeels] endemic to Morocco. *Theoretical Applied Genetics* 92:832-839.
- EPA. 2008. Nutrient Criteria Technical Guidance Manual: Wetlands. EPA-822-B-08-001
- Escapa, M., Isacch, J. P., Daleo, P., Alberti, J., Iribarne, O. O., Borges, M., dos Santos, E. P., Gagliardini, D. A., Lasta, M. 2004. The distribution and ecological effects of the introduced pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) in Northern Patagonia. *Journal of Shellfish Research* 23: 765-772
- Excoffier L., Laval L. G. y Schneider S. 2005. Arlequin ver. 3.0: an integrated software package for population genetics data analyses. *Evolutionary Bioinformatics* 1:47-50.
- Excoffier L., Smouse P. E. y Quattro J. M. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial restriction data. *Genetics* 131:479-491.
- Fanjul E., Grela M.A. y Iribarne O.O. 2007. Effects of the dominant SW Atlantic intertidal burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* on sediment chemistry and nutrient distribution. *Marine Ecology Progress Series* 341:177-180.

- Filloy J. y Bellocq M.I. 2007. Patterns of bird abundance along the agricultural gradient of the Pampean region. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 120: 291-298.
- Fleischner T.L. 1994 Ecological costs of livestock grazing in western North America. *Conservation Biology* 8: 629-644.
- Foley J.A., DeFries R. y Asner G.P. 2005. Global consequences of land use. *Science* 309: 570–574.
- Fontaine J.J. y Martin T.E. 2006. Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. *Ecology Letters* 9: 428-434.
- Fraga R. y Narosky S. 1985. Nidificación de aves Argentinas (Formicariidae a Cinclidae). Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Fretwell S.D. y Lucas H. 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* 19:16-52.
- Friedrichs C.T. y J.E. Perry. 2001. Tidal Salt Marsh Morphodynamics: A synthesis. *Journal of Coastal Research* 27:7-37.
- Fu Y.X. 1997. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics* 147:915–925.
- Fuhlendorf S.D. y Smeins F.E. 1998. The influence of soil depth on plant species response to grazing within a semi-arid savanna. *Plant Ecology* 138: 89-96.
- Fuhlendorf S.D., Harrell W.C., Engle D.M., Hamilton R.G., Davis C.A., Leslie D.M. Jr. 2006. Should heterogeneity be the basis for conservation? Grassland bird response to fire and grazing. *Ecological Applications* 16:1706–1716.
- Funk D.J. y Omland K.E. 2003. Species-level paraphyly and polyphyly: frequency, causes, and consequences with insights from animal mitochondrial DNA. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34:397-423.

- García G., Isacch J.P., Gómez Laich A., Albano M., Favero M., Cardoni D.A, Luppi T. y Iribarne O.O. 2010. The American Oystercatcher's foraging behaviour in a Patagonian intertidal affected by nutrients loading. *Emu* 110:146-154.
- Ghersa C.M. y Martinez-Ghersa M.A. 1991. Cambios ecológicos en los agrosistemas de la Pampa ondulada. Efectos de la introducción de la soja. *Ciencia e Investigación* 5: 182-188.
- Gjerdrum C., Elphick C.S. y Rubega M. 2005. Nest Site Selection and Nesting Success in Saltmarsh Breeding Sparrows: The Importance of Nest Habitat, Timing, and Study Site Differences. *The Condor* 107: 849-862.
- Gómez S.E. y Toresani N.I. 1998. Región 3: Pampas. En: Canevari et al. (eds) Los Humedales de la Argentina. Clasificación, situación actual, conservación y legislación,, Wetlands International, SRNYDS, publ. N° 46, Buenos Aires, pp98-114
- Gonnet J.M. 2001. Influence of cattle grazing on population density and species richness of granivorous birds (Emberizidae) in the arid plain of the Monte, Argentina. *Journal of Arid Environments* 48: 569–579
- Gonzalez Trilla G., Kandus P., Negrin V., Vicari R.,y Marcovecchio J. 2009. Tiller dynamic and production on a SW Atlantic *Spartina alterniflora* marsh. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 85:126-133.
- Goudet J. 2000. FSTAT: a program to estimate and test gene diversities and fixation indices. [2.9.1]. Institute of Ecology, University of Lausanne, Switzerland.
- Goriup P.D. (ed.). 1988. Ecology and Conservation of Grassland Birds. International Council of Bird Preservation - Technical Publications, No 7, Cambridge, UK
- Grant P. R. y Grant B. R. 2002. Unpredictable evolution in a 30-year study of Darwin's finches. *Science* 296:707–711.
- Grant P.R. 1986. Ecology and evolution of Darwin's finches. Princeton Univ.

