

**EFFECTO DE LA FRAGMENTACIÓN DEL PASTIZAL
SOBRE LAS AVES EN PASTIZALES COSTEROS DE LA
REGIÓN PAMPEANA**



MATÍAS GUILLERMO PRETELLI

DIRECTOR

DR. JUAN PABLO ISACCH

UNIVERSIDAD NACIONAL DE MAR DEL PLATA



**Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Universidad Nacional de Mar del Plata**

**EFFECTO DE LA FRAGMENTACIÓN DEL PASTIZAL
SOBRE LAS AVES EN PASTIZALES COSTEROS DE LA
REGIÓN PAMPEANA**

Tesis presentada para optar al título de Doctor en Ciencias (Área Biología)

POR

LIC. MATÍAS GUILLERMO PRETELLI

DIRECTOR: DR. JUAN PABLO ISACCH

LUGAR DE TRABAJO: LABORATORIO DE VERTEBRADOS, FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y
NATURALES, UNIVERSIDAD NACIONAL DE MAR DEL PLATA. IIMYC-CONICET.

MAR DEL PLATA, 2015

“He recorrido a caballo muchas leguas entre los plumosos penachos de esta planta que llegaban hasta la altura de mi cabeza y hasta la sobrepasaban. Me resulta imposible dar una idea exacta de la exquisita belleza que a ciertas horas y en ciertas estaciones tiene esta reina de las hierbas, que es la gloria de la pampa solitaria”

(Williams H. Hudson)

TABLA DE CONTENIDOS

	Página
RESUMEN	1
CAPÍTULO I	
1. Introducción General	3
1.1. Objetivos y estructura de la tesis	6
CAPÍTULO II	
2. Variación estacional, riqueza y nidificación del ensamble de aves de los pastizales de Cortaderia selloana del sudeste de la región Pampeana	
2.1. Resumen	9
2.2. Introducción	10
2.3. Métodos	12
2.3.1. Área de estudio	12
2.3.2. Muestreo de aves y búsqueda de nidos	13
2.3.3. Análisis de datos	16
2.4. Resultados	16
2.4.1. Gremios tróficos.....	19
2.4.2. Nidificación	20
2.5. Discusión	21
2.5.1. Gremios tróficos y nidificación	24
2.5.2. Implicancias de conservación	25
2.6. Tablas	27
CAPÍTULO III	
3. Efecto del tamaño y proporción de borde de parches de pastizal y de la matriz de paisaje sobre la abundancia y riqueza de aves en el sudeste de la región Pampeana	
3.1. Resumen	34
3.2. Introducción	35
3.3. Métodos	40
3.3.1. Área de estudio	40
3.3.2. Diseño de muestreo	42
3.3.3. Muestreo de aves.....	43
3.3.4. Análisis de datos	45
3.4. Resultados	47
3.4.1. Aves de pastizal	47
3.4.2. Aves oportunistas de pastizal.....	47

3.4.3. Parches fragmentados vs. pastizal continuo	48
3.4.4. Efecto del tamaño y proporción de borde del parche, matriz y estacionalidad.....	50
3.5. Discusión	54
3.5.1. Implicancias de conservación	59
3.6. Tablas	61

CAPÍTULO IV

4. Efecto de la fragmentación del pastizal y de la matriz de paisaje sobre el éxito reproductivo de aves de pastizal en el sudeste de la región Pampeana

4.1. Resumen	68
4.2. Introducción	69
4.3. Métodos	74
4.3.1. Área de estudio	74
4.3.2. Especies de estudio.....	74
4.3.3. Diseño de muestreo	79
4.3.4. Monitoreo de nidos	80
4.3.5. Análisis de datos	81
4.4. Resultados	84
4.4.1. Supervivencia del nido	86
4.4.2. Productividad y parasitismo	90
4.5. Discusión	91
4.5.1. Implicancias de conservación	97
4.6. Tablas	99

CAPÍTULO V

5. Cambios comportamentales de asistencia parental del Pico de Plata (*Hymenops perspicillatus*) asociados a la fragmentación del pastizal

5.1. Resumen	105
5.2. Introducción	106
5.3. Métodos	109
5.3.1. Área de estudio	109
5.3.2. Especies de estudio.....	109
5.3.3. Diseño de muestreo	109
5.3.4. Obtención de datos	110
5.3.5. Análisis de datos	113
5.4. Resultados	115
5.4.1. Éxito reproductivo.....	115
5.4.2. Cuidado parental	115
5.5. Discusión	120

CAPÍTULO VI

6. Epílogo

6.1. Consideraciones finales 125

BIBLIOGRAFÍA 129

EFFECTO DE LA FRAGMENTACIÓN DEL PASTIZAL SOBRE LAS AVES EN PASTIZALES COSTEROS DE LA REGIÓN PAMPEANA

RESUMEN

La pérdida y fragmentación de los pastizales nativos de la región Pampeana, asociado al enorme desarrollo agropecuario de la región, ha sido la mayor problemática de conservación que ha enfrentado el bioma. Estos cambios han tenido una incidencia negativa sobre la biodiversidad pampeana, y en particular, sobre las poblaciones de aves nativas del pastizal, con marcadas reducciones poblacionales, extinciones locales y significativas disminuciones en sus rangos de distribución original. Actualmente, gran parte de los pastizales se encuentran representados como pequeños fragmentos relictuales inmersos en distintas matrices de uso de la tierra, y en menor medida dentro de reservas naturales. Bajo este escenario de paisaje y las necesidades de conservación el objetivo de esta tesis fue abordar el estudio de las aves que utilizan los pastizales remanentes costeros del sudeste de la región Pampeana, y evaluar la respuesta de las aves a la fragmentación del pastizal y a la matriz de paisaje tomando como modelo los pastizales altos nativos de *Cortaderia selloana*. Se registró que los pastizales nativos de *C. selloana* cuentan con un ensamble de aves caracterizado por su elevada riqueza de especies y abundancia de individuos, y con gran parte de las especies mostrando una alta afinidad por este pastizal dado que también lo utilizan para nidificar. Las aves de pastizal respondieron negativamente a la fragmentación con menor riqueza y abundancia en parches de menor tamaño y mayor relación perímetro/área. Del mismo modo, respondieron a la matriz de paisaje, particularmente frente a aquellas de alto contraste estructural con el pastizal, e incluso se observó una interacción entre la matriz y el tamaño y proporción de borde, que modula la aptitud de los parches. Se registró que las aves de pastizal tuvieron relativamente un bajo desempeño reproductivo, dado la mayor depredación y parasitismo de cría, en pastizales fragmentados, aunque el éxito también estuvo modulado por la matriz, y varió entre especies. Por último, se da a conocer cómo las aves de pastizal reducen la tasa de visitación al nido como parte de los cambios comportamentales de cuidado parental que adoptan las aves al reconocer situaciones de mayor estrés producto de la elevada tasa de depredación asociada al proceso de fragmentación.

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL



1.1. INTRODUCCIÓN GENERAL

La pérdida y fragmentación de los hábitats naturales son los procesos que mayor impacto negativo han tenido sobre la biodiversidad a nivel mundial (Wilcox y Murphy 1985, Fahrig 2003). En consecuencia, entender cómo se distribuyen las especies en los parches de hábitat remanentes es fundamental para poder predecir cambios en la representatividad de los organismos que habitan en paisajes modificados. Dado que los parches remanentes son como islas de hábitat separadas por una matriz de hábitat distinta a la original, el estudio de los efectos de la fragmentación se ha enmarcado desde los años 1960 bajo la teoría de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson 1967, Harris 1984) y la teoría de metapoblaciones (Levins 1969, Gilpin y Hanski 1991). La teoría de islas estudia la influencia del aislamiento y el tamaño de los parches sobre la riqueza y composición de ensambles, considerando la colonización y extinción como procesos fundamentales, mientras que la teoría de metapoblaciones enfatiza el concepto de conectividad y el intercambio entre poblaciones espacialmente separadas (Hanski 1999).

Los pastizales son uno de los biomas más modificados sobre la Tierra, debido a que una gran proporción de ellos han sido reemplazados por campos de cultivos o están sujetos al pastoreo por ganado (Hannah et al. 1995), y en menor medida por el avance de la urbanización (Marzluff 2001). La reducción de hábitats naturales asociado a estos factores es la principal fuente de fragmentación de los pastizales naturales en todo el mundo (ver Azpiroz et al. 2012). La pérdida y degradación de pastizales han afectado negativamente la diversidad a nivel global (Foley et al. 2005), y en particular algunas especies de aves de pastizal han sufrido marcadas reducciones en su distribución y abundancia como consecuencia de dichas pérdidas (Donald et al. 2006, Askins et al. 2007, Azpiroz et al. 2012).

El proceso de fragmentación consiste en la subdivisión de un hábitat continuo en fragmentos o parches más pequeños que el original, de modo tal que se altera la estructura del paisaje por la reducción del hábitat total y por los cambios en la configuración espacial de los parches remanentes (Forman y Gordon 1986, Wilcove et al. 1986, Turner et al. 2001, Fahrig 2003). Una de las principales consecuencias de este proceso es que se generan parches de diferentes tamaños, y en general para diversos taxa y ambientes, pero en particular para las aves de pastizal, la abundancia de los organismos y la riqueza de especies tienden a disminuir con el tamaño de área de los parches remanentes (ej., Herkert 1994, Winter y Faaborg 1999, Johnson e Igl 2001). Además, en ambientes fragmentados aumenta la proporción de borde (mayor relación perímetro/área), lo que facilita el acceso de depredadores de nidos y parásitos de cría a los parches relictuales. En consecuencia, se predice que las aves que nidifican en parches relativamente de menor tamaño tendrán un menor éxito de nidificación como resultado del incremento de la depredación (Johnson y Temple 1990, Winter y Faaborg 1999, Herkert et al. 2003), y mayores tasas de parasitismo de cría (Johnson y Temple 1986, 1990, Jensen y Finck 2004, Patten et al. 2006).

La respuesta de las especies a la fragmentación no siempre es uniforme, y esto ocurre en parte debido a que los fragmentos de hábitat remanente quedan insertos en matrices de hábitat con diferentes niveles de diferenciación respecto al ambiente original, cambiando en consecuencia la aptitud de los parches (Kupfer et al. 2006). En ambientes altamente fragmentados la matriz es el elemento de paisaje más conectado, de mayor representación, de modo que su influencia sobre el funcionamiento de los ecosistemas cobra relevancia (Forman 1995), afectando a los organismos y procesos ecológicos que ocurren dentro y entre los fragmentos (Ricketts 2001, Kupfer et al. 2006, Prevedello y Vieira 2010). Por otro lado, las características de historia de vida (Hansen y Urban 1992), y

los requerimientos ecológicos de las especies que usan los ambientes fragmentados pueden aumentar o atenuar los efectos de la fragmentación dada la habilidad de éstas para usar el nuevo paisaje que rodea los parches como hábitat alternativo o secundario (ej., Sieving et al. 1996, Umetsu y Pardini 2006, Hodgson et al. 2007).

El proceso de fragmentación también podría provocar cambios en el comportamiento de las aves asociado a la reproducción, considerando los mayores niveles de depredación asociados a la fragmentación del hábitat (Robinson et al. 1995, Herkert et al. 2003). Esto podría ocurrir porque los parentales pueden estimar ciertos riesgos de depredación en el ambiente y en consecuencia ajustar su inversión reproductiva (Zanette et al. 2011), y acompañar este ajuste con cambios de comportamiento de asistencia al nido para evitar o reducir los riesgos de depredación (Eggers et al. 2005, Fontaine y Martin 2006).

Los pastizales del sureste de Sudamérica (SESA), conforman uno de los mayores ecosistemas de pastizal en el Neotrópico, y al igual que otros pastizales templados en el mundo han sido fuertemente transformados por el desarrollo de la industria ganadera, agricultura, y forestaciones (ver Azpiroz et al. 2012). Específicamente, dentro del SESA, la intensa agriculturización de la región Pampeana ha afectado a las poblaciones de aves a escala regional, particularmente a las aves del pastizal alto, provocando reducciones de abundancia, cambios en sus rangos de distribución e incluso extinciones locales (ej., Tubaro y Gabelli 1999, Di Giacomo y Di Giacomo 2004, Filloy y Bellocq 2007, Codesido et al. 2011, Azpiroz et al. 2012). Dado que la agriculturización genera una modificación y pérdida de hábitat que usualmente resulta en una fragmentación del hábitat (Fahrig 2003), actualmente la mayor parte del pastizal pampeano se halla fragmentado (Viglizzo et al. 2001), y en consecuencia, los parches relictuales han quedado inmersos en diferentes

matrices de paisaje asociadas a los distintos usos de la tierra (Baldi et al. 2006, Baldi y Paruelo 2008). Sin embargo, a pesar de la magnitud de este cambio a nivel regional, y que la conservación de las poblaciones de aves de pastizal depende fuertemente de la conservación del pastizal alto nativo (Azpiroz et al. 2012), se desconoce cómo las aves responden a la fragmentación de este ambiente, y a la matriz de paisaje que rodea los parches remanentes. En base a este desconocimiento, al actual escenario de paisaje que se presenta en la región y las necesidades de conservación, se plantean una serie de objetivos que tienen como finalidad evaluar la respuesta de las aves a la fragmentación de pastizal, y poder determinar el rol que cumplen los fragmentos de pastizal remanentes. De este modo, se pretende lograr una interpretación del sistema que permita predecir los efectos de cambios en el paisaje sobre las aves, y la capacidad de los pastizales remanentes para mantener viables las poblaciones de aves de pastizal.

1.2. OBJETIVOS Y ESTRUCTURA DE LA TESIS

Esta tesis fue planificada para lograr una visión integral de los efectos de la pérdida y fragmentación del pastizal sobre las aves, de modo de establecer el rol y la funcionalidad que cumplen los remanentes de pastizal para la diversidad y el desempeño reproductivo de las aves nativas. Para cumplir con este propósito se plantearon una serie de objetivos que fueron desde aspectos más generales que involucran la caracterización y descripción del ensamble de aves nativas de pastizales altos, y los efectos del proceso de fragmentación, a través de uno de sus mecanismos como es la variación de tamaño de los parches relictuales y la proporción de borde, sobre la composición y diversidad a nivel de ensamble. Luego se abordaron cuestiones más específicas relacionadas con el éxito reproductivo, y comportamiento de cuidado parental asociado a la fragmentación.

El **objetivo general** de la tesis fue evaluar el efecto de la pérdida y fragmentación del pastizal sobre parámetros ecológicos del ensamble y de las poblacionales de aves que habitan los pastizales costeros de la región Pampeana.

Los capítulos fueron organizados para contestar objetivos específicos:

El **Capítulo II** tuvo como objetivo particular caracterizar el ensamble de aves que utilizan los pastizales altos nativos de *Cortaderia selloana* determinando cambios estacionales de abundancia y riqueza, en los gremios tróficos, y la nidificación. Una vez caracterizado el ensamble, en el **Capítulo III** se evaluaron a lo largo del año los efectos de tamaño y proporción de borde de los parches relictuales, como uno de mecanismos que contribuyen a la fragmentación, y matriz de paisaje sobre la abundancia y riqueza de aves que utilizan los pastizales nativos. En el **Capítulo IV** se planteó el objetivo de analizar los efectos de la fragmentación y matriz de paisaje sobre el éxito reproductivo de aves de pastizal. En el **Capítulo V** se evaluaron cambios comportamentales de asistencia al nido asociados a los efectos de la fragmentación del pastizal. Finalmente, en el **Capítulo VI** se integran los resultados obtenidos de modo de lograr un entendimiento del funcionamiento del sistema de estudio, y determinar el rol que cumplen los pastizales nativos en un ambiente altamente degradado y su potencial para mantener poblaciones viables a largo plazo.

CAPÍTULO II

VARIACIÓN ESTACIONAL, RIQUEZA Y NIDIFICACIÓN DEL ENSAMBLE DE AVES DE LOS PASTIZALES ALTOS DEL SUDESTE DE LA REGIÓN PAMPEANA



VARIACIÓN ESTACIONAL, RIQUEZA Y NIDIFICACIÓN DEL ENSAMBLE DE AVES DE LOS PASTIZALES ALTOS DEL SUDESTE DE LA REGIÓN PAMPEANA

2.1. RESUMEN

Los pastizales del sudeste de Sudamérica conforman uno de los mayores ecosistemas de pastizales en el Neotrópico. La vastedad de pastizales que una vez dominó la región actualmente es un mosaico de parcelas sometidas a diferentes usos de la tierra, especialmente destinadas a cultivos y pasturas. Los pastizales nativos de Cortadera (*Cortaderia selloana*) se encuentran ampliamente distribuidos al este de la región Pampeana; sin embargo, a pesar de su dominancia, es relativamente poco lo que se conoce sobre el ensamble de aves que utilizan este hábitat. Estudiamos el ensamble de aves que utilizan los pastizales de *C. selloana*, describiendo la riqueza total, la presencia de especies de interés de conservación, la variación estacional de las especies, la fenología de la reproducción y la importancia de este hábitat para las aves pampeanas en general. Encontramos una alta riqueza específica conformada por 54 especies pertenecientes a 23 familias, entre las cuales hay seis especies con interés de conservación: el Burrito Negruzco (*Porzana spiloptera*), la Loica Pampeana (*Sturnella defilippii*), la Monjita Dominicana (*Xolmis dominicanus*) clasificadas como vulnerables a la extinción, y el Ñandú Común (*Rhea americana*), el Espartillero Enano (*Spartonoica maluroides*) y el Espartillero Pampeano (*Asthenes hudsoni*) como cercanos a la amenaza. Los mayores valores de riqueza fueron observados durante primavera y verano, con picos de abundancia en primavera, y un marcado descenso en otoño. El gremio insectívoro fue dominante en abundancia durante todo el año. Identificamos 21 especies nidificando, cuatro de ellas con interés de conservación. La mayor actividad de reproducción se concentró durante noviembre. Debido a su elevada riqueza específica, y particularmente por el número de especies de interés de conservación, el pastizal de *C. selloana* debería ser destacado prioritariamente en decisiones de conservación para la región Pampeana.

2.2. INTRODUCCIÓN

Los pastizales de la región del sudeste de Sudamérica (SESA) son uno de los más extensos ecosistemas de pastizal del Neotrópico (ver Azpiroz et al. 2012). Esta región cubre unos 700000 km², se encuentra incluida dentro del bioma Pampeano y está dominada por pastizales templados subhúmedos que cubren las planicies del centro-este de Argentina, Uruguay y del sudeste de Brasil (Soriano et al. 1991).

La vastedad de pastizales que una vez dominó la Pampa del SESA en la actualidad está mayormente reducida a un mosaico de parches con diferentes usos de la tierra, principalmente pasturas y cultivos (Baldi et al. 2006, Baldi y Paruelo 2008). La proporción de los usos de la tierra destinada a pasturas y cultivos en un determinado lugar depende de las condiciones del suelo, y áreas dominadas por pastizales naturales se encuentran confinadas a suelos inapropiados para la agricultura debido a que son suelos inundables, arenosos o salinos (León et al. 1984, Viglizzo et al. 2001, Baldi et al. 2006). Estos tipos de suelos dominan a lo largo de la franja costera del sudeste de la región Pampeana (Soriano et al. 1991), en donde extensos parches de pastizales altos se encuentran dominados por *Paspalum quadrifarium*, *Spartina densiflora* y *Cortaderia selloana* (Vervoort 1967). En las últimas décadas, la expansión de la agricultura ha reemplazado y degradado incluso estos pastizales marginales, especialmente los de *P. quadrifarium*, cuya distribución original ha sido drásticamente reducida (Herrera et al. 2005, 2009). Los pastizales de *C. selloana* aún se encuentran ampliamente distribuidos en la franja costera de la región pampeana (Block 2014), debido a que se desarrollan sobre suelos arenosos (Correa 1978), que limitan el desarrollo de la agricultura. Sin embargo, estos pastizales están siendo cada vez más amenazados por la forestación y el desarrollo urbano, los cuales se han

incrementado rápidamente en la región en las últimas décadas (Faggi et al. 2010, Faggi y Dadon 2011).

A pesar de la diversidad de estudios que han abordado diferentes aspectos de las aves de pastizal en el SESA (ver Azpiroz et al. 2012) no se han realizado estudios sistemáticos sobre el ensamble de aves asociado a los pastizales de *C. selloana*. Como ejemplo, Martínez (2001) mencionó que los pastizales de *C. selloana* y *Juncus acutus* tienen una gran riqueza relativa de especies debido a su complejidad estructural, y Cozzani y Zalba (2009) hallaron que los pastizales altos nativos, específicamente aquellos conformados por *P. quadrifarium* y *C. selloana*, son usados por algunas especies de aves de pastizal como hábitat para nidificar. Sin embargo, se carece de información detallada sobre la composición del ensamble de aves y sus cambios estacionales en este hábitat, a pesar de ser un ambiente altamente representativo a lo largo de la costa Pampeana. La riqueza de especies de aves en los pastizales altos de la Pampa depende fuertemente de la cobertura y altura del pastizal, características que son ambas requeridas tanto para alimentarse como para nidificar (Comparatore et al. 1996, Isacch y Martínez 2001, Isacch et al. 2004, Zalba y Cozzani 2004, Isacch y Cardoni 2011). Las condiciones relativamente buenas de preservación de vastas áreas de *C. selloana*, especialmente en dos grandes áreas protegidas, la Reserva Faro Querandí (5575 ha, Bilenca y Miñarro 2004) y la Reserva de Biosfera Mar Chiquita (26488 ha, Isacch 2008), resultan ideales para estudiar la importancia de estos pastizales para las aves en general y, especialmente para aquellas especies con algún grado de amenaza de conservación. El objetivo de este capítulo fue caracterizar el ensamble de aves de los pastizales de *C. selloana* en el sudeste de la región Pampeana, considerando la riqueza total de especies, la presencia de especies con interés de conservación, la variación

estacional en abundancia de individuos y riqueza de especies, la composición de los gremios tróficos y la fenología reproductiva.

2.3. MÉTODOS

2.3.1. Área de estudio

El estudio fue desarrollado en el sudeste de la región Pampeana (Cabrera 1976) cubriendo una franja costera de 180 km de largo y aproximadamente unos 920 km². El sitio de muestreo ubicado más al norte estuvo localizado en cercanías de Pinamar (37° 2' S, 56° 50' O), mientras que hacia el sur estuvo próximo a Mar del Sud (38° 19' S, 57° 56' O), ambas ciudades ubicadas en la provincia de Buenos Aires, Argentina (Fig. 1). La temperatura media anual es de 15 °C, con veranos más cálidos e inviernos más fríos (rango de temperatura media en enero: 21,5-23,5 °C, mientras en julio 7,5-9,5 °C) (Soriano et al. 1991). La precipitación media anual se ubica en el rango de los 800-1000 mm, con precipitaciones de mayor intensidad en verano (diciembre-marzo) y menor en invierno (junio-julio) (Martos et al. 2004). *Cortaderia selloana* es una especie abundante en el área de estudio, y crece formando densas matas de pasto alto. Esta especie es un pasto alto perenne nativo de la región Pampeana de Sudamérica, cuyas inflorescencias plumosas (i.e., espigas) alcanzan hasta los 2-3 m de altura hacia fines del verano (Correa 1978). El sistema de estudio está representado por parches de pastizal de diversos tamaños, desde aquellos relativamente grandes creciendo dentro de reservas naturales (i.e., Faro Querandí y Reserva de Biósfera Mar Chiquita), a parches pequeños inmersos en matrices de paisajes heterogéneas que incluyen áreas medanosas, suburbanas y agrícolas.

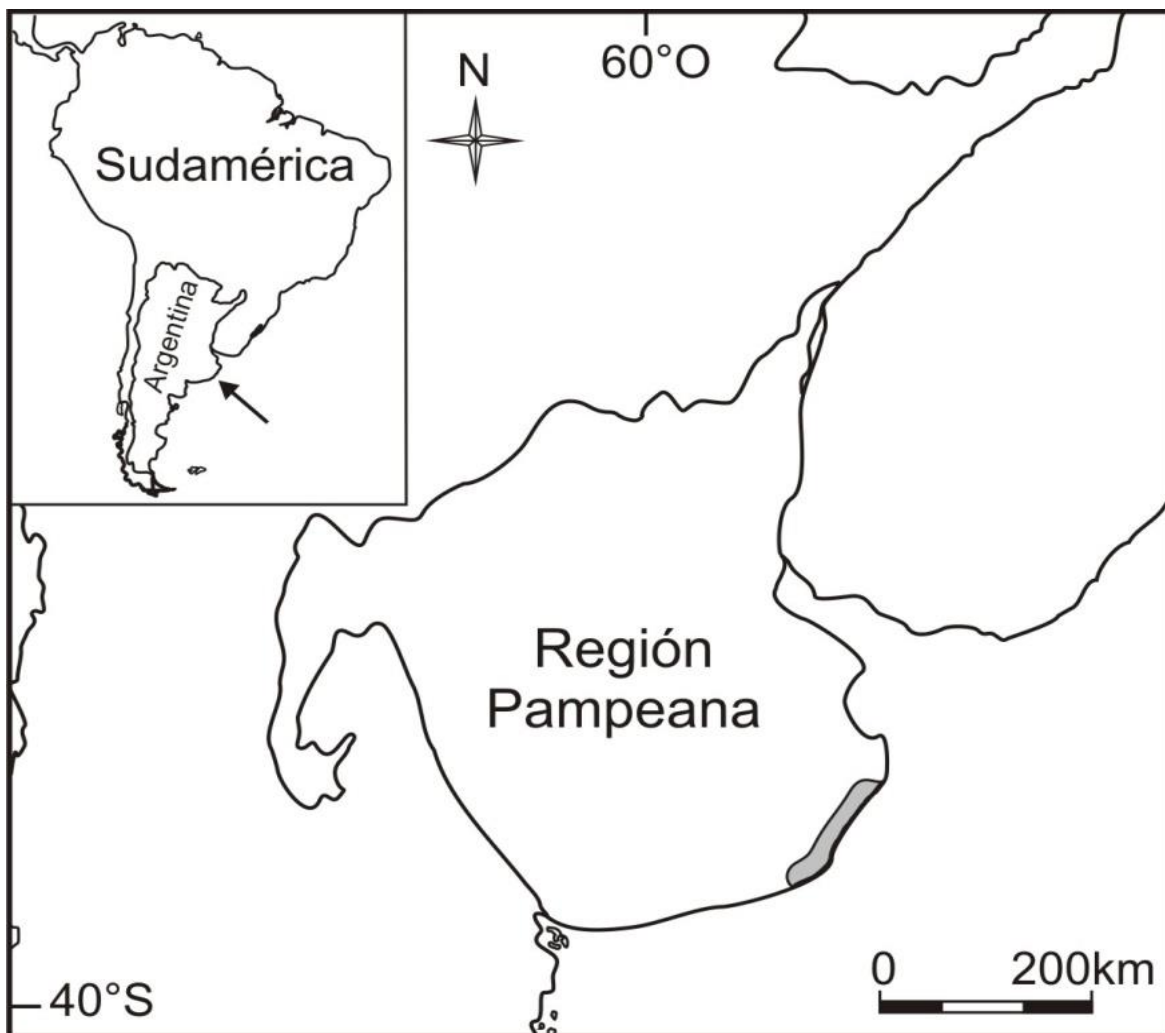


Figura 1. Región Pampeana con el área de estudio indicada en color gris.

2.3.2. Muestreo de aves y hallazgo de nidos

Se seleccionaron 39 parches de *C. selloana*, nueve de ellos localizados dentro de reservas naturales (Faro Querandí y Mar Chiquita), diez en zonas medanosas, diez en áreas suburbanas, y diez a lo largo de bordes de campos sobre banquinas de caminos secundarios sin pavimentar. El área de los parches varió entre 0,56 a 20 ha. Los parches no fueron quemados o pastoreados por al menos durante tres años previos al estudio. Se obtuvo conocimiento de la ausencia de dichos disturbios ya que la zona de estudio fue relevada con

anterioridad debido al desarrollo de proyectos de investigación previos que utilizaron las mismas zonas de estudio (Baladrón 2010, Cardoni 2011). La selección de parches tuvo como prioridad que los mismos estén distribuidos espacialmente en forma equitativa dentro del área de estudio, abarcar los rangos de variación de tamaño de los parches relictuales, y que estén representadas todas las situaciones de paisaje en donde se desarrollan actualmente los parches de *C. selloana*. Para caracterizar el ensamble de aves que utilizan los pastizales de *C. selloana* se distribuyeron en forma equitativa los muestreos desde octubre de 2010 a fines agosto de 2011 de modo de cubrir igualmente las estaciones. Los muestreos de primavera se realizaron desde el 22 de octubre al 7 de diciembre, los de verano desde el 10 de enero al 11 de febrero, los de otoño desde el 5 al 18 de junio, mientras los de invierno desde el 13 de julio al 17 de agosto. En cada parche, se censaron las aves a lo largo de 2 o 3 transectas, realizando un total de 116 transectas, las cuales fueron repetidas en cada estación por el mismo observador (Fig. 2). Las transectas fueron de 100 m de largo x 60 m de ancho, y espaciadas entre sí el menos unos 100 m, dentro de las cuales se censaron todas las aves vistas u oídas (Recher 1988). Las transectas fueron realizadas dentro de las cuatro horas posteriores a la salida del sol, y se evitó hacer censos con malas condiciones climáticas que puedan modificar la conducta de las aves. Las aves observadas buscando alimento en vuelo, o usando el pastizal pero fuera de la transecta o del período de muestreo también fueron registradas. Toda la información registrada fue posteriormente utilizada para describir la composición y estacionalidad del ensamble de aves del pastizal. Las especies fueron asignadas a tres categorías de estatus de residencia: residentes, visitantes estivales, y visitantes de invierno. Las especies de aves fueron también clasificadas en grandes gremios tróficos: herbívoras, nectívoras, carnívoras, insectívoras, granívoras, y omnívoras (granívoras-insectívoras), de acuerdo a los hábitos de alimentación para la

región de estudio. Información sobre el estatus migratorio y la dieta de las diferentes especies de aves en la región Pampeana fue obtenida de la literatura (ej., Canevari et al. 1991, Narosky y Di Giacomo 1993, Chesser 1994, Cueto y López de Casenave 2000). Para describir el ensamble de aves que nidifican en el pastizal se buscaron nidos durante dos temporadas reproductivas consecutivas (desde octubre de 2010 a enero de 2011, y desde octubre de 2011 a enero de 2012). La búsqueda de nidos fue realizada mediante caminatas al azar y observaciones comportamentales de los parentales (ver Winter et al. 2003) durante períodos de cinco horas, y cubriendo la mayor cantidad de parches posibles, dos veces por semana durante toda la temporada reproductiva. El esfuerzo de muestreo fue distribuido equitativamente a lo largo de la temporada reproductiva y entre ambos años. La búsqueda fue realizada por dos personas y recorrieron los mismos parches ocho veces a lo largo de la temporada reproductiva, donde previamente se realizaron las transectas de censos (Fig. 2). Aquellos nidos hallados por azar fuera de estos parches pero dentro de matas de *C. selloana* también fueron incorporados en la lista de especies que nidifican dentro de este pastizal.



Figura 2. Censo de aves (izquierda) y búsqueda de nidos (derecha) en pastizales de *Cortaderia selloana* en el sudeste de la región Pampeana.

2.3.3. Análisis de datos

Se realizó un análisis de varianza (ANOVAs; Zar 1999) para poner a prueba las hipótesis nulas de no diferencias en la riqueza de especies y densidad (número de individuos por hectárea) entre: i) las cuatro estaciones, y ii) los gremios tróficos en cada estación. Dado su abundancia y representatividad (ver resultados) sólo se seleccionaron tres gremios tróficos (insectívoro, granívoro, y omnívoro). Se realizaron comparaciones a posteriori mediante pruebas Tukey. Dado que los datos no se ajustaron a los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas los mismos fueron transformados mediante la raíz cuadrada (Zar 1999). El nivel de significancia para todas las pruebas estadísticas fue $P \leq 0,05$.

2.4. RESULTADOS

Se registraron un total de 54 especies pertenecientes a 23 familias utilizando los pastizales de *C. selloana* (Tabla 1). Tres de estas especies están categorizadas globalmente como amenazadas: la Monjita Dominicana (*Xolmis dominicanus*), el Burrito Negruzco (*Porzana spiloptera*), y la Loica Pampeana (*Sturnella defilippii*), y tres globalmente como cercanas a la amenaza: el Espartillero Enano (*Spartonoica maluroides*), Ñandú Común (*Rhea americana*) y el Espartillero Pampeano (*Asthenes hudsoni*) (BirdLife International 2014). Dentro del área de estudio, se identificó una pequeña área donde estas seis especies con interés de conservación fueron registradas. Esta área cubre una franja de aproximadamente unos 55 km de largo (37° 21' S, 57° 5' O; 37° 43' S, 57° 30' O), y se corresponde con los dos grandes parches de *C. selloana*, dentro de las reserva de Faro Querandí y la Reserva de Biosfera Mar Chiquita.

La frecuencia y abundancia de especies con interés de conservación fueron relativamente bajas, pero dado su estatus de conservación, se proveen detalles de sus registros. El 15 de julio se observó un grupo de 16 individuos de Loicas Pampeanas en campos con pasturas que en sus márgenes tuvieron *C. selloana*, y luego el 21 de julio otro grupo de 12 individuos en un campo sembrado con Sorgo (*Sorghum* sp.), que sobre la margen del campo también había parches de *C. selloana*. El 7 de noviembre se registró una pareja de Monjita Dominicana nidificando en pastizales mixtos dominados por *C. selloana* y *P. quadrifarium*, mientras que el 21 de junio dos individuos fueron registrados en el mismo sitio. Se observó que durante el verano el Espartillero Pampeano, el Burrito Negruzco y el Espartillero Enano utilizaron los pastizales de *C. selloana* que estuvieron rodeados por pastizales de *S. densiflora* en la parte superior de ambientes de marisma. El Espartillero Enano también fue registrado en invierno utilizando parches de *C. selloana* que bordeaban campos con pasturas. El Ñandú fue registrado a lo largo de todo el año en pastizales de *C. selloana*, e incluso se registró su nidificación en este pastizal en diciembre de 2011.

La riqueza de especies y número de individuos por hectárea difirió entre estaciones (ANOVA: $F_{3, 460} = 65,22$, $P < 0,001$; $F_{3, 460} = 86,43$, $P < 0,001$, respectivamente). En primavera la riqueza de especies y densidad de individuos fue mayor que en el resto de la estaciones (Tukey: $P < 0,001$ para todas las comparaciones entre primavera, y verano, otoño e invierno; Fig. 3). Durante otoño e invierno se observaron los valores más bajos de riqueza y densidad, y no se registraron diferencias entre ambas estaciones (Tukey: $P = 0,99$ y $P = 0,99$, respectivamente; Fig. 3).

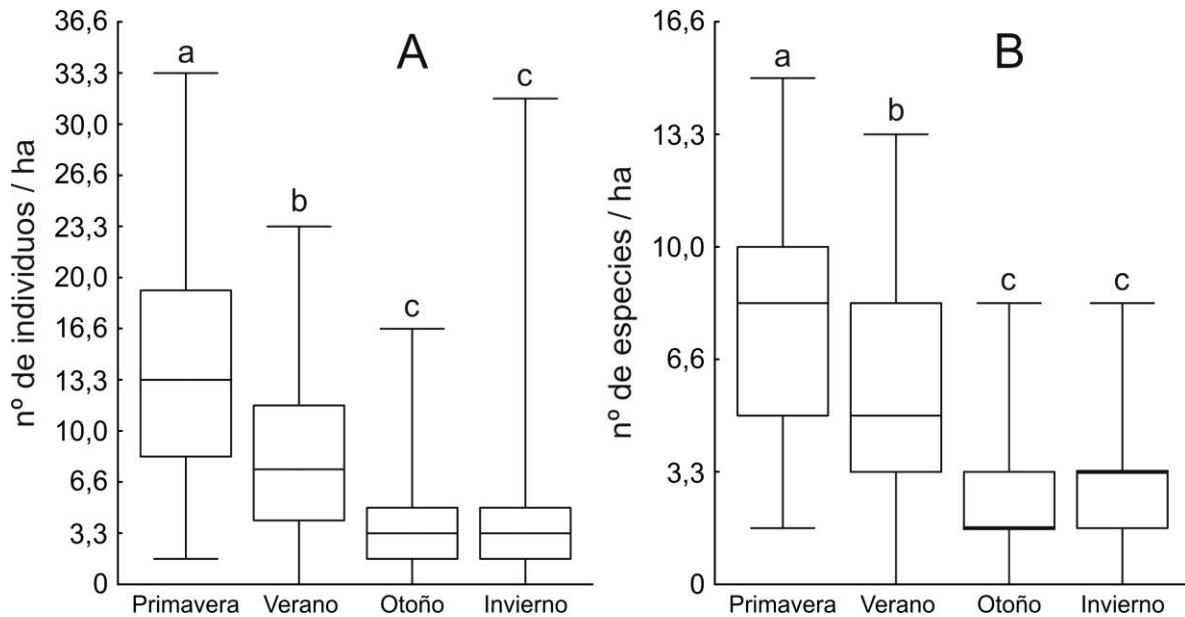


Figura 3. Cambios estacionales en el número de individuos (A) y especies (B) de aves observados por hectárea en pastizales de *Cortaderia selloana* en el sudeste de la región Pampeana. Los datos fueron obtenidos entre octubre de 2010 y agosto de 2011. Los límites de las cajas representan el 25° y 75° percentil, las líneas representan 1^{er} y 99° percentil, y las líneas dentro de las cajas representan las medianas. Las letras (a, b, c) indican diferencias significativas ($P < 0,05$).

El Pico de Plata (*Hymenops perspicillatus*) y el Misto (*Sicalis luteola*) fueron las especies de mayor abundancia durante la primavera (23% y 18%, respectivamente), mientras que el Verdón (*Embernagra platensis*) y el Misto fueron las más abundantes durante el verano (15% y 14%, respectivamente). El Verdón (23% y 21%), el Chingolo (*Zonotrichia capensis*) (17% y 16%) y el Curutié Ocráceo (*Cranioleuca sulphurifera*) (16% y 13%) fueron las especies más abundantes en otoño e invierno. En primavera el Pico de Plata fue la especie observada con mayor frecuencia, mientras que el Verdón lo fue durante el resto del año (Tabla 1).

El Pico de Plata, el Doradito Común (*Pseudocolopteryx flaviventris*), el Espartillero enano, y el Corbatita Común (*Sporophila caerulescens*) fueron las cuatro especies que

mostraron una marcada estacionalidad, con una fuerte presencia durante la primavera y verano, y ocasionales o ausentes durante el resto del año (Tabla 1).

2.4.1. Gremios tróficos

Los gremios tróficos de mayor representación fueron el insectívoro, granívoro y omnívoro. Se registraron diferencias significativas en la densidad de individuos entre gremios tróficos en todas las estaciones (ANOVA: primavera: $F_{2, 345} = 38,73$, $P < 0,001$; verano: $F_{2, 345} = 12,09$, $P < 0,001$; otoño: $F_{2, 345} = 3,39$, $P = 0,034$; e invierno: $F_{2, 345} = 10,54$, $P < 0,001$; Fig. 4). Comparaciones a posteriori de Tukey revelaron que durante la primavera hubo diferencias entre los tres gremios tróficos con una mayor densidad de insectívoros, seguido por granívoros, y omnívoros ($P < 0,001$ para todas las comparaciones). En verano e invierno el gremio insectívoro también fue el de mayor densidad, mientras que entre el granívoro y el omnívoro no hubo diferencias ($P < 0,01$ para comparaciones entre granívoro/omnívoro e insectívoro, y comparaciones entre granívoro y omnívoro en verano: ($P = 0,37$), y otoño: ($P = 0,57$)). En otoño sólo hubo mayor densidad de insectívoros que de granívoros ($P = 0,02$), no así de insectívoros que de omnívoros ($P = 0,28$) y de granívoros que de omnívoros ($P = 0,51$) (Fig. 4).

Las especies insectívoras de mayor abundancia fueron el Pico de Plata, el Pecho Amarillo (*Pseudoleistes virescens*), y el Curutié Ocráceo alcanzando el 60% de todos los individuos censados en dicho gremio. El Misto y el Chingolo representaron el 82% de los individuos del gremio granívoro, mientras que el Verdón fue la especie omnívora de mayor abundancia, representando el 70% de los individuos de este gremio.

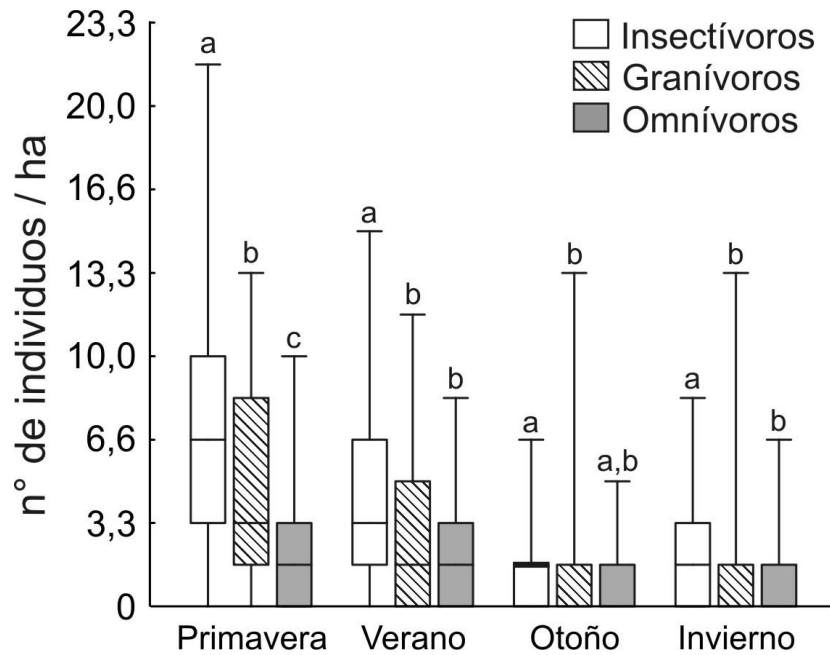


Figura 4. Variación estacional del número de individuos observados por hectárea pertenecientes a diferentes gremios tróficos. Los muestreos de aves en pastizales de *Cortaderia selloana* del sudeste de la región Pampeana, fueron realizados entre octubre de 2010 y agosto de 2011. Los límites de las cajas representan el 25º y 75º percentil, las líneas representan 1º y 99º percentil, y las líneas dentro de las cajas representan las medianas. Las letras (a, b, c) indican diferencias significativas ($P < 0,05$).

2.4.2. Nidificación

A lo largo de dos temporadas reproductivas, se hallaron un total de 233 nidos (215 con huevos y 18 con pichones). Los nidos pertenecieron a 21 especies, cuatro de ellas de interés de conservación (Tabla 1). La primera evidencia de construcción de nidos fue el 16 de septiembre de 2010, y la última evidencia de actividad fue un nido hallado en etapa de puesta de huevos el 27 de enero de 2012. El pico de actividad reproductiva ocurrió durante noviembre, cuando la mayoría de los nidos se encontraban en etapa de incubación (Fig. 5). Seis especies sufrieron parasitismo de cría por parte del Tordo Renegrido (*Molothrus bonariensis*), con un total de 28 nidos parasitados. El mayor número de nidos parasitados ($n = 20$) correspondió al Pecho Amarillo (ver Tabla 1).

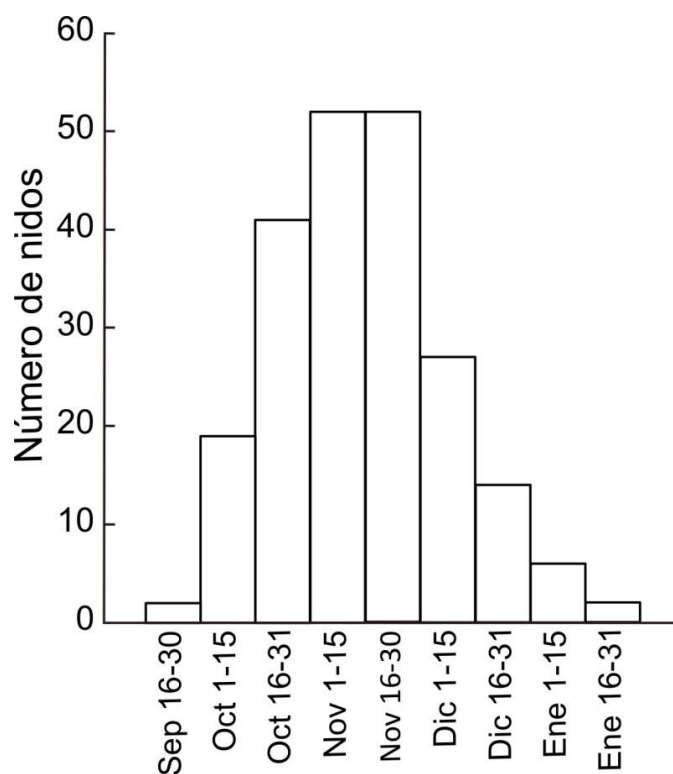


Figura 5. Número de nidos hallados en etapa de incubación, en base a 215 nidos hallados durante las temporadas reproductivas 2010-2011 y 2011-2012 en pastizales de *Cortaderia selloana* en el sudeste de la región Pampeana.

2.5. DISCUSIÓN

Este trabajo representa el primer estudio con el objetivo de caracterizar el ensamble de aves que habitan en los pastizales de *C. selloana* del sudeste de la región Pampeana. Se encontró que este pastizal soporta una elevada riqueza relativa de especies (54 especie) comparando con otros pastizales de la región e incluyo considerando mayores áreas de muestreo. Por ejemplo, 37 especies fueron registradas en pastizales altos de *P. quadrifarium* en la subregión Pampa Húmeda (Comparatore et al. 1996, Isacch y Martínez 2001), 22 especies en pastizales semiáridos en la subregión Pampa Interior Occidental (Isacch et al. 2003), 40 especies pastizales sometidos a diferentes regímenes de pastoreo en la subregión Pampa Austral (Zalba y Cozzani 2004), 38 especies en pastizales naturales

bajo diferentes tipos de pastoreo en los Campos del Norte de Uruguay (Azpiroz y Blake 2009), 33 especies en pastizales de *S. densiflora* en la Bahía Samborombón (Isacch y Cardoni 2011) y 30 especies en pastizales maduros de *Juncus acutus* y *S. densiflora* en la laguna costera de Mar Chiquita (Isacch et al. 2004). Ampliando el área de muestreo, Codesido et al. (2012) registraron 45 especies en pastizales, mientras un valor similar fue hallado por Isacch et al. (2014), los cuales registraron 51 especies sumando las especies de tres marismas (Bahía Samborombón, Mar Chiquita y Bahía Blanca) y sus ambientes circundantes.

La estructura del pastizal (ej., altura y cobertura de pasto alto) tiene una relación directa con la comunidad de aves del pastizal pampeano (Isacch y Martínez 2001, Isacch et al. 2004, Isacch y Cardoni 2011). Un incremento en la complejidad estructural del pastizal está a menudo correlacionada con el número de especies (Vickery et al. 2001, Cardoni et al. 2011), y la riqueza y abundancia de aves especialistas del pastizal observadas en los pastizales de *C. selloana* pueden deberse a las características intrínsecas de este pastizal, en el cual sus matas pueden alcanzar una altura promedio de 1,2 m, incluso superando los 2 m cuando las espigas surgen hacia fines del verano (Correa 1978), creando una complejidad estructural adicional al pastizal. Además de la elevada riqueza relativa de especies de aves registradas en los pastizales de *C. selloana*, también se destaca por el número de especies con un preocupante estatus de conservación. El hecho de que además todas las especies de interés de conservación fueran registradas en un área relativamente pequeña enfatiza aún más la importancia de esta región y ambiente.

La Loica Pampeana es una de las especies de aves del pastizal pampeano que ha sido más afectada por los cambios en el hábitat, principalmente debido al reemplazo de los pastizales nativos por cultivos y pasturas (Tubaro y Gabelli 1999). No existen registros

previos en el área de muestreo (Narosky y Di Giacomo 1993), y la fecha en la cual los dos grupos fueron observados sugiere que estos individuos se hallaban pasando el invierno o desplazándose desde las áreas de invernada, ubicadas más al norte, hacia las áreas reproductivas en el sudoeste de la provincia de Buenos Aires (Cozzani et al. 2004). Esta especie también fue observada utilizando los pequeños parches de *C. selloana* en una matriz de agroecosistemas (M.G. Pretelli, obs. pers.), resaltando el rol de los pequeños fragmentos de hábitat como refugio durante sus desplazamientos estacionales. La Monjita Dominicana fue otra especie amenazada que utilizó pastizales altos de *C. selloana*, incluso registrándose su nidificación. Los parches de *C. selloana* rodeadas de pasto corto proveyeron hábitat adecuado para el Espartillero Pampeano y el Ñandú Común, en concordancia con observaciones de que ambas especies requieren de matas de pasto alto inmersas en una matriz de pasto corto para alimentarse y nidificar (Isacch y Martínez 2001, Fernández y Reboreda 2002, Isacch y Cardoni 2011). El Espartillero Enano fue hallado en el área de estudio, sin embargo es una especie típica de pastizales altos halófilos de *S. densiflora* (Isacch et al. 2004, Cardoni et al. 2012), lo que sugiere que los pastizales de *C. selloana* son un hábitat reproductivo alternativo para esta especie. En definitiva, el hecho de que diferentes especies con problemas de conservación utilicen los pastizales de *C. selloana* muestran la importancia de estos, ya sea como grandes extensiones o como pequeños parches.