- Greenberg R. y Maldonado J.E. 2006. Diversity and endemism in tidal marsh vertebrates. En: Greenberg R. Maldonado J., Droege S. and McDonald M.V. (eds.). Terrestrial vertebrates of tidal marshes: Ecology, Evolution, and Conservation. *Studies in Avian Biology* 32:32-53.
- Greenberg R. y Olsen B. 2010. Bill size and dimorphism in tidal-marsh sparrows: Island-like processes in a continental habitat. *Ecology* 91:2428-2436.
- Greenberg R., Cordero P.J., Droege S. y Fleischer R. C. 1998. Morphological adaptation with no mitochondrial DNA differentiation in the Coastal Plain Swamp Sparrow. *Auk* 115:706–712.
- Greenberg R., Maldonado J., Droege S. y McDonald M.V. 2006. Tidal marshes: A global perspective on the evolution and conservation of their terrestrial vertebrates. *BioScience* 56:675–685.
- Greenberg R. y Droege S. 1990. Adaptations to tidal marshes in breeding populations of the Swamp Sparrow. *Condor* 92:393–404.
- Grenier J.L. y Greenberg R. 2006. Trophic adaptations in sparrows and other vertebrate of tidal marshes. En: Greenberg R. Maldonado J., Droege S. y McDonald M.V. (eds.). *Studies in Avian Biology* 32:130-139.
- Grenier J.L. y Greenberg R. 2005. A biogeographic pattern in sparrow bill morphology: Parallel adaptation to tidal marshes. *Evolution* 59:1588-1595.
- Griffiths R., Double M.C., Orr K. y Dawson R.J.G. 1998. A DNA test to sex most birds. *Molecular Ecology* 7:1071–1075.
- Grime J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111:1169-1195.

- Grinnell J. 1913. The species of the mammalian genus *Sorex* of west-central California with a note on the vertebrate palustrine fauna of the region. University of California *Publications in Zoology* 20:179–205.
- Group of Experts on the Scientific Aspects of Marine Pollution (GESAMP). 1990. State of the marine environment. Reports and studies number 39. United Nations Environmental Program.
- Grubb P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52:107-145.
- Hairston N.G. 1960. Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist* 94:421-424.
- Hall R.I., Leavitt P.R., Dixit A.S. y Smol J.P. 1999. Effects of agriculture, urbanization, and climate on water quality in the northern Great Plains. *Limnology and Oceanography* 44:739-756.
- Harper D. 1995. Eutrophication of Freshwaters: Principles, problems and restoration. Chapman and Hall, London, 327p.
- Hay O.P. 1908. The fossil turtles of North America. *Carnegie institution of Washington Publication* 75:1-568.
- Helzer C.J. y Jelinsky D.E. 1999. The relative importance of patch area and perimeter-area ratio to grassland breeding birds. *Ecological Application* 9:1448-1458.
- Hendry A.P., Grant P.R., Grant B.R. 2006. Possible human impacts on adaptive radiation: beak size bimodality in Darwin's finches. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 273: 1887–1894.
- Herkert J.R. 1994. The effects of habitat fragmentation on midwestern grassland bird communities. *Ecological Application* 4:461-471.
- Hildén O. 1965. Habitat selection in birds. A review. *Annales Zoologici Fennici* 2:53-75.