La mayor abundancia y riqueza de aves durante los meses más cálidos coincide con los patrones previos registrados para otros ensambles de aves de pastizal en la región (Isacch y Martínez 2001, Isacch et al. 2003, Codesido et al. 2008, Azpiroz y Blake 2009, Isacch y Cardoni 2011). Este patrón podría ser explicado, al menos en parte, por el arribo de migrantes estivales (ej., Pico de plata y Doradito Común), y por el incremento en

abundancia de especies residentes que usan el pastizal alto para nidificar (ej., Pecho Amarillo y Misto) (Isacch y Martínez 2001, Cozzani y Zalba 2009). Del mismo modo, los insectos, una de las principales fuente de alimento de muchas de las especies de aves de pastizal, son más abundantes en primavera y verano (Isacch et al. 2005, Canepuccia et al. 2009).

Las especies más abundantes durante todo el año fueron el Verdón, el Misto, el Pico de Plata, y el Chingolo. Las dos primeras especies son abundantes en toda la región (Comparatore et al. 1996, Isacch y Martínez 2001, Isacch et al. 2004). Otras especies, como el Pico de Plata y el Pecho Amarillo, abundantes durante la primavera, han declinado debido a los cambios en el uso de la tierra, especialmente a causa de la intensificación de la actividad agrícola y la consecuente pérdida de los pastizales nativos (Filloy y Bellocq 2007, Codesido et al. 2011).

2.5.1. *Gremios tróficos y nidificación*

Las aves insectívoras fueron el gremio trófico de mayor abundancia durante todo el año, especialmente durante la primavera cuando los insectos están más activos, seguido en menor proporción por los granívoros y omnívoros. Las matas de *C. selloana* son habitadas por una amplia variedad de insectos (Farina y Cicchino 2011), y las aves insectívoras (ej., tiránidos, furnáridos y troglodítidos) usan diferentes estrategias de alimentación para depredar sobre ellos.

Con respecto a la nidificación, los pastizales de *C. selloana* son utilizados por una gran diversidad de especies nidificantes, que incluyen unas 21 especies haciendo un uso directo de las matas. La duración de la temporada reproductiva (~135 días, con pico de actividad en noviembre) fue similar a la reportada en otros pastizales nativos de la región

(Cozzani y Zalba 2009). En particular, al comparar la incidencia observada de parasitismo de cría con los pastizales muestreados por Cozzani y Zalba (2009) se registró, considerando sólo las especies que fueron parasitadas en ambos sitios (i.e., Pecho Amarillo, Misto, y Chingolo) un mayor parasitismo en este estudio (26% vs. 15%). El parasitismo de cría es usualmente mayor en ambientes fragmentados (Johnson y Temple 1990, Vander Haegen 2007), lo que puede explicar al menos parcialmente las diferencias observadas entre ambos sitios. Sin embargo, el área descrita por Cozzani y Zalba (2009) a pesar de ser una reserva incluye pequeños manchones de Paja Colorada y Cortadera en una matriz de gramíneas bajas sometidas a altos niveles de pastoreo por caballos cimarrones, por lo que no parecería, al menos funcionalmente, menos “fragmentada” que el área de estudio de esta tesis. Debido a ello surgen explicaciones alternativas como la presencia de ganado vacuno, ya que en el área de estudio donde se desarrolló este trabajo cuenta con campos de pastoreo dedicados a la ganadería, cuya actividad fomenta la presencia del Tordo Renegrado en el paisaje y aumenta la tasa de parasitismo de cría (Goguen y Mathews 2000, Patten et al. 2006). Además, los muestreos se realizaron en cercanía de rutas y caminos rurales, característica que facilita a los tordos la búsqueda y hallazgo de los nidos (Brittingham y Temple 1983, Svagelj et al. 2009).

2.5.2. *Implicancias de conservación*

Los pastizales de *C. selloana* en el sudeste de la región Pampeana representan uno de los últimos remanentes de pastizales altos nativos (Bilenca y Miñarro 2004). Estos comprenden un hábitat crítico para las aves pampeanas de pastizal, dado que se destaca por la alta abundancia y riqueza de especies de aves, que incluyen unas 38 especies de aves de pastizal (~34% de las aves del SESA, Azpiroz et al. 2012) con al menos 18 especies que

nidifican dentro del pastizal; tres especies globalmente amenazadas, y otras tres cercanas a la amenaza (BirdLife International 2014) (~27% de las aves amenazadas del SESA). La complejidad estructural de las matas de *C. selloana* ofrece refugio y sitios para alimentarse y nidificar.

Resulta importante también destacar que los pastizales de *C. selloana* en el futuro podrían estar amenazados no solo por el avance de la agricultura sino también por la expansión de los centros turísticos y la consecuente introducción de especies de plantas invasoras exóticas (ej., *Pinus* spp. y *Acacia melanoxylon*), las cuales podrían incrementar el disturbio, la pérdida y fragmentación del hábitat, beneficiando a especies de aves generalistas y perjudicando en definitiva a las aves especialistas del pastizal (Faggi et al. 2010). La alta riqueza relativa de especies de aves, entre ellas especies de interés para la conservación, registrada en pastizales de *C. selloana*, deberían ser tenidas en cuenta a la hora de establecer prioridades de conservación en la región pampeana, ya sea en la implementación de nuevas reservas, la protección de las existentes, o en el manejo de pastizales en áreas productivas.

2.6. TABLAS

Tabla 1. Densidad (ind/ha), frecuencia (porcentaje de transectas en las cuales la especie fue registrada; entre paréntesis), estatus de residencia (ER), gremio trófico (GT) y nidos activos totales (parasitados por *Molothrus bonariensis*; entre paréntesis), y tamaño medio de puesta (SD, número de nidos hallados durante el período de incubación; entre paréntesis) de especies de aves registradas en pastizales de *Cortaderia selloana* en el sudeste de la región Pampeana.

Familia/especie	Primavera	Verano	Otoño	Invierno	ER^a	GT^b	Nidos	Tamaño de Puesta
Accipitridae								
Gavilán Ceniciento								
<i>Circus cinereus</i>	+	+	—	—	Rp	C	—	—
Gavilán Planeador								
<i>Circus buffoni</i>	+	+	+	+	Rp	C	—	—
Aguilucho Común								
<i>Geranoaetus polyosoma</i>	—	—	—	+	Vi	C	—	—
Anatidae								
Pato Maicero								
<i>Anas georgica</i>	+	—	—	—	Rp	H	3	6,3 (1,5;3)
Charadriidae								
Tero Común								
<i>Vanellus chilensis</i>	+	+	+	+	Rp	I	—	—
Columbidae								
Torcaza								
<i>Zenaida auriculata</i>	0,09 (5,2)	0,03 (3,4)	0,02 (1,7)	0,04 (3,4)	Rp	G	13	1,54 (0,5;11)

Familia/especie	Primavera	Verano	Otoño	Invierno	ER ^a	GT ^b	Nidos	Tamaño de Puesta
Cuculidae								
Pirincho	—	—	<0,01 (0,9)	—	Rp	O	—	—
<i>Guira guira</i>	—	—	<0,01 (0,9)	—	Rp	O	—	—
Thraupidae								
Sietevestidos	0,08 (5,2)	0,04 (4,3)	0,01 (1,7)	<0,01 (0,9)	Rp	O	1	2
<i>Poospiza nigrorufa</i>	0,08 (5,2)	0,04 (4,3)	0,01 (1,7)	<0,01 (0,9)	Rp	O	1	2
Corbatita Común	+	0,17 (13,0)	—	—	Re	G	—	—
<i>Sporophila caerulescens</i>	+	0,17 (13,0)	—	—	Re	G	—	—
Misto	1,63 (53,4)	0,70 (29,3)	0,06 (3,4)	0,12 (4,3)	Rp	G	13 (3)	3,4 (1,1;13)
<i>Sicalis luteola</i>	1,63 (53,4)	0,70 (29,3)	0,06 (3,4)	0,12 (4,3)	Rp	G	13 (3)	3,4 (1,1;13)
Verdón	0,87 (55,1)	0,76 (50,8)	0,50 (39,6)	0,52 (37,0)	Rp	O	3 (2)	2,3 (0,57;3)
<i>Embernagra platensis</i>	0,87 (55,1)	0,76 (50,8)	0,50 (39,6)	0,52 (37,0)	Rp	O	3 (2)	2,3 (0,57;3)
Cachilo Canela	0,05 (4,3)	0,24 (7,7)	0,11 (5,2)	0,02 (1,7)	Rp	G	1	2
<i>Donacospiza albifrons</i>	0,05 (4,3)	0,24 (7,7)	0,11 (5,2)	0,02 (1,7)	Rp	G	1	2
Emberizidae								
Chingolo	1,08 (60,3)	0,50 (34,5)	0,38 (25,8)	0,40 (22,4)	Rp	G	3 (1)	3,5 (2,1;2)
<i>Zonotrichia capensis</i>	1,08 (60,3)	0,50 (34,5)	0,38 (25,8)	0,40 (22,4)	Rp	G	3 (1)	3,5 (2,1;2)
Falconidae								
Chimango	0,02 (0,09)	+	+	+	Rp	C-I	1	2
<i>Milvago chimango</i>	0,02 (0,09)	+	+	+	Rp	C-I	1	2
Carancho	+	+	+	+	Rp	C	—	—
<i>Caracara plancus</i>	+	+	+	+	Rp	C	—	—
Fringillidae								
Cardelino	+	—	—	—	Rp	G	—	—
<i>Carduelis carduelis</i>	+	—	—	—	Rp	G	—	—
Cabecitanegra	0,05 (2,6)	0,06 (2,6)	0,05 (0,9)	0,07 (2,6)	Rp	G	—	—
<i>Sporagra magellanica</i>	0,05 (2,6)	0,06 (2,6)	0,05 (0,9)	0,07 (2,6)	Rp	G	—	—

Familia/especie	Primavera	Verano	Otoño	Invierno	ER ^a	GT ^b	Nidos	Tamaño de Puesta
Furnariidae								
Remolinerá Común	—	—	<0,01 (0,9)	<0,01 (0,9)	Vi	I	—	—
<i>Cinclodes fuscus</i>								
Espartillero Enano	<0,01 (0,9)	0,09 (5,2)	—	0,02 (0,9)	Re	I	3	3 (0;2)
<i>Spartonoica maluroides*</i> (VU/CA)								
Leñatero	—	0,02 (1,7)	—	—	Rp	I	—	—
<i>Anumbius annumbi</i>								
Espinero Pecho Manchado	0,12 (9,4)	0,18 (14,0)	0,08 (8,6)	0,14 (11,2)	Rp	I	15	4,2 (1,5;5)
<i>Phacellodomus striaticollis</i>								
Espartillero Pampeano	<0,01 (0,9)	—	—	—	Rp	I	1	—
<i>Asthenes hudsoni*</i> (VU/CA)								
Hornero	0,02 (0,9)	<0,01 (0,9)	—	—	Rp	I	—	—
<i>Furnarius rufus</i>								
Curutí Ocráceo	0,19 (15,5)	0,35 (22,4)	0,35 (26,7)	0,32 (25,0)	Rp	I	2	2 (0;2)
<i>Cranioleuca sulphurifera</i>								
Hirundinidae								
Golondrina Tijerita	+	+	—	—	Re	I	—	—
<i>Hirundo rustica</i>								
Golondrina Ceja Blanca	+	+	—	—	Re	I	—	—
<i>Tachycineta leucorrhoa</i>								
Icteridae								
Tordo Músico	0,02(1,7)	+	+	+	Rp	O	—	—
<i>Agelaioides badius</i>								
Pecho Amarillo	0,95 (38,8)	0,04 (2,6)	0,14 (6,0)	0,10 (1,7)	Rp	I	75 (20)	3 (1,34;47)
<i>Pseudoleistes virescens</i>								
Loica Común	0,12 (6,9)	0,05 (3,4)	0,12 (5,2)	<0,01 (0,9)	Rp	O	—	—
<i>Sturnella loyca</i>								
Loica Pampeana	—	—	—	0,05 (1,7)	Vi	O	—	—
<i>Sturnella defilippii*</i> (EN/VU)								

Familia/especie	Primavera	Verano	Otoño	Invierno	ER ^a	GT ^b	Nidos	Tamaño de Puesta
Federal								
<i>Amblyramphus holosericeus</i>	+	+	+	+	Rp	I	—	—
Tordo Renegrido								
<i>Molothrus bonariensis</i>	0,17 (7,7)	0,14 (6,0)	0,04 (2,6)	<0,01 (0,9)	Rp	O	28	1,48 (0,6;27)
Pecho Colorado								
<i>Sturnella superciliaris</i>	+	+	—	+	Rp	I	—	—
Varillero Ala Amarilla								
<i>Agelasticus thilius</i>	0,07 (5,2)	0,06 (3,4)	—	0,02 (1,7)	Rp	I	1 (1)	4 (0;1)
Mimidae								
Calandria Grande								
<i>Mimus saturninus</i>	0,02 (1,7)	—	—	—	Rp	I	—	—
Motacillidae								
Cachiría Común								
<i>Anthus correndera</i>	0,35 (25,0)	0,19 (15,5)	0,08 (5,2)	0,15 (13,0)	Rp	I	2	3 (0;2)
Passeridae								
Gorrión								
<i>Passer domesticus</i>	—	0,02 (0,9)	—	—	Rp	O	—	—
Rallidae								
Burrito Negruzco								
<i>Porzana spiloptera*</i> (VU/VU)	—	<0,01 (0,1)	—	—	Rp	I	—	—
Rheidae								
Nandú Común								
<i>Rhea americana*</i> (A/CA)	+	+	+	+	Rp	H	I	11
Strigidae								
Lechucita Vizcachera								
<i>Athene cunicularia</i>	+	+	+	+	Rp	C-I	—	—
Lechuzón de Campo								
<i>Asio flammeus</i>	+	—	—	—	Rp	C	—	—

Familia/especie	Primavera	Verano	Otoño	Invierno	ER ^a	GT ^b	Nidos	Tamaño de Puesta
Tinamidae								
Colorada								
<i>Rhynchotus rufescens</i>	0,13 (13,0)	0,02 (2,6)	—	0,02 (2,6)	Rp	O	—	—
Inambú Común								
<i>Nothura maculosa</i>	0,04 (4,3)	0,03 (3,4)	<0,01 (0,9)	<0,01 (0,9)	Rp	O	—	—
Trochilidae								
Picaflor Común								
<i>Chlorostilbon aureoventris</i>	—	0,02 (0,09)	—	—	Re	N	—	—
Picaflor Garganta Blanca								
<i>Leucochloris albicollis</i>	—	0,02 (1,7)	—	—	Rp	N	—	—
Troglodytidae								
Ratona Común								
<i>Troglodytes aedon</i>	0,07 (6,0)	0,21 (18,1)	0,20 (19,8)	0,22 (20,7)	Rp	I	—	—
Ratona Aperdizada								
<i>Cistothorus platensis</i>	0,17 (15,5)	0,23 (17,2)	0,07 (6,9)	0,09 (8,6)	Rp	I	1	5
Tyrannidae								
Monjita Dominicana								
<i>Xolmis dominicanus*</i> (EN/VU)	+	—	—	+	Rp	I	1	3
Tijereta								
<i>Tyrannus savana</i>	0,02 (1,7)	0,04 (1,7)	—	—	Re	I	—	—
Benteveo Común								
<i>Pitangus sulphuratus</i>	0,02 (0,9)	0,02 (1,7)	0,03 (3,4)	0,02 (0,9)	Rp	O	—	—
Pico de Plata								
<i>Hymenops perspicillatus</i>	2,00 (82,7)	0,55 (34,5)	<0,01 (0,9)	0,04 (4,3)	Re	I	89 (1)	2,1 (0,4;69)
Suirirí Real								
<i>Tyrannus melancholicus</i>	—	<0,01 (0,9)	—	—	Re	I	—	—
Dorado Común								
<i>Pseudocolaptes flaviventris</i>	0,23 (16,3)	0,27 (23,3)	—	—	Re	I	4	2 (0;3)

Familia/especie	Primavera	Verano	Otoño	Invierno	ER ^a	GT ^b	Nidos	Tamaño de Puesta
Tytonidae								
Lechuza de Campanario								
<i>Tyto alba</i>	+	—	—	—	Rp	C	—	—
Especies totales	44	43	28	34				

^aEstatus de residencia: residente permanente, Rp; residente estival, Re; visitante invernal, Vi.

^bGremios tróficos: C = carnívoros, G = granívoros, H = herbívoros; I = insectívoros; N = neotrófico; O = omnívoro.

* Especies consideradas bajo amenaza (López-Lanús et al. 2008/BirdLife International 2014). EN: En peligro, VU: Vulnerable, CA: Cercana a la amenaza, y A: Amenazada.

+ Especies que fueron registradas buscando alimento en vuelo, o haciendo uso del pastizal fuera de las transectas o del período de muestreo.

CAPÍTULO III

EFFECTO DEL TAMAÑO Y PROPORCIÓN DE BORDE DE PARQUES DE PASTIZAL, Y DE LA MATRIZ DE PAISAJE SOBRE LA ABUNDANCIA Y RIQUEZA DE AVES EN EL SUDESTE DE LA REGIÓN PAMPEANA



EFFECTO DEL TAMAÑO Y PROPORCIÓN DE BORDE DE PARCHES DE PASTIZAL, Y DE LA MATRIZ DE PAISAJE SOBRE LA ABUNDANCIA Y RIQUEZA DE AVES EN EL SUDESTE DE LA REGIÓN PAMPEANA

3.1. RESUMEN

El avance de la frontera agrícola y el desarrollo urbano son las principales fuentes de pérdida y fragmentación de los pastizales a nivel mundial. Estas actividades generan parches de hábitat nativo inmersos en una nueva matriz de paisaje. Como consecuencia de esto, los organismos que sufren los procesos de fragmentación, generalmente muestran disminuciones de abundancia, y cambia la identidad del ensamble. Sin embargo, la aptitud de los parches puede no solo depender de sus características intrínsecas (ej., tamaño y forma), sino también de la matriz de paisaje, y de los requerimientos de hábitat de cada especie. El ambiente original de la región Pampeana ha sido altamente transformado, y actualmente los pastizales nativos se encuentran mayormente como pequeños fragmentos inmersos en distintas matrices de usos del suelo. Sin embargo, se desconoce cómo responden las aves al tamaño y proporción de borde de los parches de pastizal, y a la matriz de paisaje. Debido a ello, se evaluaron conjuntamente dichos efectos, y también la estacionalidad, sobre la abundancia y riqueza de aves, de modo de poder establecer la respuesta de las aves, que poseen distintos requerimientos de hábitat, a los efectos simples, y evaluar las interacciones que posiblemente potencien sus efectos. Además, específicamente en primavera se evaluó el efecto del tamaño y proporción de borde, independientemente de la matriz, incorporando pastizales sin fragmentar como control. Se realizaron censos estacionales de aves en el sudeste de la región Pampeana en parches de pastizal de *Cortaderia selloana* pequeños con alta proporción de borde (PP-APB) y grandes con baja proporción de borde (PG-BPB), e inmersos en cuatro matrices de paisaje (agrícola, forestal, médano y urbana), y en primavera en un pastizal sin fragmentar. Se halló que PP-APB poseen menor abundancia de individuos, y riqueza de especies de aves de pastizal (aunque esta última dependiendo de la matriz), un fuerte rechazo a la forestación, y una marcada estacionalidad. Las aves oportunistas del pastizal sólo sufrieron un efecto de la matriz durante el invierno, y de la estacionalidad en la matriz de médano. Los resultados permiten predecir cómo grupos de aves con diferentes requerimientos de hábitat, pueden variar su abundancia y riqueza como consecuencia del tamaño y proporción de borde de los parches de pastizal y del uso de la tierra derivado de su reemplazo.

3.2. INTRODUCCIÓN

La expansión de la frontera agrícola y el desarrollo urbano son las principales fuentes de pérdida de hábitats en todo el mundo, provocando un incremento en la fragmentación de los ambientes nativos (Andrén 1994). Una de las principales consecuencias del proceso de fragmentación es que se generan parches de diferentes formas y tamaños, y en general la abundancia de los organismos y la riqueza de especies tienden a disminuir con el tamaño de área de los parches remanentes (Andrén 1994, Fahrig 2003). Sin embargo, la respuesta de las especies a la fragmentación no siempre es uniforme, debido a que los parches relictuales pueden cambiar su aptitud en función del paisaje que los rodea (Andrén 1994). El nuevo hábitat en donde quedan insertos los fragmentos remanentes de hábitat original se denomina matriz, y se caracteriza por ser el elemento de paisaje de mayor extensión o dominancia (Forman 1995). Debido a su grado de conexión y su mayor representación, la matriz de paisaje cobra relevancia y puede influir en el funcionamiento de los ecosistemas (Forman 1995). En consecuencia, la matriz es un elemento a considerar por su potencial efecto sobre los organismos y procesos ecológicos que ocurren dentro y entre los fragmentos (Ricketts 2001, Kupfer et al. 2006, Prevedello y Vieira 2010). Por otro lado, las características de historia de vida (Hansen y Urban 1992), y los requerimientos ecológicos de las especies que usan los ambientes fragmentados pueden aumentar o atenuar los efectos de la fragmentación dada la habilidad de éstas para usar el nuevo paisaje que rodea los parches como hábitat alternativo o secundario (ej., Sieving et al. 1996, Sisk et al. 1997, Umetsu y Pardini 2006, Hodgson et al. 2007).

Las aves han sido el grupo de vertebrados más utilizado como modelo de una diversidad de estudios que intentaron evaluar el efecto de la matriz de paisaje sobre la biodiversidad en ambientes fragmentados (ver Prevedello y Vieira 2010). La mayor parte

del conocimiento proviene de ambientes de bosques cuyos parches remanentes han quedado rodeados por distintas matrices como urbanizaciones (ej., Dunford y Freemark 2004, Hodgson et al. 2007), plantaciones exóticas (ej., Estades y Temple 1999, Wethered y Lawes 2003, Tubelis et al. 2007), pastizales (ej., Sisk et al. 1997, Wethered y Lawes 2003), arbustales (ej., Sieving et al. 1996, Sisk et al. 1997), campos agrícolas (ej., Åberg et al. 1995, Sieving et al. 1996, Dunford y Freemark 2004), bosques con manejo (ej., Åberg et al. 1995, Brotons et al. 2003) e incluso rodeados por cuerpos de agua (ej., Brotons et al. 2003).

Los resultados de estos estudios muestran que el tipo de matriz puede controlar la naturaleza y magnitud del efecto borde (ej., Hodgson et al. 2007), ya que ciertas especies de aves pueden utilizar matrices de bajo contraste estructural como hábitat alternativo (Sisk et al. 1997, Harvey et al. 2006), o por el contrario, un alto contraste puede aumentar el efecto del aislamiento del parche (Åberg et al. 1995, Marzluff y Ewing 2001). En última instancia, la diferencia entre el parche y la matriz se verá reflejada en una conectividad diferencial entre parches remanentes (Sieving et al. 1996, Renjifo 2001, Castellón y Sieving 2006), que puede manifestarse con una disminución de la densidad de especies especialistas (Brotons et al. 2003), o riqueza de especies cuando parches de similar tamaño quedan rodeados por matrices de alto contraste estructural (Wethered y Lawes 2003, Watson et al. 2005).

Al igual que ha ocurrido con otros biomas, la pérdida y fragmentación de los pastizales naturales son una de las principales causas de la declinación de poblaciones de aves (Vickery et al. 1999), ya que ciertas especies muestran sensibilidad al tamaño de parches remanentes y no encuentran sus requerimientos ecológicos en los ambientes de reemplazo (Herkert 1994, Vickery et al. 1994). Debido a ello, la ocurrencia o abundancia de algunas especies de aves de pastizal en general suele ser mayor en parches de mayor tamaño (Herkert 1994, Vickery et al. 1994, Winter y Faaborg 1999, Johnson e Igl 2001,

Davis 2004, Winter et al. 2006). Sin embargo, la sensibilidad al área no siempre es uniforme (ver Johnson e Igl 2001, Horn y Koford 2006), y esto ha sido atribuido en parte a que la matriz de paisaje que rodea un parche de pastizal puede influenciar el efecto del tamaño de los parches y modificar la densidad y abundancia relativa de aves de pastizal (Coppedge et al. 2001, Ribic y Sample 2001, Bakker et al. 2002, Horn y Koford 2006, Renfrew y Ribic 2008). Por ejemplo, la probabilidad de que un parche de pastizal sea ocupado (Horn y Koford 2006) o exista una mayor densidad de aves de pastizal (Ribic y Sample 2001) suele depender de una mayor representación de ambientes de reemplazo similares al pastizal en la matriz de paisaje que rodea los parches relictuales (Ribic y Sample 2001, Horn y Koford 2006).

Los pastizales de la región del sudeste de Sudamérica (SESA) son uno de los más extensos ecosistemas de pastizal del Neotrópico (ver Azpiroz et al. 2012). Esta región se encuentra incluida dentro del bioma Pampeano y está dominado por pastizales templados subhúmedos que cubren las planicies del centro-este de Argentina, Uruguay y del sur de Brasil (Soriano et al. 1991).

El paisaje de pastizales que una vez dominó la Pampa del SESA en la actualidad está mayormente transformado en un mosaico de parches con diferentes usos de la tierra, principalmente pasturas y cultivos (Baldi et al. 2006, Baldi y Paruelo 2008). La proporción de los usos de la tierra destinadas a pasturas y cultivos depende de las condiciones del suelo, y áreas dominadas por pastizales naturales sólo persisten en zonas inapropiadas para la agricultura debido a que son suelos inundables, arenosos o salinos (León et al. 1984, Viglizzo et al. 2001, Baldi et al. 2006). Estos tipos de suelos dominan a lo largo de la franja costera del sudeste de la región Pampeana (Soriano et al. 1991), en donde extensos parches de pastizales altos se encuentran dominados por *Paspalum quadrifarium*, *Spartina*

densiflora y *Cortaderia selloana* (Vervoorst 1967). En las últimas décadas, la expansión de la agricultura ha reemplazado incluso estos pastizales de bajo valor agrícola, especialmente los de *P. quadrifarium*, cuya distribución original ha sido drásticamente reducida (Herrera et al. 2005, 2009). Particularmente, los pastizales de *C. selloana* aún se encuentran ampliamente distribuidos sobre la franja costera (Block 2014), debido a que se desarrollan sobre suelos arenosos (Correa 1978). Sin embargo, estos pastizales están siendo cada vez más amenazados por la forestación y el desarrollo urbano, los que han incrementado rápidamente en la región en las últimas décadas (Faggi et al. 2010, Faggi y Dadon 2011).

La intensa agriculturización de la región Pampeana ha afectado a las poblaciones de aves a escala regional, particularmente a las aves del pastizal alto, provocando reducciones de abundancia, cambios en sus rangos de distribución e incluso extinciones locales (ej., Tubaro y Gabelli 1999, Di Giacomo y Di Giacomo 2004, Filloy y Bellocq 2007, Codesido et al. 2011, Azpiroz et al. 2012). Dado que la agriculturización genera una modificación y pérdida de hábitat que usualmente resulta en una fragmentación del hábitat (Fahrig 2003), actualmente la mayor parte del pastizal pampeano se halla fragmentado (Viglizzo et al. 2001), y los parches relictuales han quedado inmersos en diferentes matrices de paisaje asociadas a los distintos usos de la tierra (Baldi et al. 2006, Baldi y Paruelo 2008). Sin embargo, a pesar de que la conservación de las poblaciones de aves de pastizal depende fuertemente de la conservación de los fragmentos de pastizal alto (ej., Azpiroz et al. 2012), se desconoce cómo las aves de pastizales templados de SESA responden al tamaño y proporción de borde de los parches remanentes, y a la matriz de paisaje que los rodea.

Los requerimientos de hábitats de las aves de pastizal en el este de la región Pampeana son diversos (Martínez 2001), y los ensambles de aves incluyen por ejemplo especies adaptadas a vivir en pastizales altos (Comparatore et al. 1996, Isacch y Martínez

2001, Isacch et al. 2004), o especies generalistas asociadas a diferentes tipos de hábitats (Fillooy y Bellocq 2007). Por lo tanto, las especies deberían responder diferencialmente a la fragmentación del pastizal y al paisaje que rodea los parches remanentes.

A partir del desconocimiento de los efectos mencionados previamente, las necesidades de conservación, y el actual escenario de paisaje que se plantea en la región Pampeana, el objetivo de este capítulo fue evaluar el efecto del tamaño y proporción de borde de los parches de pastizal, de la matriz de paisaje y de la estacionalidad sobre la abundancia y riqueza de aves con distinta dependencia por los pastizales altos. En función de los distintos requerimientos de hábitat de las especies, se predice que la abundancia y riqueza de aves adaptadas a vivir en pastizales altos (aves de pastizal), será menor en parches pequeños con alta proporción de borde, y en matrices de alto contraste con el pastizal nativo, mientras que no se espera un efecto sobre las aves generalistas (oportunistas del pastizal). La combinación de ambos factores potenciará los efectos negativos, es decir, en parches más pequeños con alta proporción de borde, inmersos en matrices más contrastantes con el pastizal, se esperan los menores valores de riqueza y abundancia de aves especialistas del pastizal. Las aves de pastizal en la región de estudio (pastizales templados del Sur de la región Pampeana) presentan variaciones estacionales (Isacch y Martínez 2001; Isacch et al. 2004, 2014), con muchas especies moviéndose total o parcialmente hacia el Norte durante otoño-invierno. Por otro lado, es sabido que durante los meses de invierno ocurre una marcada reducción en la disponibilidad de alimento (principalmente insectos). En consecuencia, se espera que los mayores efectos del tamaño y proporción de borde de los parches se registren durante la primavera, dada la mayor abundancia y riqueza (ver Capítulo II), y durante el invierno.

3.3. MÉTODOS

3.3.1. Área de estudio

El estudio se realizó en el sudeste de la región Pampeana (ver Fig. 1 en Capítulo II). Los suelos que dominan esta franja costera son en su mayoría inundables, salobres y presentan gran porcentaje de arena (Soriano et al. 1991). Sobre este tipo de suelo se desarrollan parches de pastizal alto dominados en su mayoría por *C. selloana* (Block 2014). Dentro del área de estudio existen diferentes tipos de matrices de paisaje producto de los distintos usos de la tierra, dentro de los cuales están inmersos pequeños parches de pastizal de *C. selloana*. Dentro del área de estudio se pudieron identificar cuatro diferentes tipos de matrices de paisaje, tres de origen antropogénico: i) agroecosistemas, ii) forestaciones y iii) urbanizaciones, y una matriz natural: iv) sistema de dunas (ver Fig. 1). La matriz agrícola estuvo principalmente conformada por una combinación de campos de pastoreo de pasto corto, pasturas y cultivos (soja y maíz). La matriz forestal por especies de árboles exóticos, en su mayoría Pinos (*Pinus* spp.) y Eucaliptos (*Eucalyptus* spp.). La matriz urbana estuvo dominada por casas, áreas parqueadas y árboles dispersos. Los pastizales de *C. selloana* también se distribuyen en forma natural en forma de parches sobre la franja medanosa, desarrollándose en las zonas de mayor humedad como las depresiones intermedanasas.

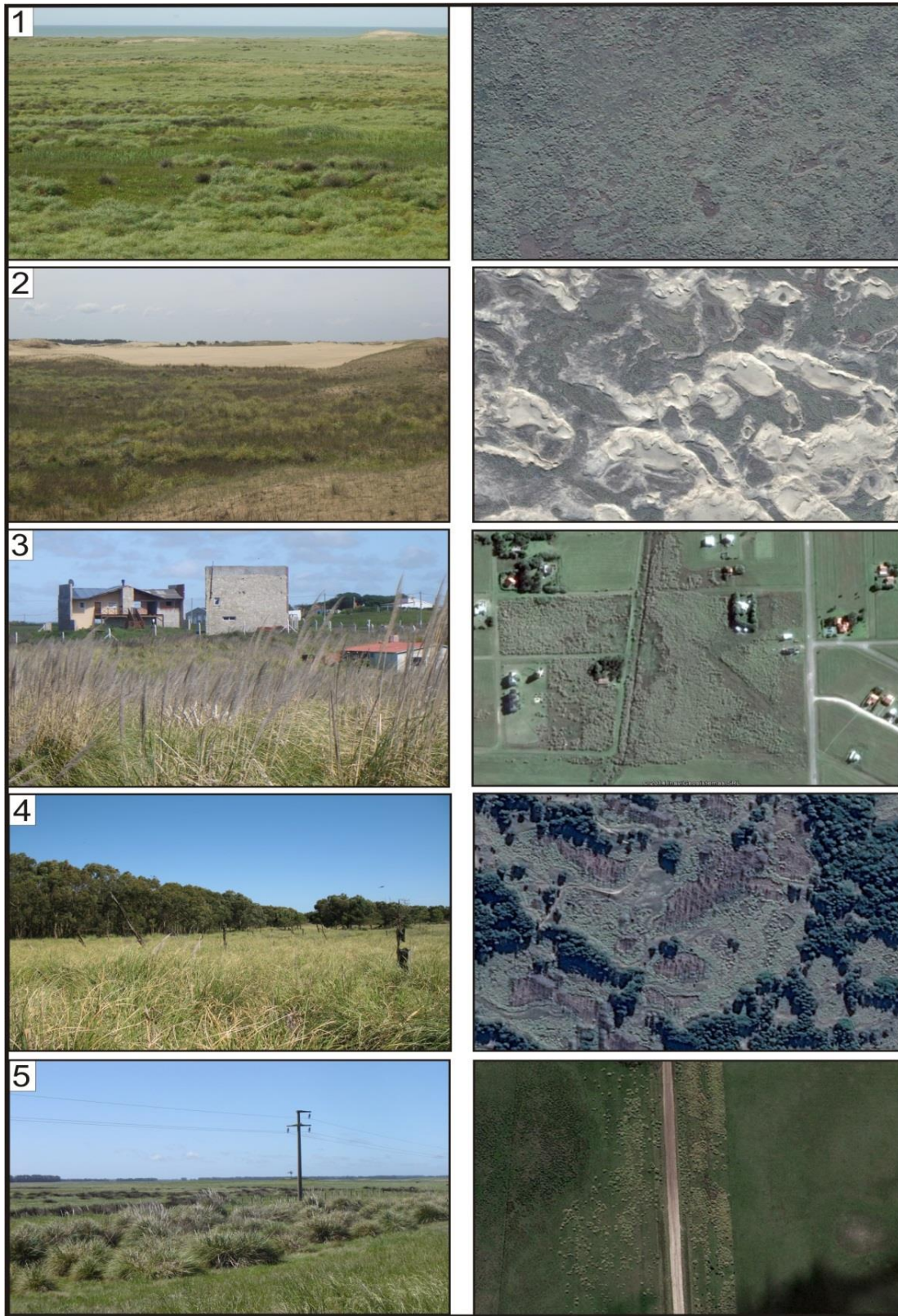


Figura 1. Pastizal de *Cortaderia selloana* sin fragmentar (1), y parches relictuales inmersos en distintas matrices de paisaje: médano (2), urbana (3), forestal (4), y agrícola (5).

3.3.2. Diseño de muestreo

Dentro de cada matriz se seleccionaron parches pequeños de pastizal de *C. selloana* con alta proporción de borde (en adelante: PP-APB) y parches grandes con baja proporción de borde (en adelante: PG-BPB). Dentro de las matrices agrícola, forestal y urbana se seleccionaron 18 parches, seis parches (tres PP-APB y tres PG-BPB) en cada matriz, y otros diez parches (cinco PP-APB y cinco PG-BPB) en la matriz de dunas. El tamaño promedio de los PP-APB fue $2,8 \pm 1,3$ ha (rango = 0,6-5,4 ha) y una proporción de borde (definida como la relación perímetro/área) promedio de $7,6 \pm 1,4$ m⁻¹ (rango = 6-11 m⁻¹, $n = 14$ parches), mientras que el promedio en PG-BPB fue $8,1 \pm 2,9$ ha (rango = 4,4-13 ha) y una proporción de borde promedio de $2,7 \pm 0,9$ m⁻¹ (rango = 1,4-4,1 m⁻¹, $n = 14$ parches). Antes de comenzar los muestreos se realizaron las estimaciones del tamaño de área y perímetro de cada parche con una herramienta on-line (Free Map Tools 2007) donde los parches geoposicionados fueron fácilmente reconocidos. Si bien en el área de estudio la distribución espacial de los parches de *C. selloana* ocurre relativamente en forma homogénea, la selección de parches para cada tipo de matriz trató de estar uniformemente distribuida de modo de abarcar toda el área de estudio, minimizar el efecto de aislamiento, y conectividad entre los parches seleccionados. Una excepción la constituyen los parches en matrices de dunas dado que la distancia entre ellos fue relativamente menor que en el resto de las matrices debido a que la disponibilidad de acceso los sitios de estudio estuvo restringida, situación que debería considerarse al interpretar los resultados. De igual modo, al momento de analizar los datos se consideró la identidad de los parches (ver: sección 3.3.4.) con la intención de corregir potenciales problemas de aislamiento y efectos de la distancia a otros parches. Las distancias promedio (\pm DS) entre parches dentro de cada matriz fueron: en agro 64 ± 40 km ($n = 6$), en forestal 51 ± 44 km ($n = 6$), en urbana $65 \pm$

41 km ($n = 6$) y en dunas 5 ± 2 km ($n = 10$). Dado que las aves que utilizan el pastizal alto responden fuertemente a los cambios inducidos en la estructura del pastizal (ej., fuego y pastoreo) (Isacch y Martínez 2001, Zalba y Cozzani 2004, Isacch y Cardoni 2011), los muestreos se realizaron siempre en parches donde la *C. selloana* fue dominante. Además, se tuvo constancia de que los parches no hubieran sido quemados o pastoreados al menos tres años antes de ser muestreados (ver Capítulo II: sección 2.3.2.), presentando una homogeneidad específica y estructural entre los parches entre tratamientos. Por otro lado, además de la selección de parches mencionada anteriormente, durante la primavera se incorporaron dos sitios de muestreo que representarían la condición original, y como mayormente se presentaba el pastizal de *C. selloana* antes de la transformación agrícola de la región Pampeana. Estos sitios son dos reservas naturales: la Reserva de Biosfera Mar Chiquita (26488 ha; Isacch 2008) y la Reserva municipal Faro Querandí (5575 ha; Bilenca y Miñarro 2004), en donde los pastizales de *C. selloana* se extienden en forma continua (ver Fig. 1). La incorporación de estos sitios tuvo como finalidad establecer un tercer estado del pastizal, en cuanto a su fragmentación (i.e., sin fragmentar), y comparar, independientemente de la matriz de paisaje, la abundancia y riqueza de aves entre PP-APB, PG-BPB, y pastizales sin fragmentar (en adelante: pastizal continuo)

3.3.3. Muestreo de aves

Los muestreos de aves fueron realizados estacionalmente desde octubre de 2010 a fines de agosto de 2011. Los censos de primavera se distribuyeron desde el 22 de octubre al 7 de diciembre, los de verano desde el 10 de enero al 11 de febrero, los de otoño desde 5 de mayo al 18 de junio, y los de invierno desde el 13 de julio al 17 de agosto. En cada parche, se establecieron tres transectas de ancho fijo (100 x 60 m) distanciadas unos 100 m (Conner

y Dickson 1980). En las reservas, donde los pastizales son un gran continuo, el muestreo se realizó en siete sitios distanciados al menos 400 m, (cuatro en Mar Chiquita y tres en Faro Querandí). En cada estación, excepto en el continuo (dado que solo se muestreó en primavera), se muestrearon todas las aves vistas y oídas recorriendo las mismas transectas. Los muestreos fueron realizados dentro de las cuatro horas posteriores a la salida del sol, y evitando condiciones climáticas adversas (Conner y Dickson 1980). Dentro del ancho fijo de la transecta se asumió que la detectabilidad de todas las especies fue la misma (ver Isacch y Martínez 2001, Cardoni et al. 2007, Isacch et al. 2014).

Para evaluar el efecto del tamaño y proporción de borde del parche de pastizal, matriz de paisaje y estacionalidad, las aves fueron agrupadas de acuerdo a su afinidad por el pastizal de *C. selloana* (ver Capítulo II). De este modo se establecieron dos grupos: i) *aves de pastizal* y ii) *aves oportunistas del pastizal*. El grupo *aves de pastizal* estuvo conformado por 11 especies de aves las cuales usan y dependen fuertemente de los pastizales de *C. selloana* para alimentarse y nidificar (Canevari et al. 1991, Azpiroz et al. 2012, Isacch et al. 2014, ver Capítulo II). Estas especies fueron: *Donacospiza albifrons*, *Cranioleuca sulphurifera*, *Pseudocolopteryx flaviventris*, *Spartonoica maluroides*, *Phacellodomus striaticollis*, *Sicalis luteola*, *Pseudoleistes virescens*, *Rhynchotus rufescens*, *Hymenops perspicillatus*, *Cistothorus platensis*, y *Embernagra platensis*. Por otro lado, el grupo *aves oportunistas del pastizal* estuvo conformado por un grupo de 12 especies de hábitos más generalistas, y que utilizan los pastizales de *C. selloana* como hábitat alternativo para alimentarse o incluso reproducir (Canevari et al. 1991, Azpiroz et al. 2012, Isacch et al. 2014, ver Capítulo II). Estas especies fueron: *Pitangus sulphuratus*, *Sporagra magellanica*, *Mimus saturninus*, *Zonotrichia capensis*, *Sporophila caerulescens*, *Troglodytes aedon*,

Poospiza nigrorufa, *Tyrannus melancholicus*, *Tyrannus savana*, *Zenaida auriculata*, *Agelaioides badius*, y *Molothrus bonariensis*.

3.3.4. Análisis de datos

Ya que posteriormente se realizan análisis estadísticos para la riqueza de especies y abundancia de individuos por grupos (i.e., en función de su afinidad por el pastizal), el análisis de los datos comienza con una comparación de las especies entre tratamientos pero sólo en términos de sus abundancias relativas, y específicamente durante la primavera.

Se evaluó la hipótesis nula de no diferencia de medias entre los parches de pastizal PP-APB, PG-BPB, y el sitio control (Continuo) para las variables abundancia y riqueza de aves, de cada grupo, mediante pruebas de ANOVA (Zar 1999). En los casos en que se encontraron diferencias entre tratamientos 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 mediante la raíz cuadrada (Zar 1999).

Para evaluar específicamente el efecto del tamaño y proporción de borde del parche, de la matriz de paisaje, y de la estacionalidad sobre la abundancia y riqueza de ambos grupos de aves se procedió a la selección de modelos mediante el enfoque de prueba de hipótesis. Se generó un modelo global que incluye los efectos simples de las variables y todas sus interacciones posibles. De esta manera, se procedió a eliminar, en caso de no ser significativa, desde las interacciones más complejas, (en este estudio la interacción triple), luego las interacciones simples, y finalmente los efectos simples. De este modo se obtuvo un modelo mínimo adecuado conformado por aquellas interacciones o variables que fueron significativas. Para ello se utilizaron modelos lineales generalizados mixtos de máxima

verosimilitud (de aquí en adelante “MLGMs”) (Pinheiro y Bates 2000, Crawley 2007), considerando la no independencia de los datos entre las transectas dentro de un mismo parche. Los modelos fueron corridos utilizando la función *glmmadmb* del paquete *glmmADMB* (Fournier et al. 2012, Skaug et al. 2013), considerando el tamaño y proporción de borde del parche (PP-APB o PG-BPB), el tipo de matriz (agrícola, forestal, médano, o urbana) y la estación (primavera, verano, otoño, o invierno) como efectos fijos, y la identidad del parche como aleatorio (Pinheiro y Bates 2000, Crawley 2007). En el caso de la abundancia se utilizó una distribución de errores de tipo *binomial negativa*, y para la riqueza tipo *Poisson* (Pinheiro y Bates 2000, Crawley 2007). El ajuste de los modelos se realizó a partir del modelo global, inspeccionando de forma visual los gráficos de alejamiento (deviance) residual estandarizado, y estimando el factor de inflación de la varianza (variance inflation factor; \hat{c}) (Burnham y Anderson 2002). La significancia de los efectos fijos y aleatorios fue determinada con la función *lrtest* (likelihood ratio test, LRT) del paquete *lmtest*, el cual es 2x la diferencia en verosimilitud (likelihood) entre modelos jerárquicos comparados con distribución Chi-cuadrada, con la diferencia en el número de componentes de la varianza entre los modelos con los grados de libertad asociados (Pinheiro y Bates 2000, Crawley 2007). En caso de haber sido significativo el aporte de una interacción o de algún efecto simple se realizaron pruebas de contrastes *a posteriori* de Tukey mediante la función *glht* del paquete *multcomp*. Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el programa R (versión 3.0.1) (R Development Core Team 2013). El nivel de significancia para todas las pruebas estadísticas fue $P \leq 0,05$.

3.4. RESULTADOS

3.4.1. *Aves de pastizal*

Los pastizales de *C. selloana* tuvieron la mayor riqueza en el pastizal continuo con 11 especies en total, seguido por diez especies en los parches agrícolas (nueve en PP-APB y ocho en PG-BPB), diez especies en los parches de matriz de médano (nueve en PP-APB y siete en PG-BPB), ocho especies en los parches de matriz urbana (siete en PP-APB y ocho en PG-BPB), y la menor riqueza en los parches de matriz forestal con sólo seis especies (tres en PP-APB y seis en PG-BPB) (ver Tabla 1). En el pastizal continuo las especies más abundantes en promedio fueron *H. perspicillatus*, *E. platensis* y *S. luteola* (ver Tabla 1). Independientemente del tamaño y la proporción de borde del parche las especies más abundantes en los parches de matrices agrícola y urbana fueron *S. luteola*, *H. perspicillatus*, y *P. virescens*. En los parches de médanos fueron *H. perspicillatus*, *E. platensis* y *P. virescens*, y en la matriz forestal *E. platensis*. *Cistothorus platensis* y *R. rufescens* estuvieron ausentes en pastizales de matrices urbanas y forestales. La abundancia de *Spartonoica maluroides* fue baja y sólo se registró en el pastizal continuo (ver Tabla 1).

3.4.2. *Aves oportunistas del pastizal*

Los parches de *C. selloana* inmersos en la matriz urbana tuvieron la mayor riqueza con diez especies en total (cinco en PP-APB y ocho en PG-BPB), seguido por siete especies en los parches de matriz agrícola (seis en PP-APB y cuatro en PG-BPB), tres especies en los parches de matrices forestal (tres en PP-APB y tres en PG-BPB) y tres especies en parches de matrices de médano (una en PP-APB y tres en PG-BPB), mientras

que la menor riqueza ocurrió en el pastizal continuo con sólo dos especies (ver Tabla 1). En los parches de matriz agrícola y urbana las especies de mayor abundancia fueron *Z. capensis*, *M. bonariensis*, y *Z. auriculata*. En los parches de matriz forestal, independientemente de tamaño y proporción de borde de los parches, se registraron las mismas especies (*Z. capensis*, *T. aedon*, y *P. sulphuratus*). En los parches de matriz de médano y en el pastizal continuo *Z. capensis* fue la especie más abundante (ver Tabla 1).

3.4.3. *Parches de pastizal vs. Pastizal continuo*

La abundancia de individuos y riqueza de especies de aves de pastizal varió significativamente entre los parches y el pastizal continuo (ANOVA: $F_{2,104} = 5,94$, $P = 0,003$; $F_{2,104} = 7,52$, $P = 0,001$, respectivamente) (Fig. 2). La abundancia sólo varió significativamente entre el pastizal continuo y los PP-APB, con los mayores y menores valores, respectivamente (Fig. 2). En el pastizal continuo la riqueza fue significativamente mayor que en ambos tipos de parches, pero entre parches fue similar (Fig. 2). Por otro lado, la abundancia y riqueza de aves oportunistas del pastizal también varió significativamente entre los parches y el pastizal continuo (ANOVA: $F_{2,104} = 3,67$, $P = 0,028$; $F_{2,104} = 4,85$, $P = 0,009$, respectivamente) (Fig. 2). Sin embargo, tanto la abundancia como la riqueza sólo fueron significativamente menores en el pastizal continuo (Fig. 2).