- Hoyer M. y Canfield Jr D.E. 1990. Limnological factors influencing bird abundance and species richness on Florida lakes. *Lake and Reservoir Management* 6:133-142.
- Hoyer M. y Canfield Jr D.E. 1994. Bird abundance and species richness on Florida lakes: influence of trophic status, lake morphology, and aquatic macrophytes. *Hydrobiologia* 297/280:107-119.
- Hutchison D.W. y Templeton A.R. 1999. Correlation of pairwise genetic and geographic distance measures: Inferring the relative influences of gene flow and drift on the distribution of genetic variability. *Evolution* 53:1898-1914.
- Hughes R.G. 2004. Climate change and loss of saltmarshes: consequences for birds. *Ibis* 146:21–28.
- Isacch J. P., Holz S., Ricci L. y Martínez M. 2004. Post-fire vegetation change and bird use of a salt marsh in coastal Argentina. *Wetlands* 24:235-243.
- Isacch J.P. y Martínez M.M. 2001. Estacionalidad y relaciones con la estructura del hábitat de la comunidad de aves de pastizales de paja colorada (*Paspalum quadrifarium*) manejados con fuego en la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ornitología Neotropical* 12: 345-354.
- Isacch J.P., Costa C.S.B., Rodríguez-Gallego L., Conde D., Escapa M., Gagliardini D.A. y Iribarne O.O. 2006. Association between distribution pattern of vascular plants and environmental factors in SW Atlantic saltmarshes. *Journal of Biogeography* 33:888-900.
- Isacch J.P., Maceira N.O., Bo M.S, Demaría M.R. y Peluc S. 2005. Bird-habitat relationship in semiarid natural grasslands and exotic pastures in the west pampas of Argentina. *Journal of Arid Environment* 62:267-283.
- Isacch J. P., Bó M.S., Comparatore V.M., Herrera L.P., Vargas R. J. y Martínez M.M. 2001. Las aves de los pastizales costeros del SE de la provincia de Buenos Aires, pp. 269-286. En: O. Iribarne (ed), Reserva de Biosfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y

- ecológicas. Editorial Martín, Mar del Plata, Argentina.
- Isacch J.P. 2008. Implementing the biosphere reserve concept: the case of Parque Atlántico Mar Chiquito biosphere reserve from Argentina. *Biodiversity and Conservation* 17:1799-1804.
- Isla F.I. 1998. Holocene coastal evolution of Buenos Aires. Quaternary of South America y Antarctic Peninsula, A. A. Balkema, 11, 297-321.
- Isla F.I. y Espinosa M.A. 1995. Coastal environmental changes associated with Holocene sea-level fluctuation: southeastern Buenos Aires, Argentina. *Quaternary International* 26:55-60.
- Jacobo E., Rodríguez A., Bartoloni N., Deregibus V.A. 2006. Rotational grazing effects on rangeland vegetation at the farm scale. *Rangeland Ecology and Management* 59: 249-257.
- Jobin B., DesGranges J.L. y Boutin C. 1996. Population trends in selected species of farmland birds in relation to recent developments in agriculture in the St. Lawrence Valley. *Agriculture, Ecosystem and Environment* 57:103-116.
- Kareiva P. y Wennergren U. 1995. Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes. *Nature* 373:299–302.
- Kie G.J. y Loft E.L. 1990. Using livestock to manage wildlife habitat: some examples from California annual grassland and wet meadow communities. En: Severson K.E. (Ed.), Can livestock be used as tool to enhance wildlife habitat? USDA Forest
- Klett A.T., Duebbert H.F., Faanes C.A. y Higgins K.F. 1986. Techniques for Studying Nest Success of Ducks in Upland Habitats in the Prairie Pothole Region. US Fish and Wildlife Service, Resource Publication 158.
- Knapp A.K., Blair J.M., Briggs J.M., Collins S.L., Hartnett D.C., Johnson L.C. y Towne E.G. 1999. The keystone role of bison in North American tallgrass prairie. *Bioscience* 49:39–50
- Knopf FL. 1994. Avian assemblages on altered grasslands. *Studies in Avian Biology* 15: 247–257.