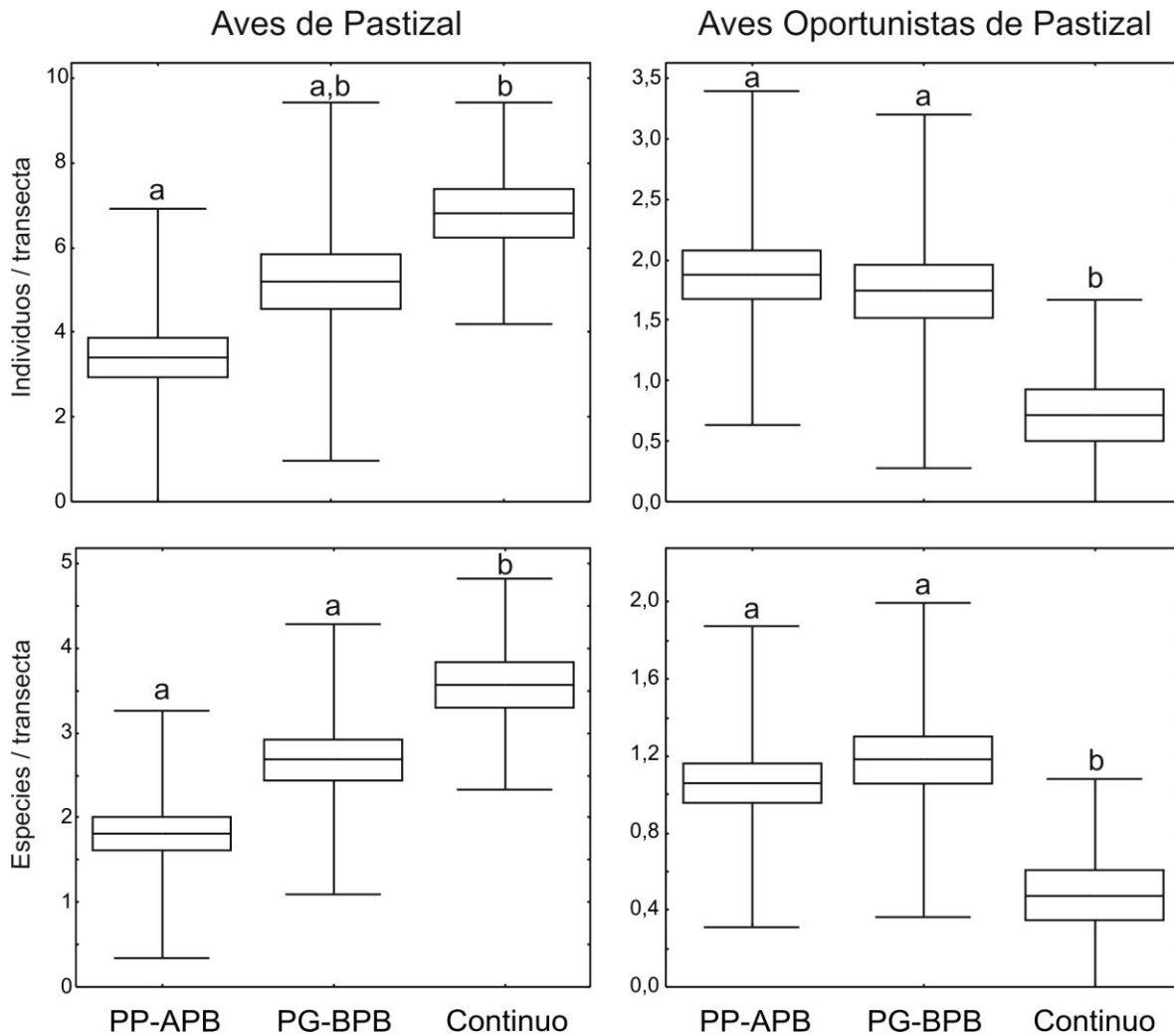


Figura 2. Abundancia de individuos y riqueza de especies de dos grupos de aves con distinta dependencia por el pastizal alto de *Cortaderia selloana* en parches de pastizal de distintos tamaño y proporción de borde (PP-APB: parches pequeños con alta proporción de borde, y PG-BPB: parches grandes con baja proporción de borde), y en un pastizal sin fragmentar (Continuo) durante la primavera de 2010 en el sudeste de la región Pampeana. Las líneas dentro de las cajas representan la media, la caja el error estándar, y las líneas la desviación estándar. Letras diferentes sobre las cajas representan diferencias significativas entre tratamientos después de realizar una prueba de ANOVA (ver Tabla 2) y pruebas *a posteriori* de Tukey ($P < 0,05$).

3.4.4. Efecto del tamaño y proporción de borde del parche, matriz, y estacionalidad

La abundancia de *aves de pastizal* fue afectada significativamente por el tamaño y proporción de borde del parche (Tabla 2 y 3), ocurriendo una mayor abundancia en los parches PG-BPB que en parches PP-APB (Fig. 3).

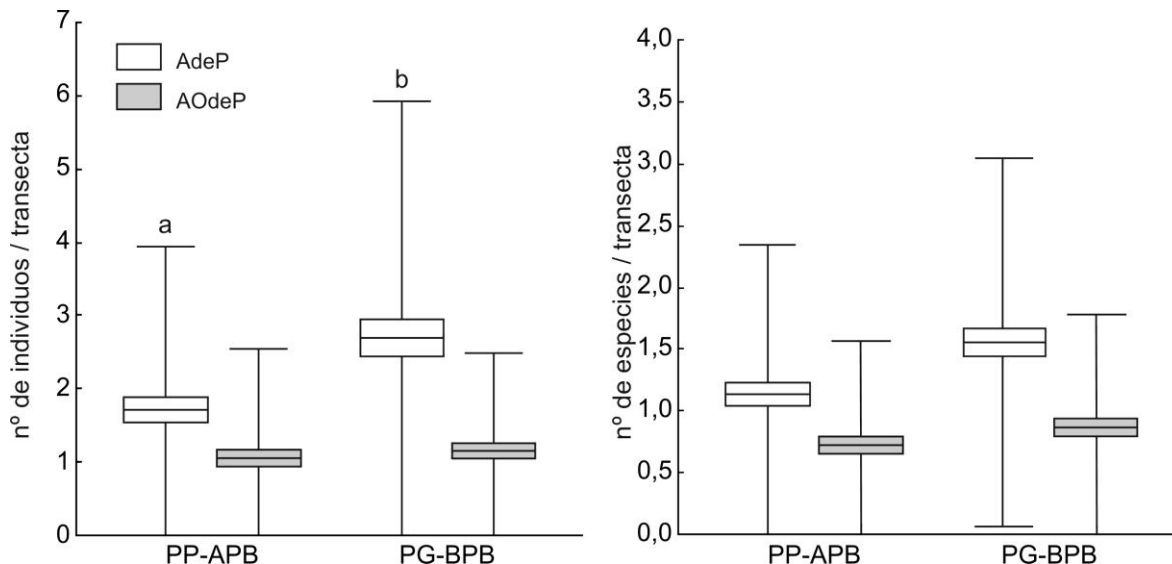


Figura 3. Número de individuos y especies de aves de pastizal (AdeP) y oportunistas de pastizal (AOdeP) registrados en pequeños parches de pastizal de *C. selloana* con alta proporción de borde (PP-APB), y en parches grandes con baja proporción de bordes (PG-BPB) en el sudeste de la región Pampeana. Las cajas representan el error estándar, las líneas la desviación estándar, y la línea dentro de las cajas el promedio. Las letras encima de los gráficos representan diferencias entre tratamientos después de realizar MLGMs (ver Tabla 3) y pruebas *a posteriori* de Tukey (ver Tabla 4).

Se registró también un efecto de la matriz de paisaje sobre la abundancia de este grupo de aves (Tabla 2). Los mayores valores se registraron en la matriz agrícola, seguido por la matriz de médano, urbana, y forestal (Fig. 4). Sólo en la matriz forestal ocurrió menor abundancia que en el resto de las matrices (ver Tabla 3, Fig. 4).

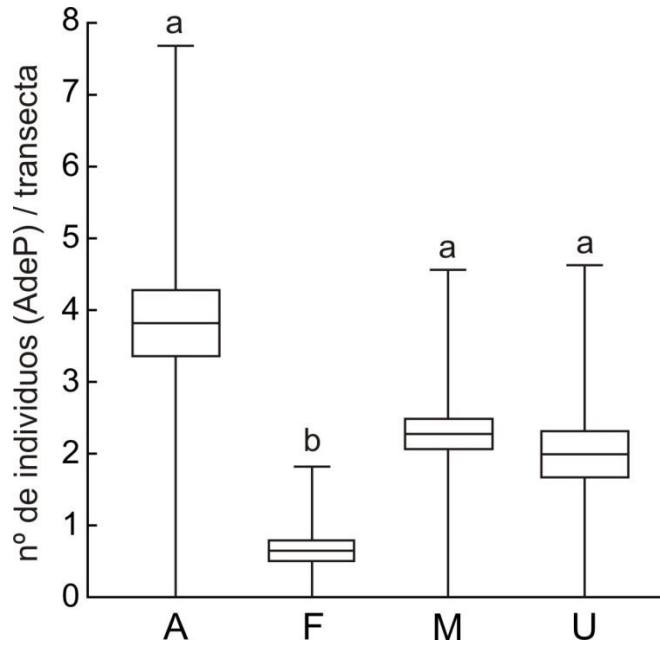


Figura 4. Número de individuos de aves de pastizal (AdeP) registrados en parches de pastizal alto de *C. selloana* inmersos en cuatro matrices de paisaje en el sudeste de la región Pampeana. Las matrices fueron agrícolas (A), forestal (F), médano (M), y urbana (U). Las cajas representan el error estándar, las líneas la desviación estándar, y la línea dentro de las cajas el promedio. Las letras encima de los gráficos representan diferencias entre matrices después de realizar MLGMs (ver Tabla 3) y pruebas *a posteriori* de Tukey (ver Tabla 4).

Se registró un efecto de la interacción entre el tamaño y proporción de borde del parche, y la matriz de paisaje sobre la riqueza de aves de pastizal (Tabla 2). El tamaño y proporción de borde del parche afectó negativamente a la riqueza sólo en la matriz forestal (Tabla 4, Fig. 5). Entre parches PP-APB la riqueza sólo fue menor en la matriz forestal, mientras que entre el resto de las matrices no hubo diferencias (Tabla 4, Fig. 5). Entre parches PG-BPB sólo se registró una diferencia significativa entre la matriz agrícola y forestal (Tabla 4, Fig. 5).

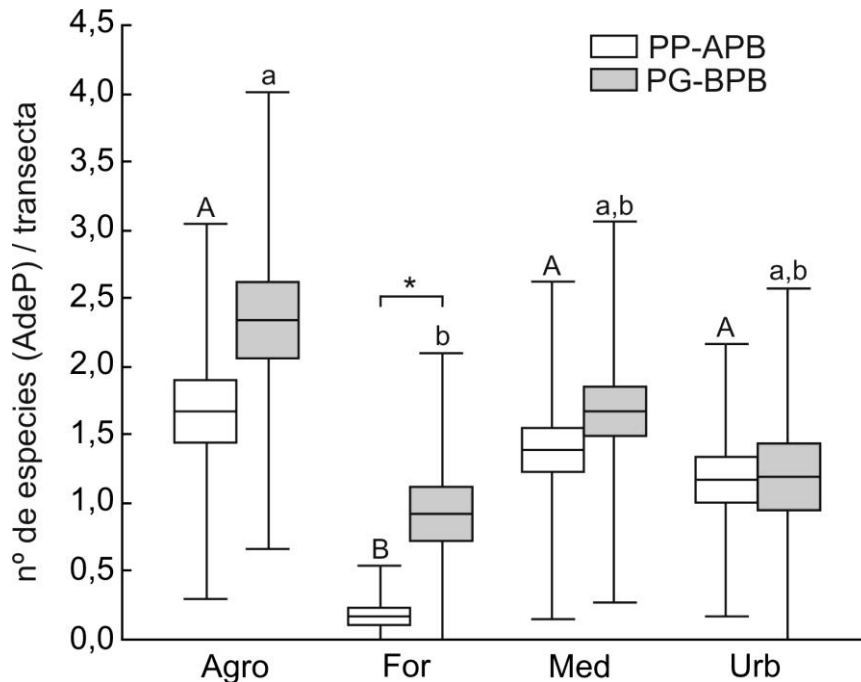


Figura 5. Número de especies de aves de pastizal (AdeP) registradas en pequeños parches de pastizal de *C. selloana* con alta proporción de borde (PP-APB) y en parches grandes con baja proporción de borde (PG-BPB) e inmersos en cuatro matrices de paisaje en el sudeste de la región Pampeana. Las cajas representan el error estándar, las líneas la desviación estándar, y la línea dentro de las cajas el promedio. Las letras encima de los gráficos representan diferencias entre matrices para cada tamaño y proporción de borde, y el asterisco encima de la línea horizontal indica diferencias significativas entre tratamientos dentro de una matriz, después de realizar MLGMS (ver Tabla 3) y pruebas *a posteriori* de Tukey (ver Tabla 5).

Tanto la abundancia como la riqueza también variaron significativamente con la época del año (Tabla 2), sin embargo, no se registró una interacción entre la estacionalidad, y tamaño y proporción de borde del parche, y/o la matriz de paisaje (Tabla 2). La abundancia y riqueza en primavera fueron mayores que en el resto de las estaciones, en verano mayor que en otoño e invierno, mientras que entre otoño e invierno no hubo diferencias (Tabla 3, Fig. 6).

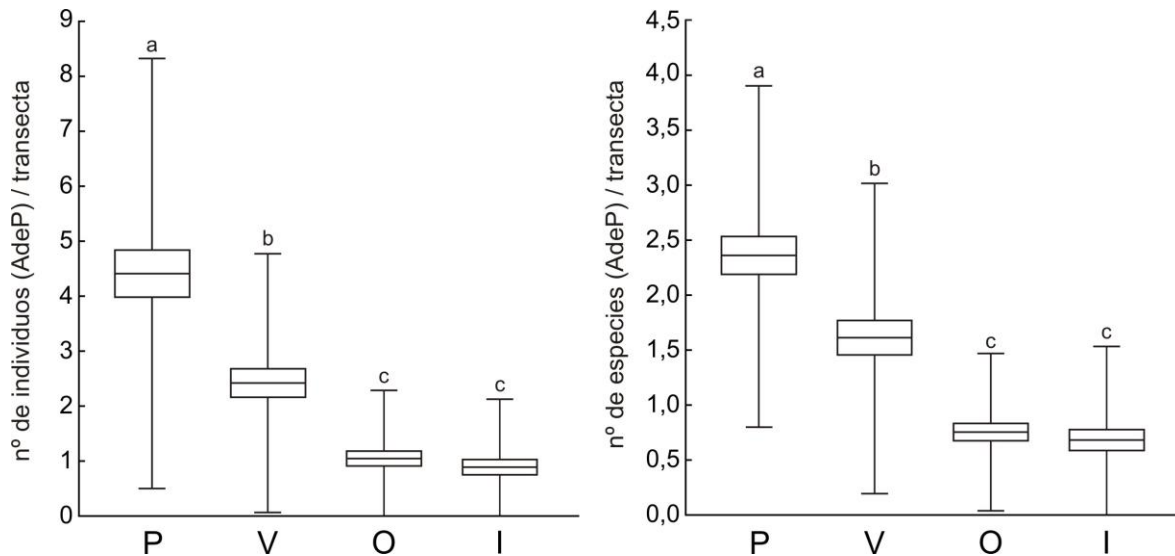


Figura 6. Número de individuos y especies de aves de pastizal (AdeP) registrados en parches de pastizal alto de *C. selloana* en el sudeste de la región Pampeana, durante la primavera (P), verano (V), otoño (O), e invierno (I). Las cajas representan el error estándar, las líneas la desviación estándar, y la línea dentro de las cajas el promedio. Las letras encima de los gráficos representan diferencias entre estaciones después de realizar MLGMs (ver Tabla 3) y pruebas *a posteriori* de Tukey (ver Tabla 4).

La abundancia y riqueza de las *aves oportunistas del pastizal* no fueron afectadas por el tamaño y proporción de borde del parche de pastizal (Tabla 2, Fig. 3). El efecto de la matriz de paisaje sobre la abundancia y riqueza solo se registró en invierno (Tabla 2), dado por una mayor abundancia y riqueza en la matriz agrícola que en la matriz de médano (Tabla 5, Fig. 7). Se observó un efecto de la estación solo en la matriz de médano, con una mayor abundancia y riqueza durante la primavera en relación al invierno (Tabla 5, Fig. 7).

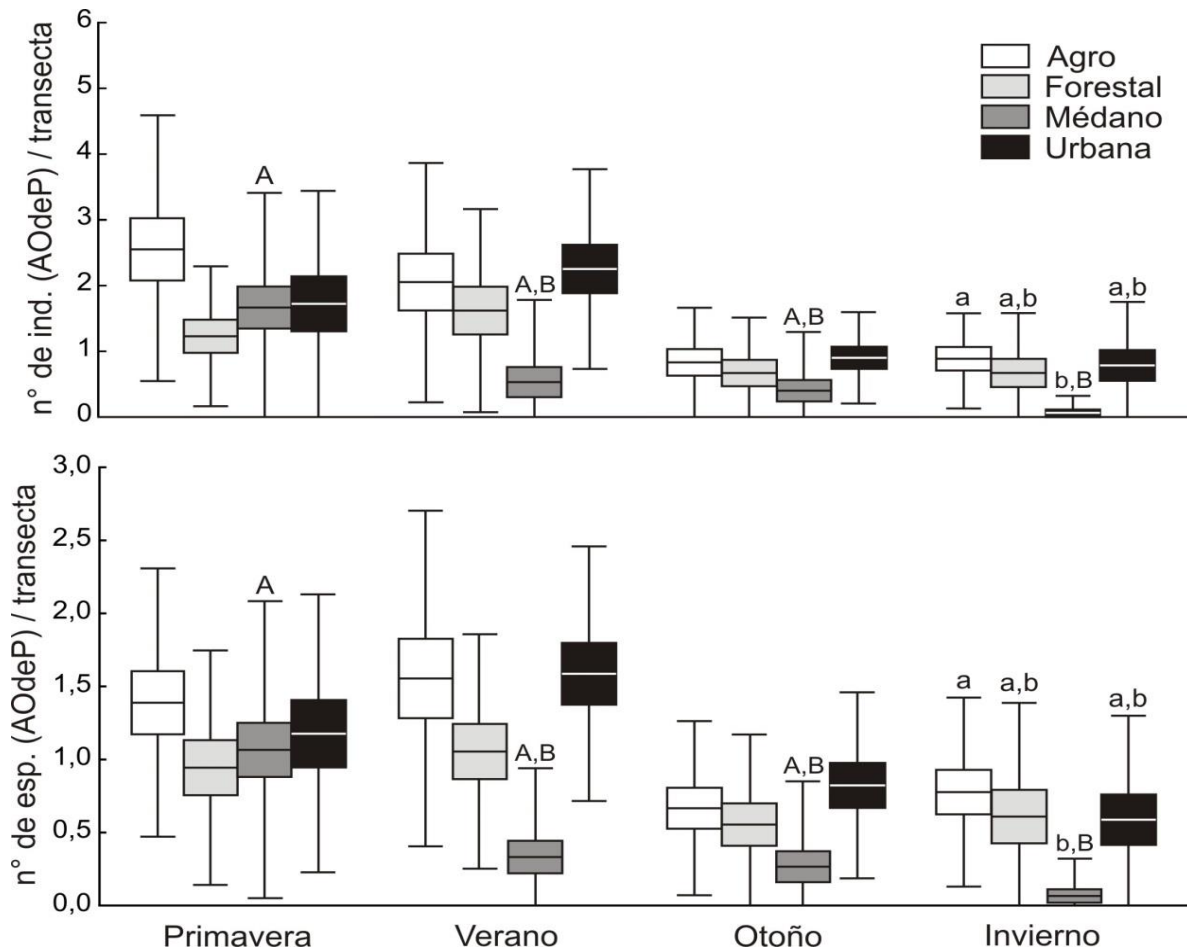


Figura 7. Número de individuos y especies de aves oportunistas de pastizal (AOdeP) registrados en parches de pastizal alto de *C. selloana* inmersos en cuatro matrices de paisaje para cada estación del año en el sudeste de la región Pampeana. Las cajas representan el error estándar, las líneas la desviación estándar, y la línea dentro de las cajas el promedio. Las letras encima de los gráficos representan diferencias entre tratamientos después de realizar MLGMs (ver Tabla 3) y pruebas *a posteriori* de Tukey (ver Tabla 6). Las letras minúsculas encima de los gráficos durante el invierno representan diferencias entre matrices. En el resto de las estaciones no hubo diferencias entre matrices (ver Tabla 6). Las letras mayúsculas en la matriz de médano representan diferencias entre estaciones. En el resto de las matrices no hubo diferencias entre estaciones.

3.5. DISCUSIÓN

Las aves que utilizan los pastizales altos de la región Pampeana responden de manera diferencial al tamaño y proporción de borde de los parches, y a la matriz del

paisaje, dependiendo de su afinidad por el pastizal. La abundancia y riqueza de especies de aves de pastizal, son sensibles a la fragmentación del pastizal, al área y forma de los parches, y a pastizales inmersos en matrices con forestaciones. Por el contrario, los efectos del tamaño y proporción de borde de los parches, y matriz no fueron evidentes para el grupo de aves oportunistas, ya que solo se registró un efecto de la matriz en invierno, asociado a una menor riqueza y abundancia de aves oportunistas en la matriz natural de dunas.

El tamaño y proporción de borde de los parches de pastizal afectó la abundancia de aves de pastizal, apoyando las predicciones planteadas, y poniendo en evidencia, al menos a nivel de grupo, que la sensibilidad al área y forma de los parches depende en gran medida de los requerimientos de hábitat de las especies. Los resultados obtenidos coinciden con trabajos previos que evaluaron los efectos de la fragmentación a través de la sensibilidad al área de los parches (Herkert 1994, Vickery et al. 1994, Winter y Faaborg 1999, Johnson e Igl 2001, Davis 2004, Winter et al. 2006). Independientemente de la matriz, al comparar en primavera con el ambiente de pastizal continuo, se registró que la riqueza y abundancia fueron máximas en el continuo y se observó una disminución gradual de la abundancia al aumentar la fragmentación y disminuir el tamaño y aumentar la proporción de borde de los fragmentos. Esto pone en evidencia que, al menos durante el período reproductivo (ver Capítulo II), los pastizales continuos son el hábitat de mayor importancia para las aves de pastizal. Por otro lado, las aves oportunistas no fueron afectadas y mostraron una tolerancia a los distintos tamaños y proporción de borde de los parches de pastizal, propia de especies cuya plasticidad les permite usar los parches de pastizal y matriz como hábitats alternativos (Sisk et al. 1997, Brotons et al. 2003). La capacidad de este grupo de aves de tolerar cambios, en su mayoría producidos por el hombre, y posiblemente obtener un mayor

provecho de ambientes disturbados, sería reflejo de su baja presencia en los pastizales continuos dentro de la reserva, aunque esto no descarta que estos los pastizales puedan ser utilizados para satisfacer ciertos requerimientos (ej., alimento, reproducción) en determinado momento de su ciclo de vida.

La matriz de paisaje también afectó la abundancia de aves de pastizal, y como se esperaba se halló una tendencia general que estuvo determinada, en parte, por una disminución de la abundancia promedio a medida que aumenta el contraste estructural entre la matriz y el parche de pastizal, independientemente del tamaño y proporción de borde del parche. Debido a ello en la matriz agrícola y de médano se hallaron los mayores valores, mientras en la matriz urbana y forestal los menores. Sin embargo, las aves de pastizal sólo mostraron significativamente una menor abundancia en los parches de matriz forestal. Las matrices urbana y forestal tienen el mayor contraste estructural con el pastizal original, sin embargo hubo diferencias significativas entre ellas, quizás debido a que en los sitios urbanos donde ocurrieron los muestreos la presencia de árboles fue escasa, y permanecen espacios abiertos parquizados con características estructurales con diferencias no tan marcadas con el pastizal. Esto pone de manifiesto el fuerte rechazo a la presencia de forestaciones por parte de las aves de pastizal, un patrón que es consistente con estudios previos que mencionan los efectos negativos de la presencia de árboles ya sea en bordes de parches (Winter et al. 2000), o a escala de paisaje (Coppedge et al. 2001, Ribic y Sample 2001, Cunningham y Johnson 2006). Independientemente que las aves puedan responder de forma innata al borde de los parches (Winter et al. 2000, Bollinger y Gavin 2004), la implantación de árboles resultaría una barrera física que impide el desplazamiento de las aves entre los fragmentos (Fletcher y Koford 2003), algo que no ocurriría entre los parches agrícolas (Davis 2004, Renfrew et al. 2005). En el caso de la matriz urbana, el contraste

estructural con los parches de pastizal por sí solo no sería un buen predictor como sí ocurre con la matriz forestal, debido a la propia identidad de la matriz urbana cuya heterogeneidad podría acentuar o atenuar los efectos de dicho contraste (McLaughlin et al. 2014). Por otro lado, resulta llamativo que si bien los pastizales de médanos son lugares prístinos conformados por parches naturalmente dispersos, no existan diferencias significativas en abundancia con los parches de matrices agrícola y urbana. Esto pone de manifiesto que los parches de pastizal nativo, aun de pequeño tamaño, son altamente demandados por las aves que requieren de pastizales altos (Di Giacomo y López de Casenave 2010, McLaughlin et al. 2014).

La matriz de paisaje afectó la riqueza de aves de pastizal, sin embargo, se observó una interacción con el tamaño y proporción de borde de los parches, en donde el efecto de la matriz forestal se potenció provocando significativamente los menores valores de riqueza en parches PP-APB. En parches PG-BPB el efecto se atenuó y solo se hallaron diferencias entre los parches inmersos en la matriz forestal y agrícola. Estos resultados coinciden en parte con los hallazgos previos de Hamer et al. (2006) quienes determinaron que la riqueza de especies de aves de pastizal se relaciona con atributos de la matriz de paisaje, cuyas características pueden restringir los movimientos de las aves, aunque esto también depende de una compleja interacción con otros factores como por ejemplo la disponibilidad de presas. La matriz de paisaje también afectó la abundancia y riqueza de aves oportunistas de pastizal. Esto se hizo evidente dado que en general en la matriz de médano, y particularmente durante el invierno, se registraron los menores valores, incluso con diferencias significativas con la matriz agrícola. La matriz de médano está conformada por parches naturalmente dispersos, lo que la transforma en cierto modo en el ambiente de

mayor similitud con el pastizal continuo sin fragmentar, sumado a la mayor conectividad entre parches registrada.