- Laegdsgaard P. 2006. Ecology, disturbance and restoration of coastal saltmarsh in Australia: A review. *Wetlands Ecology and Management* 14:379-399.
- León R.J.C., Rusch G.M. y Oesterheld M. 1984. Pastizales pampeanos-Impacto agropecuario. *Phytocoenologia* 12:201-218.
- Levine J., Brewer S.J. y Bertness M.D. 1998. Nutrients, competition and plant zonation in a New England salt marsh. *Journal of Ecology* 86:285-292.
- Llambías P.E., Ferretti V., Cardoni D.A. y Maldonado J.E. 2009. Breeding Success and Social Mating System of the Bay-capped Wren-Spinetail (*Spartonoica maluroides*). *The Wilson Journal of Ornithology* 121:803–807.
- Lopes R.J., Pardal M.A., Múrias T., Cabral J.A. y Marques J.C. 2006. Influence of macroalgal mats on abundance and distribution of dunlin *Calidris alpina* in estuaries: A long-term approach. *Marine Ecology Progress Series* 323:1-20.
- López-Lanús B., Grilli P., Coconier E., Di Giacomo A. y Banchs R. 2008. Categorización de las aves de la Argentina según su estado de conservación. Informe de Aves Argentinas /AOP y Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable. Buenos Aires, Argentina.
- Mac Arthur R.H. y Mac Arthur J.W. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42: 594–598.
- Maceira N., Zelaya K, Celemín J. y Fernández O. 2005. Evaluación preliminar del uso de la tierra y elementos para el mejoramiento de la sustentabilidad en la Reserva de la Biosfera de Mar Chiquita, Provincia de Buenos Aires. Reporte final a MAB-UNESCO Program.
- Macnally R.C. 1990. The roles of floristics and physiognomy in avian community composition. *Australian Journal of Ecology* 15: 321-327.
- Malamud-Roam K.P., Malamud-Roam F.P., Watson E.B., Collins J.N. y Ingram B.L. 2006. The quaternary geography and biogeography of tidal saltmarshes. In: Greenberg R., Maldonado J.E., Droege S. y McDonald V. (eds). *Studies in Avian Biology* 32:11-31.

- Maldonado J.E., Vilà C. y Wayne R.K. 2001. Tripartite genetic subdivisions in the ornate shrew (*Sorex ornatus*). *Molecular Ecology* 10:127-147.
- Maldonado J.E., Vilà C. y Hertel F. 2004. Discordant patterns of morphological variation in genetically divergent populations of ornate shrews (*Sorex ornatus*). *Journal of Mammalogy* 85:886-896.
- Mantel N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* 27:209–220.
- Marino G.D. 2008. Buenas prácticas ganaderas para conservar la vida silvestre de las pampas. Una guía para optimizar la producción y conservar la biodiversidad de los pastizales de la Bahía Samborombón y la cuenca del Río Salado. Aves Argentinas, Buenos Aires.
- Marone L. 1991. Habitat features affecting bird spatial distribution in the Monte Desert, Argentina. *Ecología Austral* 1: 77-86.
- Marshall J.T.J. 1948. Ecologic races of Song Sparrows in the San Francisco Bay region. Part I. habitat and abundance. *Condor* 50:193-215.
- Marshall L.G. y Cifelli R. 1990. Analysis of changing diversity patterns in Cenozoic Land mammal age faunas, South America. *Palaeovertebrata* 19: 69–210.
- Martin T.E. 1988. Nest placement: implications for selected life history traits, with special reference to clutch size. *The American Naturalist* 132: 900-910.
- Martin T.E. 1993. Nest predation and nest sites: new perspectives on old patterns. *BioScience* 43: 523–532.
- Martin T.E. y Geupel G.R. 1993. Nest-monitoring plots: methods for locating nests and monitoring success. *Journal of Field Ornithology* 64: 507-519.
- Martinetto, P., Daleo, P., Isacch, J.P., Escapa, M., Alberti, J., Botto, F., Fanjul, M.E., Piriz, M.L., Ponce, G. Casas, G. y Iribarne, O.O. 2010. High abundance and diversity of

- consumers associated to eutrophic areas in a semi-desert macrotidal coastal ecosystem in Patagonia, Argentina. *Estuarine Coastal and Shelf Sciences* 88:357-364.
- Martínez M.M. 2001. Avifauna de Mar Chiquita. En: Iribarne O. (ed.) Reserva de Biosfera Mar Chiquita. Editorial Martín, Mar del Plata, Argentina. pp. 227-247.
- Martínez M.M., Bó M.S. y Isacch J.P. 1997. Hábitat y abundancia de *Coturnicops notata* y *Porzana spiloptera* en Mar chiquita, provincia de buenos Aires, argentina. *Hornero* 14:274-277.
- McCarty J.P. 1997. Aquatic community characteristics influence the foraging patterns of Tree Swallows. *Condor* 99:210-213.
- McCune B. y Grace J.B. 2002. Analyses of Ecological Communities, MjM Software Design, Gleneden Beach Oregon, USA
- McDonald D.B. y Potts W.K. 1994. Cooperative display and relatedness among males in a lek-mating bird. *Science* 266: 1030-1032.
- McGowan K.J. 2001. Introduction: the world of birds. En: Podulka S., Rohrbaugh Jr. R., y Bonne R (eds). Handbook or bird biology. The Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY
- Meilvang D., Moksnes A. y Roskaft E. 1997. Nest predation, nesting characteristics and nest defence behaviour of fieldfares and redwings. *Journal of Avian Biology* 28:331-337.
- Mendelssohn I.A. 1979. Nitrogen metabolism in the height forms of *Spartina alterniflora* in North Carolina. *Ecology* 60:574-584.
- Milá B., Smith T B. y Wayne R.K. 2006 Postglacial population expansion drives the evolution of long-distance migration in a songbird. *Evolution* 60:2403–2409.
- Minchinton T.E, 2002. Disturbance by wrack facilitates spread of *Phragmites australis* in a coastal marsh. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 281:89-107.
- Mitsch W.J. y Gosselink J.G. 2000. Wetlands. John Wiley y Sons, Inc., New York, pp. 920.

- Møller A.P. 1989. Nest site selection across field-woodland ecotones: the effect of nest predation. *Oikos* 56: 240-246.
- Montesarchio L.A. y Lizasoain W.O. 1981. Dinámica sedimentaria en la denominada ría de Bahía Blanca. Contribución científica 58. Instituto Argentino de Oceanografía. En: Piccolo, M.C. y Hoffmeyer M.S. (eds), Ecosistema de estuario de Bahía Blanca, Bahía Blanca, Argentina, pp. 31
- Montgomerie R.D. y Weatherhead P.J. 1988. Risks and rewards of nest defence by parent birds. *The Quarterly Review of Biology* 63: 167-187.
- Nebbia A.J. y Zalba S.M. 2007. Comunidades Halófilas de la costa de la Bahía Blanca (Argentina): Caracterización, mapeo y cambios durante los últimos cincuenta años. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 42:261-271.
- Nei M. 1987. Molecular Evolutionary Genetics. Columbia University Press, New York.
- Nilsson S.G. y Nilsson I.N. 1978. Breeding bird community densities and species richness in lakes. *Oikos* 31, 214-221.
- Obenat S. 2002. Estudios ecológicos de *Ficopomatus enigmaticus* (Polychaeta: Serpulidae) en la laguna Mar Chiquita, Buenos Aires, Argentina. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata. 159 pp.
- O'Connell T.J., Jakson L.E. y Brooks R.P. 2000. Bird guilds as indicator of ecological condition in the central Appalachians. *Ecological Application*. 10: 1706-1721.
- Paruelo J.M., Guerschman J.P. y Verón S.R. 2005. Expansión agrícola y cambios en el uso del suelo. *Ciencia Hoy* 15: 14-23.
- Peele A.M., Burt Jr E.H., Schroeder M.R. y Greenberg R.S. 2009. Dark color of the Coastal Plain Swamp Sparrow (*Melospiza georgiana nigrescens*) may be an evolutionary response to occurrence and abundance of salt-tolerant feather-degrading bacilli in its plumage. *Auk* 126:531–535.