La influencia de la estacionalidad sobre el efecto del tamaño y borde de los parches no siguió las predicciones planteadas, ya que no se halló una interacción, al menos a nivel de grupo, entre ambos factores, o la matriz, que modifique la abundancia o riqueza de aves de pastizal, de modo que los efectos del tamaño y proporción de borde de los parches, y matriz se mantuvieron constantes independientemente de la época del año. El efecto de la estacionalidad particularmente sobre las aves de pastizal se manifestó con un pico de abundancia y riqueza durante la primavera y un descenso marcado durante el otoño e invierno. Esta variación coincide con los patrones hallados en otros ensambles de aves de pastizal de la región (Isacch y Martínez 2001, Isacch et al. 2003, Codesido et al. 2008, Azpiroz y Blake 2009, Isacch y Cardoni 2011). Sin embargo, la estacionalidad fue más marcada en las aves de pastizal que en las aves oportunistas, las cuales solo mostraron un efecto de la estación en la matriz de médano. Una de las causas de la variación de abundancia y riqueza de las aves de pastizal se atribuye en parte a la incorporación de especies migrantes estivales como *S. maluroides*, *H. perspicillatus*, y *P. flaviventris*. En el grupo de aves oportunistas también se incorporan especies migrantes como *T. savana*, *T. melancholicus*, y *S. caerulea*, sin embargo, la abundancia de individuos de las especies que se incorporan al grupo aves de pastizal en el pastizal es relativamente mayor (ver Capítulo II). Además, a diferencia de las aves oportunistas, las aves de pastizal que se incorporan, y las poblaciones de especies residentes, se concentran casi exclusivamente en los pastizales nativos para reproducir, algo que no ocurre estrictamente con las oportunistas, dado que nidifican generalmente en otros hábitats y el pastizal solo resulta un sitio alternativo (Canevari et al. 1991, Azpiroz et al. 2012).

3.5.1. *Implicancias de conservación*

Es este capítulo se evaluó la respuesta de las aves que utilizan los pastizales pampeanos, a la fragmentación, al tamaño y proporción de borde de los parches, a la matriz de paisaje, y a la estacionalidad, y se registró básicamente que las aves de pastizal responden negativamente a la fragmentación, al área y a la proporción de borde de los parches relictuales, y rechazan fuertemente la presencia de forestaciones, y que su efecto puede ser aún mayor cuando la acción de ambos factores se complementa. Estos hallazgos resultan de interés no solo desde el punto de vista ecológico, sino que tienen el potencial de ser usados para predecir las consecuencias de la alteración de los pastizales nativos remanentes sobre las poblaciones de aves de pastizal. Por otro lado, resulta importante destacar que pequeños parches de pastizal a pesar de estar rodeados de campos agrícolas e incluso por áreas urbanas mantuvieron una elevada abundancia y riqueza de aves de pastizal, incluso similares a pastizales que se encuentran naturalmente dispersos. Esto pone en evidencia que la falta de pastizales altos nativos obligaría a las aves a utilizar aún pequeños fragmentos de pastizal, los cuales en un paisaje sometido a múltiples usos de la tierra podrían resultar como islas de hábitats en donde refugiarse. Una explicación alternativa que explicaría la capacidad de las especies de utilizar los parches de Cortadera rodeados de matrices antropizadas, derivaría de una condición propia de las aves a partir de su adaptación de vivir en parches de pastizal alto (ej., cortaderas) que en general suelen hallarse en forma natural rodeados de flechillares (*Stipa* spp.), u otras formaciones vegetales de menor porte como por ejemplo los espartillares (*Spartina densiflora*) en marismas, representando también de algún modo condiciones de insularidad. Más allá del uso que hacen las aves de estos remanentes de pastizal habría, sin embargo, que evaluar el desempeño reproductivo de las aves que toman la decisión de nidificar en este tipo de

parches, y compararlo con la de pastizales continuos (donde se registraron los mayores valores de abundancia y riqueza), de modo de comprender cuál es el rol que cumplen realmente los parches de pastizal remanente, evaluando las consecuencias demográficas para las especies que reproducen en paisajes fragmentados, y su potencialidad para el mantenimiento a largo plazo de las poblaciones nativas del pastizal pampeano. Estos interrogantes motivaron la realización del siguiente capítulo.

3.6. TABLAS

Tabla 1. Densidad (ind/ha) de dos grupos de especies de aves (media y DS) registradas en pastizales altos de *Cortaderia selloana* en parches pequeños con alta proporción de borde (PP-APB) y parches grandes con baja proporción de borde (PG-BPB) e inmersos en distintas matrices de paisaje, y en un pastizal sin fragmentar (Continuo) durante la primavera de 2010 en el sudeste de la región Pampeana. Para ver los nombres vulgares de las especies ver: Tabla 1 en el Capítulo II.

Especie	Agro			Forestal			Médano			Urbano			Continuo
	PP-APB	PG-BPB	PP-APB	PP-APB	PG-BPB	PG-BPB	PP-APB	PP-APB	PG-BPB	PP-APB	PP-APB	PG-BPB	
Aves de pastizal													
<i>Cistothorus platensis</i>	0,08 (0,29)	0,22 (0,66)	-	-	-	0,06 (0,25)	0,26 (0,45)	-	-	-	-	-	0,33 (0,48)
<i>Cranioleuca sulphurifera</i>	0,08 (0,29)	-	-	0,33 (0,50)	-	0,26 (0,60)	-	0,08 (0,29)	0,18 (0,40)	-	-	-	0,29 (0,46)
<i>Donacospiza albifrons</i>	0,08 (0,29)	-	-	-	-	0,13 (0,51)	-	-	0,09 (0,30)	-	-	-	0,05 (0,22)
<i>Embernagra platensis</i>	0,66 (0,88)	1,11 (0,92)	0,22 (0,55)	0,33 (0,50)	0,66 (0,88)	1,26 (0,88)	1,26 (0,88)	0,66 (0,77)	0,45 (0,52)	-	-	-	1,05 (1,02)
<i>Hymenops perspicillatus</i>	1,83 (1,03)	1,55 (1,33)	0,11 (0,32)	0,22 (0,44)	1,13 (0,91)	1,40 (1,05)	1,40 (1,05)	1,16 (1,19)	1,72 (1,34)	-	-	-	2,24 (0,83)
<i>Phacellodomus striaticollis</i>	0,16 (0,57)	0,11 (0,33)	-	0,11 (0,33)	0,06 (0,26)	-	-	0,16 (0,39)	0,09 (0,30)	-	-	-	0,05 (0,22)
<i>Pseudocolopteryx flaviventris</i>	-	0,22 (0,66)	0,11 (0,47)	0,22 (0,66)	0,33 (0,61)	0,06 (0,26)	0,06 (0,26)	0,08 (0,29)	0,27 (0,64)	-	-	-	0,38 (0,67)
<i>Pseudoleistes virescens</i>	1,66 (1,92)	1,88 (1,96)	-	-	0,60 (0,91)	1,20 (1,61)	1,20 (1,61)	0,83 (2,00)	1,63 (1,68)	-	-	-	0,29 (0,64)
<i>Rhynchotus rufescens</i>	0,08 (0,28)	0,33 (0,50)	-	-	0,13 (0,35)	0,13 (0,35)	-	-	-	-	-	-	0,19 (0,40)
<i>Sicalis luteola</i>	1,91 (2,64)	3,00 (2,45)	-	0,22 (0,44)	-	0,73 (1,43)	1,66 (1,55)	1,36 (1,91)	-	-	-	-	1,95 (2,04)
<i>Spartonoica maluroides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,05 (0,22)
Aves oportunistas del pastizal													
<i>Sporagra magellanica</i>	-	-	-	-	-	0,26 (1,03)	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mimus saturninus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0,27 (0,64)	-	-	-	-
<i>Agelaioides badius</i>	0,08 (0,29)	-	-	-	-	-	-	0,16 (0,57)	-	-	-	-	-
<i>Molothrus bonariensis</i>	0,33 (0,88)	0,44 (0,72)	-	-	-	-	-	-	0,27 (0,64)	-	-	-	-
<i>Pitangus sulphuratus</i>	0,38 (0,80)	-	0,05 (0,23)	0,22 (0,44)	-	-	-	0,16 (0,57)	-	-	-	-	-
<i>Poospiza nigrorufa</i>	-	-	-	-	-	-	-	0,16 (0,57)	0,09 (0,30)	-	-	-	0,09 (0,43)
<i>Sporophila caerulea</i>	-	0,22 (0,44)	-	-	-	-	-	-	0,09 (0,30)	-	-	-	-
<i>Troglodytes aedon</i>	-	-	0,11 (0,32)	0,33 (0,50)	-	-	-	-	0,27 (0,46)	-	-	-	-
<i>Tyrannus melancholicus</i>	0,16 (0,39)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tyrannus savana</i>	-	-	-	-	-	0,06 (0,25)	-	-	0,09 (0,30)	-	-	-	-
<i>Zenaida auriculata</i>	0,08 (1,75)	0,44 (1,01)	-	-	-	-	-	0,16 (0,57)	0,27 (0,90)	-	-	-	-
<i>Zonotrichia capensis</i>	0,29 (1,21)	1,44 (1,23)	0,44 (0,61)	1,22 (0,83)	0,80 (1,08)	0,86 (1,06)	0,91 (1,00)	0,81 (0,75)	0,61 (0,80)	-	-	-	-

Tabla 2. Resultados de modelos lineales generalizados mixtos que resultan de evaluar los efectos simples del tamaño y proporción de borde del parche (TyPB), matriz de paisaje y estacionalidad, y de sus interacciones, sobre el número de individuos y especies de dos grupos aves que utilizan los pequeños parches de pastizal de *Cortaderia selloana* en el sudeste de la región Pampeana.

	g.l.	Abundancia		Riqueza	
		χ^2	<i>P</i>	χ^2	<i>P</i>
<i>Aves de pastizal</i>					
TyPB:Matriz:Estación	9	9,0	0,432	6,6	0,676
Matriz:Estación	9	15,6	0,075	2,7	0,974
TyPB:Estación	3	2,9	0,406	1,1	0,776
TyPB:Matriz	3	7,6	0,054	9,8	0,020
Estación	3	139,3	<0,001	115,0	<0,001
Matriz	3	29,1	<0,001	—	—
TyPB	1	7,2	0,007	—	—
<i>Aves oportunistas del pastizal</i>					
TyPB:Matriz:Estación	9	15,9	0,068	8,5	0,476
Matriz:Estación	9	24,8	0,003	21,9	0,009
TyPB:Estación	3	4,0	0,251	1,5	0,668
TyPB:Matriz	3	6,7	0,081	5,2	0,153
Estación	3	—	—	—	—
Matriz	3	—	—	—	—
TyPB	1	1,0	0,310	2,4	0,117

Tabla 3. Contrastes a *posteriori* de Tukey de factores fijos que resultan de los MLGM comparando el número de individuos y especies de aves de pastizal (AdeP) entre niveles de tamaño y proporción de borde (TyPB) (parches pequeños con alta proporción de borde: PP-APB, y parches grandes con baja proporción de borde: PG-BPB), estaciones del año (primavera, verano, otoño e invierno) y matrices de paisaje (Agrícola, Forestal, Médano y Urbana).

Contrastes	Abundancia (AdeP)		Riqueza (AdeP)	
	Z	P	Z	P
<i>TyPB</i>				
PP-APB – PG-BPB	2,8	0,004	—	—
<i>Estación</i>				
Primavera – Verano	3,4	0,003	3,3	0,003
Primavera – Otoño	7,0	<0,001	7,8	<0,001
Primavera – Invierno	11,0	<0,001	8,2	<0,001
Verano – Otoño	3,8	<0,001	4,9	<0,001
Verano – Invierno	6,6	<0,001	5,4	<0,001
Otoño – Invierno	0,9	0,764	0,5	0,945
<i>Matriz</i>				
Agrícola – Forestal	6,2	<0,001	—	—
Agrícola – Médano	1,3	0,546	—	—
Agrícola – Urbano	1,4	0,428	—	—
Forestal – Médano	4,9	<0,001	—	—
Forestal – Urbano	4,1	<0,001	—	—
Médano – Urbano	0,3	0,988	—	—

Tabla 4. Contrastes a *posteriori* de Tukey de la interacción entre factores fijos que resultan de los MLGM comparando el número de especies de aves de pastizal (AdeP) entre pequeños parches de pastizal con alta proporción de borde (PP-APB) y parches grandes con baja proporción de borde (PG-BPB) en distintas matrices de paisaje (efecto tamaño y proporción de borde: TyPB), y entre matrices de paisaje con dos niveles de fragmentación (efecto matriz).

Contrastes	Riqueza (AdeP)	
	Z	P
<i>Efecto TyPB</i>		
Agrícola PP-APB – Agrícola PG-BPB	-1,3	0,553
Forestal PP-APB – Forestal PG-BPB	-3,4	0,002
Médano PP-APB – Médano PG-BPB	-0,9	0,845
Urbano PP-APB – Urbano PG-BPB	-0,0	0,999
<i>Efecto matriz</i>		
<i>PG-BPB</i>		
Agrícola – Forestal	3,3	0,008
Agrícola – Médano	1,4	0,687
Agrícola – Urbano	2,4	0,138
Forestal – Médano	-2,3	0,175
Forestal – Urbano	-0,9	0,951
Médano – Urbano	1,2	0,819
<i>PP-APB</i>		
Agrícola – Forestal	4,8	<0,001
Agrícola – Médano	0,7	0,983
Agrícola – Urbano	1,2	0,848
Forestal – Médano	-4,5	<0,001
Forestal – Urbano	-4,0	<0,001
Médano – Urbano	0,6	0,994

Tabla 5. Contrastes a *posteriori* de Tukey de la interacción entre factores fijos que resultan de los MLGM comparando el número de individuos y especies de aves oportunistas de pastizal (AOdeP) entre matrices de paisaje en distintas estaciones del año (efecto estación), y entre las estaciones del año en distintas matrices de paisaje (efecto matriz).

Contrastes	Abundancia (AOdeP)		Riqueza (AOdeP)	
	Z	P	Z	P
<i>Efecto estación</i>				
<i>Primavera</i>				
Forestal – Agrícola	-1,5	0,966	-0,8	1,000
Médano – Agrícola	-0,8	0,999	-0,5	1,000
Urbano – Agrícola	-0,7	1,000	-0,3	1,000
Médano – Forestal	0,6	1,000	0,2	1,000
Urbano – Forestal	0,6	1,000	0,4	1,000
Urbano – Médano	0,0	1,000	0,2	1,000
<i>Verano</i>				
Forestal – Agrícola	-0,5	1,000	-0,8	0,999
Médano – Agrícola	-2,5	0,420	-2,7	0,241
Urbano – Agrícola	0,2	1,000	0,0	1,000
Médano – Forestal	-2,0	0,808	-2,0	0,777
Urbano – Forestal	0,7	1,000	0,8	0,999
Urbano – Médano	2,7	0,253	3,0	0,130
<i>Otoño</i>				
Forestal – Agrícola	-0,4	1,000	-0,3	1,000
Médano – Agrícola	-1,2	0,996	-1,5	0,975
Urbano – Agrícola	0,1	1,000	0,4	1,000
Médano – Forestal	-0,8	1,000	-1,1	0,998
Urbano – Forestal	0,4	1,000	0,7	1,000
Urbano – Médano	1,3	0,991	1,9	0,837
<i>Invierno</i>				
Forestal – Agrícola	-0,7	1,000	-0,6	1,000
Médano – Agrícola	-3,5	0,040	-3,4	0,045
Urbano – Agrícola	-0,3	1,000	-0,6	1,000
Médano – Forestal	-2,3	0,513	-2,3	0,520
Urbano – Forestal	0,2	1,000	-0,0	1,000
Urbano – Médano	2,7	0,255	2,5	0,422
<i>Efecto matriz</i>				
<i>Agrícola</i>				
Primavera – Invierno	3,1	0,097	1,7	0,917
Verano – Invierno	2,4	0,455	2,1	0,713
Otoño – Invierno	-0,1	1,000	-0,4	1,000
Primavera – Otoño	2,4	0,508	1,5	0,974
Primavera – Verano	-0,5	1,000	0,2	1,000

Contrastes	Abundancia (AOdeP)		Riqueza (AOdeP)	
	Z	P	Z	P
Verano – Otoño	1,9	0,836	1,7	0,907
<i>Forestal</i>				
Primavera – Invierno	1,1	0,998	0,8	0,999
Verano – Invierno	1,7	0,919	1,0	0,999
Otoño – Invierno	0,0	1,000	-0,1	1,000
Primavera – Otoño	0,6	1,000	1,0	0,999
Primavera – Verano	1,1	0,998	0,2	1,000
Verano – Otoño	1,7	0,920	1,2	0,999
<i>Médano</i>				
Primavera – Invierno	3,8	<0,01	3,4	0,045
Verano – Invierno	2,4	0,504	1,8	0,878
Otoño – Invierno	2,0	0,775	1,5	0,967
Primavera – Otoño	2,8	0,233	2,6	0,353
Primavera – Verano	-2,1	0,676	-2,0	0,781
Verano – Otoño	0,4	1,000	0,3	1,000
<i>Urbano</i>				
Primavera – Invierno	1,5	0,977	1,3	0,994
Verano – Invierno	2,0	0,743	1,9	0,814
Otoño – Invierno	0,2	1,000	0,6	1,000
Primavera – Otoño	1,2	0,995	0,7	1,000
Primavera – Verano	0,6	1,000	0,7	1,000
Verano – Otoño	1,8	0,862	1,4	0,986

CAPÍTULO IV

**EFFECTO DE LA FRAGMENTACIÓN DEL PASTIZAL
Y DE LA MATRIZ DE PAISAJE SOBRE EL ÉXITO
REPRODUCTIVO DE AVES DE PASTIZAL EN
EL SUDESTE DE LA REGIÓN PAMPEANA**



EFECTO DE LA FRAGMENTACIÓN DEL PASTIZAL Y DE LA MATRIZ DE PAISAJE SOBRE EL ÉXITO REPRODUCTIVO DE AVES DE PASTIZAL EN EL SUDESTE DE LA REGIÓN PAMPEANA

4.1. RESUMEN

La fragmentación de los pastizales en el sudeste de Sudamérica ha afectado negativamente las aves de pastizal. Sin embargo, se desconoce cómo esta transformación impacta sobre el desempeño reproductivo de las aves y si la magnitud de dichos efectos puede estar modulada por las diferentes matrices de paisaje en que se encuentren inmersos los fragmentos. Para evaluar esto, se estimaron los efectos de la fragmentación del pastizal sobre la reproducción de aves de pastizal comparando la influencia combinada de la fragmentación y matriz de paisaje sobre el éxito de nidificación, parasitismo de cría y productividad del Pico de Plata (*Hymenops perspicillatus*) y del Pecho Amarillo (*Pseudoleistes virescens*). Se modeló la supervivencia de los nidos para determinar si los efectos de factores temporales y parasitismo de cría cambian debido a la fragmentación y tipo de matriz. La búsqueda y seguimiento de los nidos se realizó en pequeños parches de pastizal alto de *C. selloana* inmersos en diferentes matrices de paisaje (urbana y agroecosistema) y en una gran área de pastizal inmersa dentro de una reserva. El desempeño reproductivo fue adversamente afectado por la fragmentación. Sin embargo, estos efectos fueron condicionados por el tipo de matriz, y la respuesta no fue uniforme en ambas especies. Para el Pecho Amarillo la fragmentación provocó mayores tasas de parasitismo y menor productividad de pichones independientemente del tipo de matriz. Sin embargo, para el Pico de Plata se halló un efecto negativo de la fragmentación solo en parches inmersos en una matriz agrícola. Solo en los parches de matriz agrícola la supervivencia del nido del Pecho Amarillo se incrementó significativamente con la edad del nido, y para el Pico de Plata la supervivencia decreció con el avance de la temporada reproductiva. Los resultados muestran que el éxito de nidificación de las aves de pastizal, al menos en los pequeños parches agrícolas, fue bajo. Esto hace pensar que estos parches estarían funcionando como áreas negativas para la reproducción de los individuos, sin embargo se desconoce si la tasa de mortalidad supera la de natalidad, debido a ello se supone que aún con baja productividad de pichones los pequeños parches de pastizal siguen siendo de interés para conservar, particularmente como complemento de grandes pastizales dentro de reservas, los cuales en conjunto ayudarían a la dispersión y mantenimiento de las poblaciones de aves de pastizal a largo plazo.

4.2. INTRODUCCIÓN

Los pastizales son uno de los biomas más modificados sobre la Tierra, debido a que una gran proporción de ellos han sido reemplazados por campos de cultivos o están sujetos al pastoreo por ganado (Hannah et al. 1995). La pérdida y degradación de pastizales han afectado negativamente la diversidad a nivel global (Foley et al. 2005), y en particular algunas especies de pastizal han sufrido marcadas reducciones en su distribución y abundancia como consecuencia de la pérdida de pastizales (Donald et al. 2006, Askins et al. 2007, Azpiroz et al. 2012).

La pérdida y modificación de los pastizales usualmente resulta en una mayor fragmentación, con reducción de tamaño de los parches y un incremento de la distancia entre ellos (Wilcove et al. 1986, Andrén 1994). En general, las declinaciones poblacionales han estado asociadas al proceso de fragmentación, dado que las aves de pastizal tienen un menor éxito de nidificación en parches relativamente de menor tamaño como resultado del incremento de la depredación (Johnson y Temple 1990, Winter y Faaborg 1999, Herkert et al. 2003), y mayores tasas de parasitismo de cría (Johnson y Temple 1986, 1990; Walk 2001, Jensen y Finck 2004, Patten et al. 2006). A pesar del amplio soporte que sostienen estas generalizaciones, se han registrado inconsistencias incluso en sistemas bien estudiados. Por ejemplo, el éxito de nidificación puede claramente no estar influenciado por el tamaño del parche (Winter et al. 2006, Walk et al. 2010), o los efectos pueden ser pequeños y variables (Davis et al. 2006), o puede incluso existir un mayor éxito de nidificación en parches relativamente de menor tamaño (Skagen et al. 2005). El parasitismo de cría está asociado principalmente a los bordes forestados (Johnson y Temple 1990, Robinson et al. 1995), aunque, Pietz et al. (2009) encontraron menores tasas de parasitismo de cría cuando la abundancia y cobertura de árboles en el paisaje es mayor, incluso existe

una fuerte relación con la abundancia regional de aves parásitas (*Molothrus* spp.) (Herkert et al. 2003). Dado que los efectos son ambiguos el mayor desafío para el entendimiento de los efectos de la fragmentación de hábitat sobre las aves de pastizal es la variabilidad en las respuestas observadas en relación a la fragmentación, también conocida como *sensibilidad diferencial* (Walters 1998) que se manifiesta a través de diferentes regiones, paisajes, hábitats, especies y poblaciones.

En un paisaje fragmentado los parches de hábitat remanente se encuentran inmersos dentro de una matriz compuesta de hábitat que difiere del original (Wilcove et al. 1986). Diferentes matrices pueden contener diversos ensambles y número de depredadores, que afectan diferencialmente la depredación de nidos en hábitats fragmentados (Andrén 1995). En este sentido los efectos de la fragmentación pueden variar dependiendo del tipo de matriz, pudiendo incluso llegar a ser más relevante que el propio tamaño de los parches (Burger et al. 1994, Winter et al. 2000). Se espera que los mayores efectos ocurran cuando existe una mayor diferencia estructural entre el hábitat original y la nueva matriz circundante. Se ha encontrado que el éxito de nidificación declina hacia bordes de hábitats forestados, pero no hacia parches que limitan con caminos o campos agrícolas (Winter et al. 2000, Walk et al. 2010). En este sentido, se halló que la supervivencia de nidos fue mayor en pastizales en cercanía de campos cultivados o pasturas, que aquellos cercanos a bordes forestados (Bollinger y Gavin 2004). Sin embargo, también ha ocurrido que la depredación de nidos fue similar en parches de pastizal con bordes forestados y campos cultivados (Jensen y Finck 2004, Renfrew et al. 2005), incluso se registró mayor supervivencia de nidos en algunos sitios con bordes forestados (Ribic et al. 2012). Recientemente, se encontró que aunque las aves eviten nidificar cerca de bordes, la supervivencia diaria de los nidos no difirió entre diferentes tipos de bordes (Perkins et al. 2013). En consecuencia, la

evidencia en relación a los efectos de la matriz sobre las aves que utilizan los parches de pastizal ha sido ambigua (Lahti 2001, Johnson 2001). Existen varias explicaciones, pero una importante a considerar es la identidad de los depredadores de nidos (Chalfoun et al. 2002). La depredación de nidos de aves de pastizal no solo es debida a los depredadores que utilizan los bordes, sino también a los depredadores que habitan en los propios parches remanentes de pastizal (Pietz y Granfors 2000, Renfrew y Ribic 2003) como así también a aquellos de hábitos generalistas (Thompson et al. 1999, Renfrew y Ribic 2003). Por lo tanto, la importancia relativa de los efectos de matriz sobre el éxito de nidificación probablemente dependerá de cómo la matriz module el ensamble de depredadores (i.e., facilitando o impidiendo el acceso de ciertos depredadores a los parches), su abundancia y actividad (Ribic et al. 2009, 2012).