- Peterson A.T., Stewart A., Mohamed K.I. y Araújo M.B. 2008. Shifting global invasive potential of European plants with climate change. *PLoS ONE*, 3, 1–7.
- Piertney S.B., Shorey L. y Höglund J. 2002. Characterization of microsatellite DNA markers in the white-bearded manakin (*Manakus manacus*). *Molecular Ecology Notes* 2:504-505.
- Pickett S. y Thompson J.N. 1978. Patch dynamics and the design of nature reserves. *Biological Conservation* 13:27-37.
- Pickett S.T.A. y White P. S. (eds) 1985. The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Academic Press N. Y.
- Powell A.F.L.A. 2008. Responses of breeding birds in tallgrass prairie to fire and cattle grazing. *Journal of Field Ornithology* 79:41–52.
- Prieto A.R. 1996. Late quaternary vegetational and climatic changes in the Pampa grassland of Argentina. *Quaternary Research* 45:73–88.
- Raffaelli D. 1999. Nutrient enrichment and trophic organisation in an estuarine food web. *Acta Oecologica* 20:449-461.
- Remes V. 2005. Birds and rodents destroy different nests: a study of Blackcap *Sylvia atricapilla* using the removal of nest concealment. *Ibis* 147: 213–216.
- Remsen J. 2003. Family Furnariidae (Ovenbirds). En del Hoyo J., Elliott A., y Christie D. (eds.). Handbook of the birds of the world. Volume 8: Broadbills to Tapaculos. Lynx Edicions, Barcelona, Spain. Pp. 162–357
- Ricklefs R.E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology* 9:1-48.
- Robbins M.B., Peterson A.T. y Ortega-Huerta M.A. 2002. Major negative impacts of early intensive cattle stocking on tallgrass prairies: The case of the Greater Prairie-Chicken (*Tympanuchus cupido*). *North American Birds* 56:239–244.

- Romero-Pujante M, Hoi H. Y Blomqvist D. 2005. The importance of tail length for habitat use in the Bearded Tit *Panurus biarmicus*: an experimental study. *Ibis* 147: 464–470.
- Rönkä M.T.H., Saari C.L.V., Lehikoinen E.A., Suomela J. y Häkkinen K. 2005. Environmental changes and population trends of breeding waterfowl in northern Baltic Sea. *Annales Zoologici Fennici* 42:587-602.
- Rosa S., Palmeirin J.M. y Moreira F. 2003. Factors affecting waterbird abundance and species richness in an increasingly urbanized area of the Tagus estuary in Portugal. *Waterbirds* 26:226-232.
- Roth, R.R. 1976. Spatial heterogeneity and bird species diversity. *Ecology* 57:773-782.
- Roxburgh S.H., Shea K. y Wilson J.B. 2004. The intermediate disturbance hypothesis: Patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology* 85: 359-371.
- Ruegg K.C., Hijmans R.J. y Moritz C. 2006 Climate change and the origin of migratory pathways in the Swainson's thrush, *Catharus ustulatus*. *Journal of Biogeography* 33:1172–1182.
- Sardá R., Valiela I. y Foreman K. 1996. Decadal shifts in a salt marsh macroinfaunal community in response to sustained long-term experimental nutrient enrichment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 205: 63-81.
- Sauer J.R., Link W.A., Nichols J.D. y Royle, J.A. 2005. Research and management viewpoint: Using the North American breeding bird survey as a tool for conservation: A critique of Bart et al. (2004). *Journal of Wildlife Management* 69: 1321-1326.
- Schluter D. 2000. The ecology of adaptive radiation. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Schwindt E., Iribarne O.O. y Isla F.I. 2004. Physical effects of an invading reef-building polychaete in a SW Atlantic coastal lagoon. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 59:109-120.
- Seehausen O. 2006. Conservation: losing biodiversity by reverse speciation. *Current Biology*,

16: 334–337.

- Seehausen O., van Alpen J.M. y Witte F. 1997. Ciclid fish diversity threatened by eutrophication that curbs sexual selection. *Science* 277: 1808–1811.
- Severson K.E. 1990. Livestock grazing as a wildlife habitat management tool. USDA Forest Service. G. Tech. Rep. RM194:3-6.
- Silliman B.R., Grosholz E.D. y Bertness M.D.(eds) Human impacts on salt marshes. A global perspective. University of California Press, Los Angeles, USA. Pp 337-359.
- Slabbekoorn H., den Boer-Visser A. 2006. Cities change the songs of birds. *Current Biology* 16: 2326–2331.
- Smith T.B., Freed L.A., Lepson J.K. y Carothers J.H. 1995. Evolutionary consequences of extinctions in populations of a Hawaiian honeycreeper. *Conservation Biology* 9: 107–113.
- Smith T.B. 1987. Bill size polymorphism and intraspecific niche utilization in an African finch. *Nature* 329:717–719.
- Smith T.B., Milá B, Grether G.F., Slabbekoorn H. Sepil I., Buermann W., Saatchi S. y Pollinger J.P.2008. Evolutionary consequences of human disturbance in a rainforest bird species from Central Africa. *Molecular Ecology* 17:58–71.
- Solórzano L. 1969. Determination of ammonia in natural waters by the phenolhypochlorite method. *Limnology and Oceanography* 14:799-801.
- Soriano A., León R.J.C., Sala O.E., Lavado R.S., Deregibus V.A., Cauhépé M.A., Scaglia O.A., Velázquez C.A. y Lemcoff J.H. 1991. Río de la Plata Grasslands. En: Coupland R.T. (ed.), *Ecosystems of the World, 8A. Natural Grasslands, Introduction and Western Hemisphere.* Elsevier, New York, pp. 367-407.
- Steele B.B. 1993. Selection of foraging and nesting sites by Black-throated blue Warblers—their relative influence on habitat choice. *Condor* 95: 568-579.

- Strickland J.D.H. y Parsons T.R. 1968. A practical handbook of sea water analysis. *Bulletin of Fisheries Research Board of Canada* 167:1-311.
- Stutz S, Prieto A.R., Isla F.I. 1999. Cambios de la vegetación durante el Holoceno en el SE bonaerense: análisis polínico del paleoestuario del arroyo La Ballenera. *APA Publicación Especial* 6:65–69.
- Sutter B. y Ritchison G. 2005. Effects of grazing on vegetation structure, prey availability, and reproductive success of Grasshopper Sparrows. *Journal of Field Ornithology*. 76:345-351.
- Szaro R.C. 1986. Guild management: an evaluation of avian guilds as a predictive tool. *Environmental Management* 10:681-688.
- Tajima F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics* 123:585–595.
- Takekawa J.Y., Lu C.T. y Pratt R.T. 2001. Avian communities in baylands and artificial salt evaporation ponds of the San Francisco Bay estuary. *Hydrobiologia* 466:317-328.
- Taylor P.B. 1996. Family Rallidae. En: del Hoyo J., Elliot A y Sargatal J. (eds). Handbook of the birds of the world. Vol 3. Hoatzin to Auks. Lynx Edicions, Barcelona. Pp 108-209
- Thomas A.L.R. 1993. The aerodynamic costs of asymmetry in the wings and tail of birds: asymmetric birds can't fly round tight corners. *Proceedings: Biological Sciences* 254:181-189
- Thomas A.L.R. y Balmford A. 1995. How Natural Selection Shapes Birds' Tails. *The American Naturalist* 146:848-868.
- UNEP 2006. Marine and coastal ecosystems and human wellbeing: A synthesis report based on the findings of the Millennium Ecosystem Assessment. UNEP. 76pp
- Vaithiyanathan R. y Richardson C. 1997. Nutrient in the Everglades: examination along the eutrophication gradient. *Science of the Total Environment* 205: 81-95.

- Vandenberghe C., Prior G., Littlewood N.A., Brooker R. y Pakeman R. 2009. Influence of livestock grazing on meadow pipit foraging behaviour in upland grassland. *Basic and Applied Ecology* 10: 662-670.
- Valiela I. 2006. Global Coastal Change. Blackwell Pub, Malden, EEUU.
- Valiela I. y Rietsma C.S. 1995. Disturbance of salt marsh vegetation by wrack mats in Great Sippewissett marsh. *Oecologia* 102:106-112.
- Valiela I. y Teal J.M. 1974. Nutrient limitation in salt marsh vegetation, En: Reimold R.J. y Queen W.H. (eds.), *Ecology of Halophytes*. Academic Press, New York, pp. 547-563.
- Valiela I., Teal J.M., Volkmann S. y Shafer D. 1978. Nutrient and particulate fluxes in a salt marsh ecosystem: tidal exchanges and inputs by precipitation and groundwater. *Limnology and Oceanography* 23:798-812.
- Valiela, I. 2006. Global Coastal Change. Blackwell Pub, Malden, EEUU.
- Vega LE. 2001. Herpetofauna: diversidad, ecología e historia natural. En: Iribarne O (ed). Reserva de Biósfera (MAB-UNESCO) Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas. Editorial Martín. Mar del Plata, Argentina. Pp. 213-226
- Vickery P.D. 1996. Grasshopper Sparrow (*Ammodramus savannarum*). En: Poole A., Gill F. (Eds.), *The birds of North America*, No. 239, Academy of Natural Sciences, Philadelphia, PA, and American Ornithologists' Union, Washington, D.C.
- Vickery P.D., Tubaro P.L., da Silva J.M.C. Peterjohn B.G., Herkert, J.R. y Cavalcanti R.B. 1999. Conservation of grassland birds in the western hemisphere. In: Vickery, P.D., Herkert, J.R. (Eds.), *Ecology and Conservation of Grassland Birds of the Western Hemisphere*, 1999. *Studies in Avian Biology* 19: 2–26.
- Vickery, J.A., Tallowin, J.R., Feber, R.E., Asteraki, E.J., Atkinson, P.W., Fuller, R.J. y Brown, V.K. 2001. The management of lowland neutral grasslands in Britain: Effects of agricultural practices on birds and their food resources. *Journal of Applied Ecology* 38: 647-664.