En aves el éxito reproductivo usualmente varía a lo largo de la temporada reproductiva en un sitio en particular, y en general las nidadas que comienzan tempranamente en la temporada tienen mayor probabilidad de tener éxito que aquellas hacia fines de la misma (Perrins 1970, Price et al. 1988, Grant et al. 2005; pero ver Winter 1999, Wilson et al. 2007) posiblemente debido a que los depredadores desarrollan una imagen de búsqueda de los nidos (Nams 1997). El riesgo de depredación también puede variar entre las etapas del ciclo de nidificación (i.e., durante la puesta de huevos, incubación y período de pichones). Estudios realizados en las regiones templadas de Norteamérica (Winter 1999, Peak et al. 2004, Grant et al. 2005) han revelado también que las tasas de supervivencia del nido en aves de pastizal se incrementan con la edad del mismo. Este incremento puede ocurrir debido a que nidos más vulnerables (i.e., es decir aquellos ubicados en sitios de baja calidad) son depredados tempranamente durante el ciclo de nidificación (Martin et al. 2000). Considerando que los pequeños parches de pastizal son

sitios de baja calidad para nidificar, dado por una mayor accesibilidad para depredadores de nidos respecto a pastizales no fragmentados, se hipotetiza que en pequeños parches de pastizal los depredadores de nidos desarrollarán relativamente una mayor imagen de búsqueda, con la consecuente disminución de la supervivencia de los nidos conforme avance la temporada reproductiva. También se hipotetiza que los nidos quedarán más expuestos a ser depredados dada la baja calidad de los parches de pastizal, y en consecuencia la supervivencia del nido se incrementará con la edad del mismo. Las predicciones solo se limitan a los efectos de la fragmentación, dado que se desconoce qué efectos implican las diferentes matrices de paisaje sobre la supervivencia de los nidos.

Los pastizales del sureste de Sudamérica (SESA), conforman uno de los mayores ecosistemas de pastizal en el Neotrópico, y han sido transformados por el desarrollo de la industria ganadera, agricultura, y forestaciones (Soriano et al. 1991, Overbeck et al. 2007). La homogeneización de hábitat en los agroecosistemas del SESA ha afectado negativamente la diversidad de aves, conduciendo a extinciones locales, y marcadas declinaciones poblacionales durante los últimos 100 años (Di Giacomo y Di Giacomo 2004, Codesido et al. 2011). Como resultado, 22 especies se encuentran consideradas globalmente amenazadas o cercanas a la amenaza, y muchas otras en peligro a nivel nacional o regional (ver Azpiroz et al. 2012). Específicamente, dentro del SESA, la región Pampeana ha sido altamente transformada (Baldi et al. 2006), y la mayor parte de los pastizales altos nativos se conservan distribuidos solo en la porción este de la región, debido a que estas áreas son inadecuadas para el desarrollo de la agricultura intensiva dado que sus suelos son salobres, arenosos e inundables (León et al. 1984, Viglizzo et al. 2001). Estos parches remanentes de pastizal consisten principalmente en pastizales altos

dominados por *Cortaderia selloana* (Bilenca y Miñarro 2004). Estos pastizales son un hábitat crítico para la conservación de las aves pampeanas dado que muchas especies muestran una fuerte dependencia de estos ambientes como sitios de forrajeo y nidificación (ver Capítulo II). Los pastizales altos se encuentran representados por parches de distintos tamaños, que abarcan desde grandes extensiones uniformes dentro de reservas naturales (Bilenca y Miñarro 2004) a parches de reducido tamaño inmersos en matrices heterogéneas de paisaje como las urbanizaciones y agroecosistemas (ver Capítulo III). Si bien la fragmentación del hábitat es un factor clave que ha promovido las declinaciones poblacionales de aves, no se han realizado estudios sobre el éxito reproductivo de las aves pampeanas. La mayor parte del conocimiento sobre los efectos de la fragmentación del pastizal y los efectos de borde provienen de los pastizales templados de Norteamérica (ej., Winter et al. 2000, Herkert et al. 2003, Ribic et al. 2009). Debido a ello una revisión reciente sobre la ecología de las aves de los pastizales del SESA destaca en forma prioritaria la necesidad de evaluar cómo la fragmentación del hábitat y los efectos de la matriz de paisaje impactan sobre el desempeño reproductivo (ver Azpiroz et al. 2012). En este sentido, el objetivo de este capítulo fue estimar los efectos de la fragmentación sobre la reproducción de aves de pastizal comparando la influencia combinada de la fragmentación (parches pequeños vs. pastizales continuos) y matriz de paisaje (urbana vs. agroecosistema) sobre el éxito de nidificación, el parasitismo de cría, la productividad de pichones, y la variación temporal (i.e., fecha de puesta y edad del nido) de la tasa de supervivencia del nido de dos especies de aves nidificantes del pastizal, el Pico de Plata (*Hymenops perspicillatus*) y el Pecho Amarillo (*Pseudoleistes virescens*).

4.3. MÉTODOS

4.3.1. Área de estudio

El estudio se realizó a largo de una faja costera de 135 km de largo en el sudeste de la región Pampeana (Cabrera 1976) en la provincia de Buenos Aires. De los cinco sitios de muestreo a lo largo de esta faja el más al norte se ubicó en cercanías a la ciudad de Villa Gesell (37° 13' S, 57° 05' O), mientras el sitio más al sur se localizó próximo a la ciudad de Miramar (38° 14' S, 57° 48' O). El área de estudio incluye la Reserva de Biosfera Laguna Costera Mar Chiquita (37° 40' S, 57° 23' O) de 26,488 ha, de aquí en adelante “reserva” (Isacch 2008). Esta reserva es una de las de mayor importancia para la región Pampeana dado que soporta una alta biodiversidad y conserva una amplia variedad de hábitats (Isacch 2008). El paisaje que rodea la reserva está dominado por un mosaico de ambientes naturales y agroecosistemas, los cuales incluyen pastizales naturales, lagunas pampeanas y arroyos, cultivos y pasturas implantadas, forestaciones exóticas, y zonas urbanas (Vervoort 1967, Isacch et al. 2006). El principal uso de los pastizales naturales es el pastoreo por ganado (80%), mientras que los cultivos ocupan menos del 10% del área (León et al. 1984). La temperatura media anual es ~15 °C, con veranos más cálidos e inviernos fríos (rango de temperatura media en enero: 21,5-23,5 °C, rango de temperatura media en julio: 7,5-9,5 °C (Soriano et al. 1991). La precipitación media anual varía entre 800-1000 mm anuales, con precipitaciones más intensas durante el verano (diciembre-marzo) y menores en invierno (junio-julio) (Martos et al. 2004).

4.3.2. Especies de estudio

El Pico de Plata (~20 g; ver Fig. 1) es un miembro de la familia Tyrannidae que habita mayormente paisajes abiertos, pastizales en cercanía de cuerpos de agua, humedales,

y campos de pastoreo, e incluso bordes de cultivos (Fitzpatrick 2004). Esta especie se distribuye desde el sur de la Argentina hasta Paraguay, centro de Bolivia, Uruguay, y sureste de Brasil (Fitzpatrick 2004). En la zona de estudio el Pico de Plata está presente durante primavera y verano (ver Capítulo II), y utiliza consistentemente los pastizales altos de *C. selloana* desde mediados de septiembre a principios de febrero para nidificar (Pretelli e Isacch 2013). En el interior de las matas construye su nido en forma de tasa, con un tamaño modal de puesta de dos huevos (ver Fig. 1). El período de incubación tiene una duración promedio de 16 días, mientras que los pichones permanecen en el nido en promedio unos 14 días (Pretelli e Isacch 2013). El Pico de Plata presenta un marcado dimorfismo sexual en la coloración, ya que los machos tienen un plumaje negro que contrasta con el blanco de sus plumas primarias, notable mayormente en vuelo, mientras las hembras son menos llamativas y presentan un color marrón oscuro y rufo (Fitzpatrick 2004) (ver Fig. 1).



Figura 1. Hembra (1) y macho (2) de Pico de Plata (*Hymenops perspicillatus*) posados sobre espigas de Cortadera (*Cortaderia selloana*). Continúa en la próxima página.

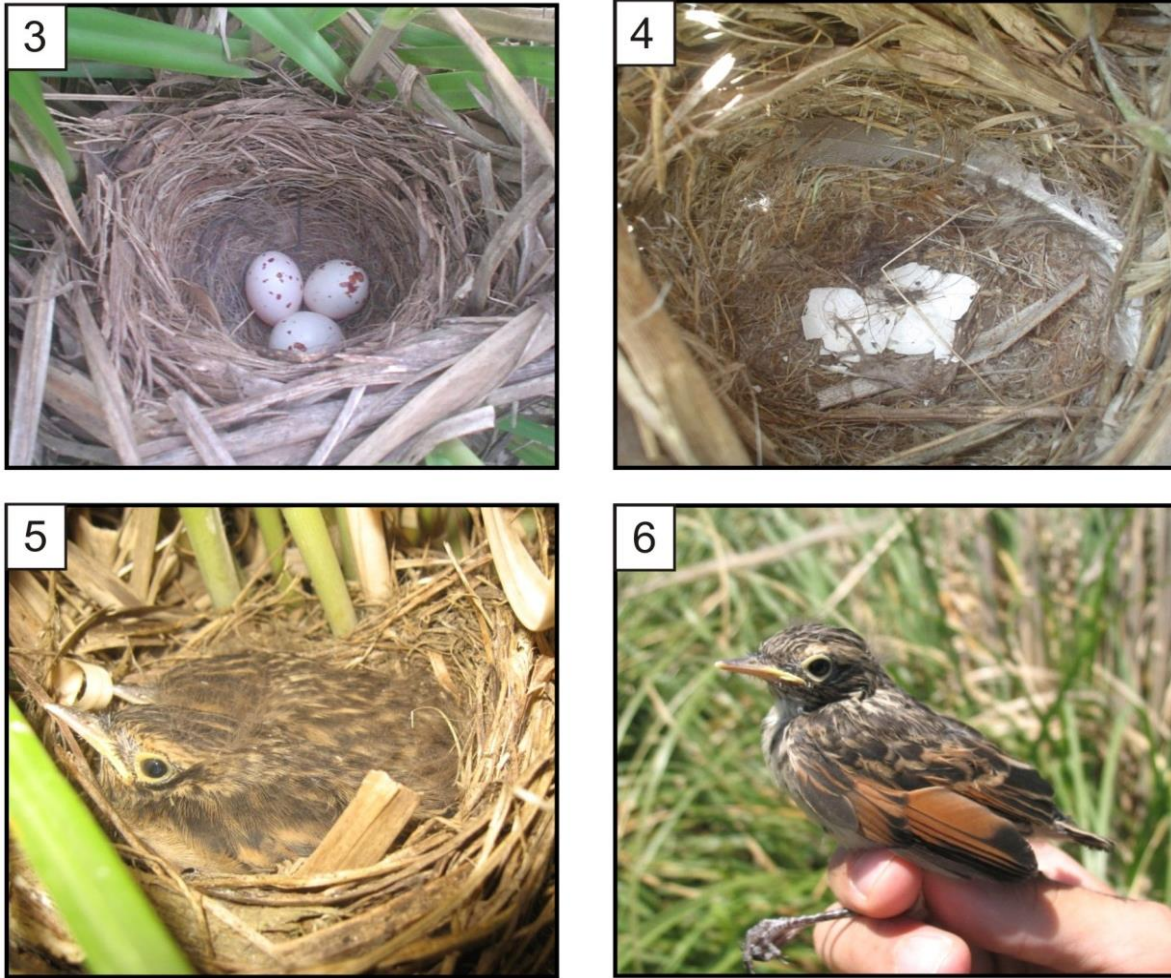


Figura 1. Nidos construidos en el interior de la mata de Cortadera con huevos (3), y depredado (4). Nido con pichones (5), y pichón ya fuera del nido (6).

El Pecho Amarillo (~80 g; ver Fig. 2) es un miembro de la familia Icteridae que habita pastizales húmedos en el noreste de Argentina, Uruguay, y sureste de Brasil (Ridgely y Tudor 1989). En la zona de estudio, esta especie está presente durante todo el año (ver Capítulo II), y reproduce desde mediados de septiembre a mediados de diciembre (Mermoz y Reboreda 1998). Construyen nidos abiertos entre 0,5 a 1,5 m sobre el suelo en matas de pajonal (ver Fig. 2). En general, se agrupan para nidificar y los nidos pueden encontrarse a distancias que van desde 4 m hasta cientos de metros entre sí, pero sin que en ningún caso

se observen interacciones agonísticas entre los individuos (Orians et al. 1977). La puesta consiste en cuatro o cinco huevos, y la incubación de los mismos comienza con la puesta del anteuúltimo huevo. Los pichones nacen en promedio luego de 13 días de incubación, y abandonan el nido en promedio luego de los 11 días de vida (Mermoz y Reboresda 1998). Es una especie monógama, y la incubación queda exclusivamente a cargo de la hembra (Orians 1980). Esta especie tiene un sistema de cría cooperativa, y a partir del comienzo de la incubación pueden intervenir otros individuos, los ayudantes en el nido (Skutch 1961), que junto con el padre proveen de alimento a la hembra mientras incubaba (Orians et al. 1977). Al producirse la eclosión de los pichones puede aumentar el número de ayudantes que les proveen alimento junto con ambos padres. Además, los ayudantes colaboran en la defensa del nido contra depredadores y parásitos de cría (Orians et al. 1977). Esta especie es frecuentemente parasitada por el Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*) (Mermoz y Reboresda 1998) (ver Fig. 2).



Figura 2. Pecho Amarillo (*Pseudoleistes virescens*) posado sobre una espiga de Cortaderia (*Cortaderia selloana*) (1). Nido con huevos, no parasitado (2). Continúa en la próxima página.



Figura 2. Nido con huevos y parasitado con huevos de Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*) (3). Nido depredado (4). Nido con dos pichones de Pecho amarillo y un pichón de Tordo Renegrado (5). Nido con cinco pichones de Pecho Amarillo (6).

Se seleccionaron ambas especies como modelos de estudio debido a que son conspicuas, abundantes, y tienen una alta afinidad por los pastizales altos de *C. selloana* para nidificar (ver Capítulo II). Si bien estas especies no se encuentran amenazadas (BirdLife 2014), su abundancia ha declinado e incluso han desaparecido en vastas áreas de la región Pampeana producto del reemplazo de los pastizales nativos por cultivos y pasturas (Codesido et al. 2011).

4.3.3. *Diseño de muestreo*

Para estimar los efectos de la fragmentación del pastizal sobre el desempeño reproductivo de aves de pastizal, se comparó su éxito reproductivo entre una gran área de pastizal sin fragmentar (i.e., reserva), la cual representa la condición original del pastizal, y el pastizal fragmentado representado por pequeños parches, los cuales se encuentran inmersos en una matriz de paisaje de diferentes usos de la tierra. Se seleccionaron dos pequeños parches de pastizal para cada uno de los dos tipos de matrices que dominan en el área de estudio. En la reserva, donde el pastizal es un gran continuo, se muestreó en dos sitios (equivalente a parches) suficientemente separados de modo de incluir variabilidad y evitar el efecto sitio. Con este diseño de muestreo, se evaluó el efecto de la fragmentación del hábitat de pastizal (parches vs. reserva), y el efecto del tipo de matriz sobre los pequeños parches de pastizal.

Dos pequeños parches (0,7 y 4,5 ha) estuvieron situados en una matriz de paisaje agrícola (de aquí en adelante “parches agrícolas”) y otros dos (2,2 y 4,4 ha) en una matriz urbana (de aquí en adelante “parches urbanos”). Durante el período de muestreo los parches agrícolas estuvieron rodeados por una combinación de campos de pasto corto, y con cultivos de maíz y soja. Los parches urbanos son pequeños parches de pastizal que han quedado inmersos dentro de zonas urbanizadas dominadas por casas, áreas parquizadas y árboles dispersos. Para caracterizar el tipo de matriz rodeando al parche de pastizal (i.e., agrícola y urbana), se consideró al uso dominante en un radio de 1,5 km desde el centro de los parches estudiados. Dado que el tamaño y forma de los parches puede modular el acceso de los depredadores a los nidos y cambiar los efectos de borde (Lahti 2001), los parches seleccionados tuvieron similar relación perímetro/área. El área y perímetro de cada parche fue determinado con una herramienta on-line (Free Map Tools

2007). El área de estudio fue cubierta por una imagen de alta resolución tomada del programa Google Earth (fecha 01 de julio de 2011), donde los parches previamente geoposicionados fueron fácilmente reconocidos. La relación perímetro/área promedió $4,55 \text{ m}^{-1}$ en los parches agrícolas, y $4,05 \text{ m}^{-1}$ en los parches urbanos. En la reserva, los pastizales de *C. selloana* se extienden ~900 ha, pero la búsqueda de nidos se concentró en dos sitios permanentes de 10 ha cada uno, los cuales estuvieron ubicados a una distancia $> 1,5 \text{ km}$ de los bordes de la reserva. Además, se tuvo constancia de que los parches y sitios dentro de la reserva no hubieran sido quemados o pastoreados al menos tres años antes de ser muestreados (ver Capítulo II: sección 2.3.2.), presentando una homogeneidad específica y estructural entre los parches entre tratamientos.

4.3.4. *Monitoreo de nidos*

Durante dos temporadas reproductivas (septiembre 2011-enero 2012; septiembre 2012-enero 2013) se realizaron búsquedas sistemáticas de nidos en los parches y en la reserva. Una vez hallados se registró la ubicación del nido con GPS y se marcó el área de nidificación con cintas plásticas para facilitar su posterior seguimiento. Los nidos fueron visitados a intervalos de 3 a 5 días siguiendo procedimientos estándares de modo de evitar atraer depredadores a los nidos (Martin y Geupel 1993). Los nidos fueron controlados hasta que fueran abandonados, depredados, o produjeran pichones. En cada visita, se registró la pérdida de huevos o pichones y la presencia de adultos en cercanía del nido. La presencia continuada de huevos luego de su fecha estimada de eclosión y/o la ausencia de los parentales fueron criterios utilizados para considerar un nido como abandonado. Se consideró que un nido fue depredado cuando entre dos visitas consecutivas desaparecía la puesta completa, o cuando los pichones desaparecían del nido antes de su fecha estimada de

abandono del nido. Se consideró un nido exitoso si al menos los parentales criaban un pichón con éxito. En nidos de Pecho Amarillo se registró también el parasitismo de cría. Se consideró tanto la presencia de huevos parásitos, como la picadura de huevos por tordos (*Molothrus* spp.), o pichones de tordos como evidencia de parasitismo de cría. Los huevos que son picados por el Tordo Renegrido usualmente tienen uno o más pequeñas perforaciones (Massoni y Reboreda 2002).

4.3.5. *Análisis de datos*

Se calculó una tasa estimada de éxito de nidificación utilizando el estimador diario de supervivencia disponible en el programa MARK (White y Burnham 1999). La tasa de supervivencia diaria (TSD) fue luego utilizada para estimar la probabilidad acumulada para la supervivencia del nido. La duración del ciclo de nidificación (i.e., desde la puesta del huevo hasta la salida de volantones) fue obtenida de la literatura, 31 días para el Pico de Plata (Pretelli e Isacch 2013), y 28 días para el Pecho Amarillo (Mermoz y Reboreda 1998). La varianza para la probabilidad acumulada de supervivencia fue aproximada mediante el método delta (ver Rotella 2005, Powell 2007). Las comparaciones de supervivencia entre situaciones (i.e., parches agrícolas, parches urbanos, y reserva) para cada especie, y entre especies para cada situación fueron realizadas utilizando el programa CONTRAST (Hines y Sauer 1989).

Se seleccionaron factores temporales que pueden influenciar la supervivencia del nido: (1) la edad del nido (día 0 = es el día que el primer huevo es puesto) y (2) la fecha dentro de la temporada reproductiva (i.e., fecha dentro de la temporada en la que se activa un nido, que comienza con la puesta del primer huevo). Dado que el parasitismo de cría reduce el éxito reproductivo del Pecho Amarillo (Mermoz 1996, Duré Ruiz et al. 2008) los

modelos también incluyeron al parasitismo (i.e., parasitado/no parasitado) como covariable. Además, se incluyó en los modelos el año y el parche de nidificación para controlar por diferencias en la supervivencia del nido entre temporadas reproductivas y parches de nidificación, respectivamente.

Para nidos hallados en construcción o puesta de huevos se pudo determinar directamente la fecha de inicio de puesta ($n = 21$ nidos de Pico de Plata, y $n = 26$ nidos de Pecho Amarillo). Para nidos que fueron encontrados durante el período de incubación las fechas de inicio de puesta fueron asignadas retrotrayendo los días desde la fecha de eclosión ($n = 54$ nidos de Pico de Plata, y $n = 29$ nidos de Pecho Amarillo), y para aquellos nidos hallados con pichones ($n = 21$ nidos de Pico de Plata, y $n = 19$ nidos de Pecho Amarillo), a partir del peso de los mismos (M.G. Pretelli, datos no publicados; Mermoz 1996).

Para 29 nidos de Pico de Plata que fueron hallados y depredados durante el período de incubación, se estimó la fecha de inicio de puesta ($\pm 1-5$ días) asumiendo que el período observado fue intermedio entre el fin de la puesta (edad del nido = 2 días) y la eclosión (edad del nido = 17 días; i.e., si un nido fue observado durante 4 días, se consideró que este fue observado entre los días 8-11 de edad del nido; y si fue observado durante seis días se consideró que fue observado entre los días 7-12 de edad del nido). El mismo criterio fue aplicado en 12 nidos de Pecho Amarillo, pero en este caso las edades de los nidos fueron cuatro y 17 días, respectivamente.

Para el Pico de Plata se estandarizó el período de observación para cada intento de nidificación estableciendo una duración máxima de 31 días (17 días para las etapas de puesta e incubación, y 14 días para la etapa de pichones; Pretelli e Isacch 2013). Para el Pecho Amarillo este período fue de 28 días (17 días para las etapas de puesta e incubación,

y 11 días para la etapa de pichones; Mermoz y Reboreda 1998). Los períodos de observación comenzaron cuando el primer huevo era puesto (para aquellos nidos hallados en construcción), o el día en que el nido fue encontrado.

Para estimar la tasa de supervivencia diaria del nido en cada situación (i.e., parches agrícolas, parches urbanos, y reserva) se utilizaron los modelos de supervivencia del nido en el programa MARK (White y Burnham 1999). Se codificaron las historias de monitoreo siguiendo a Dinsmore et al. (2012) y se calculó el número de días de cada historia de monitoreo relativo a la fecha de encuentro del primer nido hallado considerando ambas temporadas reproductivas. Para el Pico de Plata: Día 1 = 10 de octubre en parches urbanos, Día 1 = 11 de octubre en parches agrícolas, y Día 1 = 14 de octubre en la reserva. Para el Pecho Amarillo: Día 1 = 15 de septiembre en parches agrícolas y en la reserva; y Día 1 = 24 de septiembre en parches urbanos.

Para comparar los modelos se utilizó el criterio de información de Akaike corregido (AIC_c) para muestras pequeñas basado en el método de máxima verosimilitud (Burnham y Anderson 2002). Los modelos fueron construidos sin estandarizar las covariables y con la función de enlace “*logit*”, a excepción del modelo sin covariables (modelo nulo) donde se utilizó la función *sin* (Dinsmore et al. 2002). Para evaluar los efectos de las covariables y cómo estos varían entre las tres situaciones para cada especie se construyeron los mismos modelos incorporando solo combinaciones de covariables individuales. De las covariables edad del nido y fecha de la temporada se analizaron sólo los efectos lineales. Los modelos fueron ordenados y comparados usando el valor de ΔAIC_c el cual estima la diferencia relativa entre el modelo mejor ranqueado con cada uno de los otros modelos. Aquellos modelos con un valor de $\Delta AIC_c \leq 2$ fueron considerados igualmente parsimoniosos

(Burnham y Anderson 2002, 2004). También se reportan los parámetros estimados del mejor modelo ranqueado (Burnham y Anderson 2002).

Para estimar diferencias en la productividad (i.e., n° de pichones exitosos por nido) entre las tres situaciones (i.e., parches agrícolas, parches urbanos, y reserva) se utilizó un Modelo Lineal Generalizado Mixto (en adelante, MLGM) con estructura de error binomial negativa y función de enlace “*logit*”. Por otro lado, se comparó la tasa de parasitismo de cría (i.e., n° de nidos parasitados/nidos totales) entre las tres situaciones también utilizando MLGM pero en este caso con estructura de error binomial (dos valores posibles: 0 si no ocurrió parasitismo, 1 si el nido fue parasitado) y función de enlace “*logit*” (Crawley 2007). La identidad del parche de nidificación y temporada reproductiva fueron incluidas como factores aleatorios dado la no independencia de los datos entre los nidos del mismo parche y temporada. El ajuste de los modelos fue visualmente estimado inspeccionando los gráficos de alejamiento (*deviance*) residual estandarizado para cada modelo. Se estimó la bondad de ajuste de los modelos y se estimó el factor de inflación de la varianza (\hat{c}) como la *deviance* residual dividido los grados de libertad (Crawley 2007). Los MLGMs fueron ajustados usando la función *glmmadmb* del paquete *glmmADMB* (Fournier et al. 2012, Skaug et al. 2013), y utilizando el programa estadístico R versión 3.0.1 (R Development Core Team 2013). El nivel de significancia de todas las pruebas estadísticas fue de $P < 0,05$. Los valores son reportados con valores de media \pm error estándar.