- Vickery P.D., Hunter M.L. y Melvin S.M. 1994. Effects of habitat area on the distribution of grassland birds in Maine. *Conservation Biology* 8:1087-1097.
- Viglizzo E.F., Lertora F., Pordomingo A.J., Bernardos J.N., Roberto Z.E., Del Valle H. 2001. Ecological lessons and applications from one century of low external-input farming in the pampas of Argentina. *Agriculture, Ecosystem and Environment* 83:65-81.
- Willians G.C. 1966. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Vinton M.A., Hartnett D.C., Finck E.J. y Briggs J.M. 1993. Interactive effects of fire, bison (*Bison bison*) grazing, and plant community composition in tallgrass prairie. *American Midland Naturalist* 129:10–18.
- Violante R.A. y Parker G. 2004. The post-last glacial maximum transgression in the de la Plata River and adjacent inner continental shelf, Argentina. *Quaternary International* 114: 167-181.
- Vitousek P.M., Aber J., Bayley S.E., Howarth R.W., Likens G.E., Matson P.A., Schindler D.W., Schlesinger W. y Tilman G.D., 1997. Human alteration of the global nitrogen cycle: causes and consequences. *Ecological Application* 7:737-750.
- Von Bloeker Jr J.C. 1932. Three new mammal species from salt marsh areas in southern California. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 45:131–138.
- Vos C.C., Verboom J., Opdam P.F.M. y Ter Braak C.J.F. 2001. Toward ecologically scaled landscape indices. *The American Naturalist* 183:24-41.
- Weir B.S. y Cockerham C.C. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38:1358-1370.
- White G.C. y Burnham K. P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46:120-138.

- Wiens J.A. 1973. Pattern and process in grassland bird communities. *Ecological Monographs* 43: 237-270.
- Wiens J.A. 1974. Habitat heterogeneity and avian community structure in North American grasslands. *American Midland Naturalist* 91:195-213.
- Wiens J.A. 1997. The emerging role of patchiness in conservation biology. En: Pickett S.T.A., Ostfeld R.S., Shachak M. y Likens G.E. (eds). *The ecological basis of conservation*. Chapman & Hall, New York, New York, USA. Pages 93–107
- Wiens J.A. 2008. Landscape ecology as a foundation for sustainable conservation. *Landscape ecology* 24:1053–1065
- Vila A.R., Beade M.S. y D. Barrios Lamunière. 2008. Home range and habitat selection of pampas deer. *Journal of Zoology* 276:95-102
- Willson M.F. 1974. Avian community organization and habitat structure. *Ecology* 55:1017-1029.
- Willson M.F., Morrison J.L., Sieving K.E., de Santo T.L., Santisteban L. y Diaz I. 2001. Patterns of predation risk and survival of bird nests in a Chilean agricultural landscape. *Conservation Biology* 15: 447–456.
- Wolanski, E. 2007. *Estuarine Ecohydrology*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Wood M .1995. *Environmental soil biology*. Blackie Academic and Professional, London.
- Wu J., Jones K.B., Li.H. y Loucks O.L. (Eds.). 2006. *Scaling and uncertainty analysis in ecology. Methods and applications*. Springer, Dordrecht
- Zalba S.M. y Cozzani N.C. 2004. The impact of feral horses on grassland bird communities in Argentina. *Animal Conservation* 7:35-44.
- Zar J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliff, New Jersey.