4.4. RESULTADOS

Se monitorearon 38 nidos de Pico de Plata en los parches agrícolas (18 en 2011-2012 y 20 en 2012-2013), 20 nidos en los parches urbanos (diez en 2011-2012 y diez in 2012-2013) y 38 nidos en la reserva (12 en 2011-2012 y 26 en 2012-2013). En los parches agrícolas el monitoreo abarcó 60 días (23 octubre-22 diciembre), en los parches urbanos 54

días (26 octubre-19 diciembre), y en la reserva 54 días (24 octubre-17 diciembre), con un total de 260, 267, y 565 días de exposición, respectivamente (Fig. 3). Se hallaron 21 nidos en construcción o período de puesta, 54 durante la incubación, y 21 con pichones en el nido.

El porcentaje de nidos exitosos (i.e., que criaron al menos un pichón) varió del 29 al 60%, dependiendo del sitio de nidificación. La depredación de nidos varió del 26 al 71%. Solo se registraron nidos abandonados en los parches urbanos (Tabla 1). La proporción de nidos exitosos en cada sitio fue similar entre temporadas reproductivas (reserva: $\chi^2 = 1,54$, g.l. = 1, $P = 0,21$; parches urbanos: $\chi^2 = 0,95$, g.l. = 1, $P = 0,32$; y parches agrícolas: $\chi^2 = 0,75$, g.l. = 1, $P = 0,38$).

Se monitorearon 36 nidos de Pecho Amarillo en parches agrícolas (nueve en 2011-2012 y 27 en 2012-2013), 17 en parches urbanos (seis en 2011-2012 y 11 en 2012-2013), y 21 en la reserva (ocho en 2011-2012 y 13 en 2012-2013). En los parches agrícolas el monitoreo de nidos abarcó 63 días (18 septiembre-20 noviembre), en los parches urbanos 56 días (5 octubre-30 noviembre), y en la reserva 63 días (18 septiembre-20 noviembre) con un total de 317, 169, y 204 días de exposición, respectivamente (Fig. 4). Se hallaron 26 nidos durante la etapa de construcción y puesta de huevos, 29 durante incubación, y 19 con pichones en el nido. El porcentaje de nidos exitosos varió del 39 al 72,7%. La depredación varió del 22,7 al 50%, y el abandono de nidos del 4,5 al 11% (Tabla 1). La proporción de nidos exitosos fue similar entre temporadas reproductivas en cada sitio (reserva: $\chi^2 = 1,17$, g.l. = 1, $P = 0,28$; parches urbanos: $\chi^2 = 0,01$, g.l. = 1, $P = 0,94$; y parches agrícolas: $\chi^2 = 0,21$, g.l. = 1, $P = 0,65$).

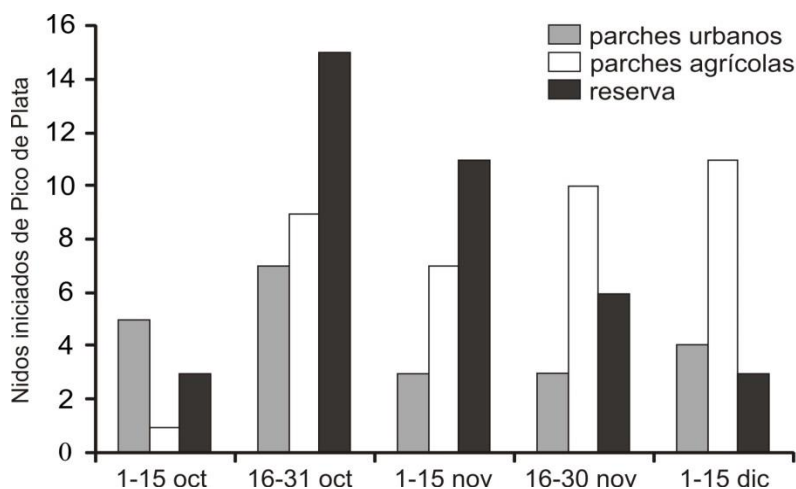


Figura 3. Número de nidos de Pico de Plata iniciados durante las temporadas reproductivas de 2011-2012 y 2012-2013 en pastizales de *Cortaderia selloana* inmersos en una matriz agrícola y urbana, y en un pastizal continuo dentro de una reserva en el sudeste de la región Pampeana.

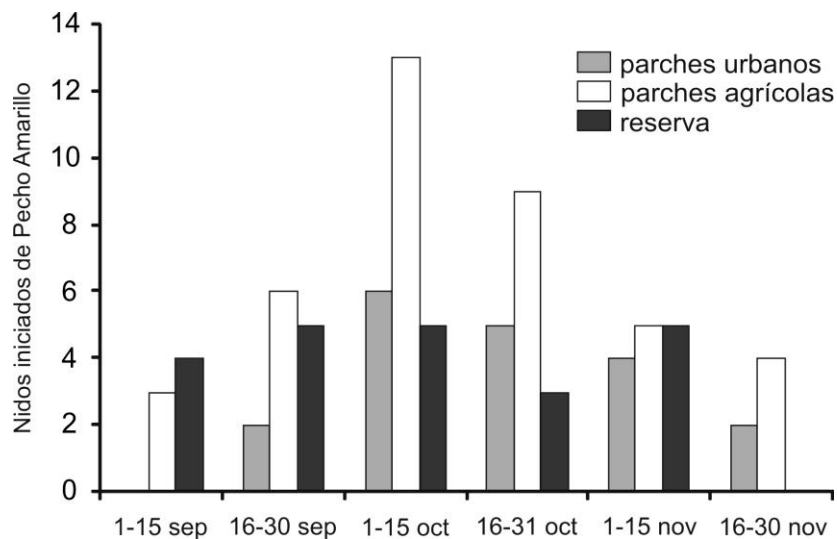


Figura 4. Número de nidos de Pecho Amarillo iniciados durante las temporadas reproductivas de 2011-2012 y 2012-2013 en pastizales de *Cortaderia selloana* inmersos en una matriz agrícola y urbana, y en un pastizal continuo dentro de una reserva en el sudeste de la región Pampeana.

4.4.1. Supervivencia del nido

Para el Pico de Plata la supervivencia diaria del nido varió entre 90 a 98%, dependiendo del año y el sitio de nidificación; la TSD para los dos años combinados en los

parches agrícolas fue del 91%, en los parches urbanos del 98%, y en la reserva del 97% (Tabla 2). La probabilidad de supervivencia acumulada del nido fue 0,073 en los parches agrícolas, 0,535 en los parches urbanos, y de 0,467 en la reserva. Comparaciones de supervivencia *a posteriori* entre sitios mostró diferencias significativas entre la reserva y parches agrícolas ($\chi^2 = 24,83$, g.l. = 1, $P < 0,001$), entre los parches urbanos y agrícolas ($\chi^2 = 11,20$, g.l. = 1, $P < 0,001$), pero no hubo diferencias entre parches urbanos y la reserva ($\chi^2 = 0,18$, g.l. = 1, $P = 0,664$) (Fig. 5). La TSD para el Pecho Amarillo varió entre 93 a 98%, dependiendo el año y el sitio de nidificación. La TSD considerando ambos años de muestreo fue del 94% en los parches agrícolas, del 96% en los parches urbanos, y del 97% en la reserva (Tabla 2). La probabilidad de supervivencia acumulada del nido fue 0,200 en los parches agrícolas, 0,362 en los parches urbanos, y de 0,526 en la reserva. Comparaciones de supervivencia *a posteriori* entre sitios mostró diferencias entre la reserva y los parches agrícolas ($\chi^2 = 7,10$, g.l. = 1, $P = 0,007$), no así entre los parches urbanos y agrícolas ($\chi^2 = 2,32$, g.l. = 1, $P = 0,127$), y entre los parches urbanos y la reserva ($\chi^2 = 1,00$, g.l. = 1, $P = 0,315$) (Fig. 5). La supervivencia entre especies difirió en los parches agrícolas ($\chi^2 = 8,45$, g.l. = 1, $P < 0,001$), no así en los parches urbanos ($\chi^2 = 0,97$, g.l. = 1, $P = 0,322$) y en la reserva ($\chi^2 = 0,17$, g.l. = 1, $P = 0,670$) (Fig. 5).

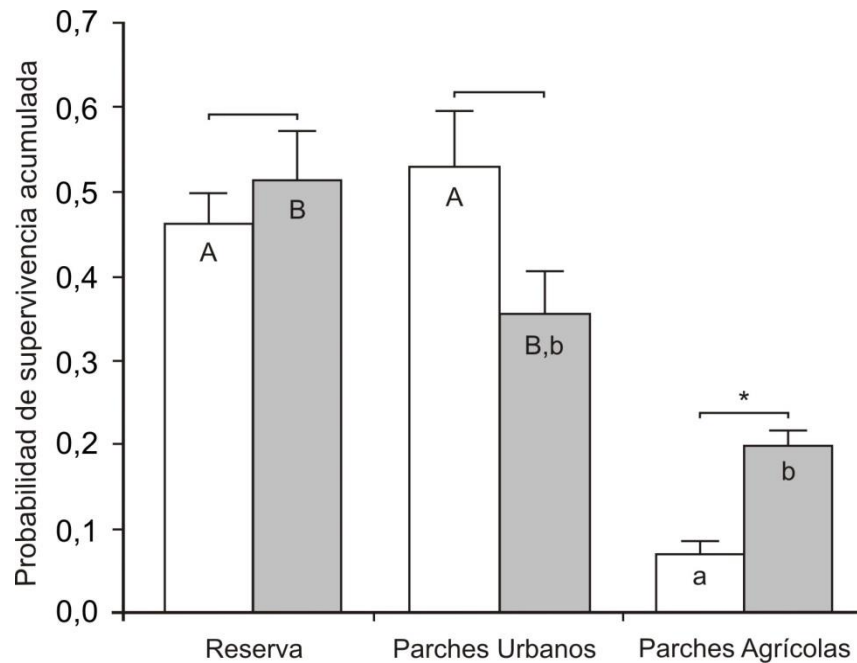


Figura 5. Éxito de nidificación acumulado de Pico de Plata (barras blancas) y Pecho Amarillo (barras grises) mostrando la variación específica nidificando en tres situaciones en el sudeste de la región Pampeana. La supervivencia acumulada es la probabilidad de que un nido sobreviva tanto los períodos de incubación como el de pichones. Los errores estándar fueron calculados según el método delta. Letras A, a (Pico de Plata) y B, b (Pecho Amarillo) indican diferencias significativas entre situaciones. El asterisco encima de la línea horizontal indica diferencias entre especies.

Los modelos que mejor explicaron la supervivencia de nidos difirieron entre especies y sitios. Para el Pico de Plata en la reserva y en los parches urbanos el modelo nulo $S(.)$ fue elegido como el mejor modelo, dado que este tuvo buen soporte ($\Delta AIC_c \leq 2$) y el menor número de parámetros (Tabla 3). Aunque la TSD en la reserva mostró una tendencia a estar positivamente relacionada con la edad del nido (incrementando linealmente con la edad del nido) (Fig. 6a), y en los parches urbanos una tendencia negativa con la fecha de temporada (decreciendo con el avance de la temporada) (Fig. 6c), los intervalos de confianza del 95% contienen el cero (ver Tabla 4) lo que sugiere ausencia de efecto significativo de la edad y fecha de puesta sobre la supervivencia del nido. En los parches

agrícolas la fecha de puesta fue el predictor de mayor importancia y tuvo un efecto significativo (el intervalo de confianza del 95% excluyó al cero, ver Tabla 4) sobre la TSD del nido, decreciendo linealmente con el avance de la temporada reproductiva (Fig. 6c).

Para el Pecho Amarillo en la reserva y en los parches urbanos el modelo nulo $S(.)$ fue el mejor comparado con otros que incorporaron una o más variables (Tabla 3). Particularmente, en los parches urbanos cinco modelos que incorporaron la edad del nido tuvieron un ajuste similar pero, el intervalo de confianza del 95% incluyó al cero (Tabla 4), sugiriendo una ausencia de efecto significativo sobre la supervivencia del nido. El modelo nulo tuvo igual soporte comparado con estos cinco modelos y el menor número de parámetros entre todos los mejores modelos examinados (Tabla 3). En los parches agrícolas la edad fue el mejor predictor, y tuvo un efecto significativo (el intervalo de confianza del 95% excluyó al cero, ver Tabla 4) sobre la supervivencia del nido dado que esta se incrementó linealmente con la edad del nido (Fig. 6b). El avance de la fecha de puesta no tuvo un efecto significativo sobre la TSD, sin embargo, mostró tendencias opuestas entre sitios, decreciendo en la reserva y en los parches urbanos, e incrementándose en los parches agrícolas (Fig. 6d). En la reserva el parasitismo de cría de tordos estuvo negativamente relacionado con la TSD del nido, pero positivamente en los parches agrícolas y urbanos, sin embargo el intervalo de confianza del 95% fue amplio (reserva: $B = -0,44$, 95% CI: -2,67 a 1,78; parches agrícolas: $B = 0,45$, 95% CI: -0,53 a 1,44; parches urbanos: $B = 0,37$, 95% CI: -1,15 a 1,91) e incluyó al cero, lo que sugiere una ausencia de efecto del parasitismo de cría en la TSD del nido.

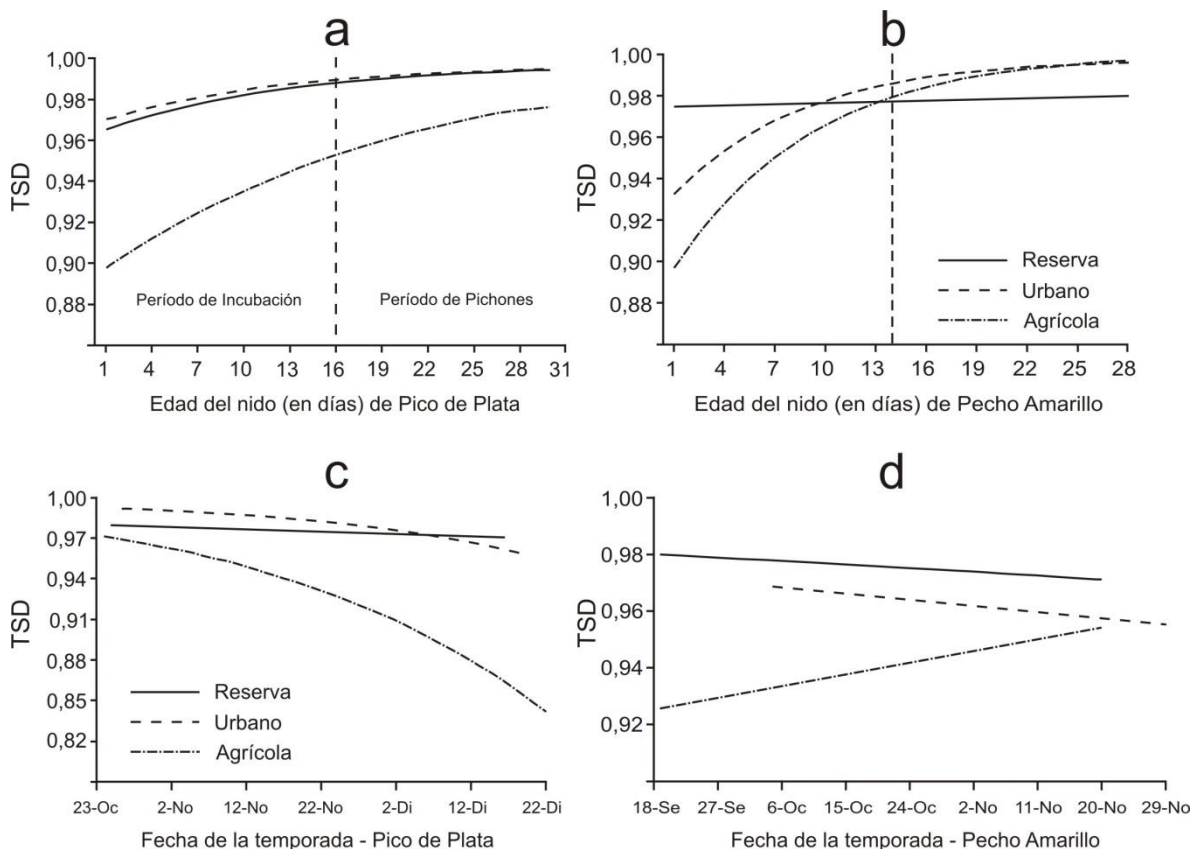


Figura 6. Tasa de supervivencia diaria del nido de Pico de Plata y Pecho Amarillo en la reserva, parches agrícolas, y parches urbanos en las temporadas reproductivas de 2011-2012 y 2012-2013, en función de la edad del nido (a, b) y fecha de la temporada (c, d), respectivamente. Las estimaciones de supervivencia fueron generadas a partir de la ecuación de regresión logística de modelos incorporando la edad del nido y la fecha de la temporada, respectivamente (Tablas 3 y 4).

4.4.2. Productividad y parasitismo

La productividad de pichones de Pico de Plata fue significativamente menor en los parches agrícolas ($0,42 \pm 0,71$ pichones/nido, rango = 0-2, moda = 0, $n = 38$ nidos) que en la reserva ($1,11 \pm 0,97$ pichones/nido, rango = 0-3, moda = 2, $n = 38$ nidos; $MLGM_{\text{agro-reserva}}$: $Z = 3,28$, $P < 0,01$) y parches urbanos ($1,45 \pm 1,01$ pichones/nido, rango = 0-3, moda = 2, $n = 20$ nidos; $MLGM_{\text{agro-urbano}}$: $Z = 3,97$, $P < 0,01$). La productividad en la reserva y en los parches urbanos fue similar ($MLGM_{\text{reserva-urbano}}$: $Z = 1,12$, $P = 0,26$).

La productividad de pichones de Pecho Amarillo fue significativamente mayor en la reserva ($2,00 \pm 1,34$ pichones/nido, rango = 0-4, moda = 2, $n = 21$ nidos) que en parches agrícolas ($1,08 \pm 1,4$ pichones/nido, rango = 0-4, moda = 0, $n = 36$ nidos; $MLGM_{\text{agro-reserva}}$: $Z = 2,11$, $P < 0,05$) y en parches urbanos ($1,11 \pm 1,10$ pichones/nido, rango = 0-3, moda = 0, $n = 17$; $MLGM_{\text{urbano-reserva}}$: $Z = 2,10$, $P < 0,05$). La productividad fue similar entre parches agrícolas y urbanos ($MLGM$: $Z = 0,11$, $P = 0,91$). El Pecho Amarillo sufrió una menor tasa de parasitismo de cría en la reserva (3 de 21 nidos; 14,2%) que en los parches agrícolas (26 de 36 nidos; 72,2%) y parches urbanos (10 de 17 nidos; 58,8%; $MLGM$: $Z = 4,12$, $P < 0,01$ y $Z = 3,18$, $P < 0,01$, respectivamente). Entre los parches agrícolas y urbanos no hubo diferencias ($MLGM_{\text{agro-urbano}}$: $Z = 0,91$, $P = 0,36$). En la reserva se criaron con éxito dos pichones de Tordo Renegrado en dos nidos, sólo un pichón en los parches urbanos, y en los parches agrícolas nueve pichones en siete nidos.

4.5. DISCUSIÓN

El desempeño reproductivo del Pico de Plata y del Pecho Amarillo fue afectado negativamente por la fragmentación del pastizal. Sin embargo, estos efectos estuvieron condicionados por la matriz de paisaje y las respuestas de ambas especies no fueron similares. Esto se hizo evidente debido a que para el Pecho Amarillo la fragmentación causó mayores tasas de parasitismo de cría y menor productividad de pichones independientemente del tipo de matriz. Para el Pico de Plata se registró un efecto negativo de la fragmentación sólo cuando los pequeños parches estuvieron inmersos en la matriz de paisaje agrícola.

El éxito de nidificación del Pico de Plata fue un 43% menor en parches agrícolas que en urbanos y en la reserva, mientras que para el Pecho Amarillo fue 32% menor en los

parches agrícolas que en la reserva. El efecto de la matriz agrícola contrasta con resultados de estudios previos para otras regiones de pastizales templados de Norteamérica (Winter et al. 2000, Jensen y Finck 2004, Walk et al. 2010, Perkins et al. 2013) los cuales no reportaron un efecto de este tipo de borde. Estas diferencias podrían ser atribuidas a la diferencia de tamaño de los parches con los que trabajaron otros investigadores (este estudio: 0,7-5,4 ha, otros estudios: Winter et al. 2000: 31-1084 ha, Jensen y Finck 2004: 8-97 ha, Walk et al. 2010: 3-142 ha, Perkins et al. 2013: 13,2-38,3 ha), lo cual podría reducir el acceso a los depredadores y parásitos de cría, o posiblemente a diferencias medioambientales entre los pastizales y agroecosistemas de los hemisferios Norte y Sur (ej., número y tipo de depredadores; Ribic et al. 2009). El éxito de nidificación del Pico de Plata en los parches urbanos fue relativamente alto y similar al valor registrado en la reserva, y fue 17% mayor que el éxito del Pecho Amarillo también en parches urbanos. El efecto de la urbanización sobre el éxito de nidificación de aves de pastizal ha sido escasamente estudiado. Perkins et al. (2013) registraron que la supervivencia diaria del nido en pequeños parches de pastizal no decreció al nidificar en cercanía de bordes urbanizados, y Meffert et al. (2012) hallaron que la proporción de nidos exitosos de *Oenanthe oenanthe*, un ave insectívora de hábitats abiertos de pasto corto, fue mayor en parches inmersos en una matriz urbana comparado con hábitats naturales de otras regiones. Collias y Collias (1984) propusieron que los nidos construidos en cercanías de centros urbanos están menos expuestos a la depredación que aquellos establecidos en sitios más naturales. La presencia de casas trae consigo el aumento de la actividad humana a su alrededor lo que podría detener a ciertos depredadores naturales, y propios del pastizal, con intenciones de acercarse a los nidos (Collias y Collias 1984, Møller 1988). Sin embargo, la urbanización trae consigo nuevos depredadores como por ejemplo ratas y gatos domésticos, debido a ello

el éxito reproductivo del Pico de Plata podría ser un indicador parcial del desempeño definitivo de los individuos, dado que Shipley et al. (2013) registraron que el éxito de nidificación de *Pipilo maculatus* nidificando en bordes de bosques en cercanía a centros urbanos fue relativamente alto, pero también lo fue la depredación posterior de juveniles, mayormente por gatos domésticos. No obstante en base a los resultados registrados en este estudio, los efectos de la fragmentación que se manifiestan en los parches urbanos podrían depender de la estrategia reproductiva de la especie. El Pecho Amarillo construye nidos de mayor tamaño y a mayor altura quedando más expuestos que los nidos de Pico de Plata, además presenta hábitos gregarios y bulliciosos, situaciones que hacen sus nidos más vulnerables al acceso de depredadores y parásitos de cría.

Durante este estudio se observó que la fragmentación del pastizal causó mayores tasas de parasitismo de cría. En general, nidificar en cercanía de bordes forestados conlleva a mayores tasas de parasitismo (Johnson y Temple 1990, Bollinger y Gavin 2004, Jensen y Finck 2004; pero ver Pietz et al. 2009). Por el contrario, en parches de pastizal en contacto con bordes cultivados y baja cobertura de árboles y arbustos ocurren menores tasas de parasitismo de cría (Winter et al. 2000, Walk et al. 2010). En este estudio, si bien no hubo árboles alrededor de los parches agrícolas, se registraron las mayores tasas de parasitismo de cría (72%). Mermoz y Reboreda (1998) hallaron que la tasa de parasitismo de cría del Pecho Amarillo nidificando mayormente en parches de Cardo (*Cynara cardunculus*) sobre banquinas de caminos secundarios fue del 65,4%, similar a valores que se registraron en este estudio (parches agrícolas: 72,2% y parches urbanos: 58,8%). En general, a mayor frecuencia de parasitismo de cría mayor es el impacto sobre el hospedador (Reboreda et al. 2003). Debido a ello, la mayor tasa de parasitismo y productividad de pichones parásitos en los parches agrícolas podrían generar un sistema que promueva un proceso de

retroalimentación negativo donde las poblaciones de aves parásitas se beneficiarían en detrimento de los hospedadores nativos. Sin embargo, predecir la viabilidad de las poblaciones a largo plazo resulta más complejo ya que dependerá también de otros factores como por ejemplo el grado de asociación que posean las hembras de *M. bonariensis* con el Pecho Amarillo, dado que frente a mayor grado de asociación se espera que los valores poblacionales lleguen a un equilibrio. Por el contrario, si una misma hembra utiliza diferentes hospedadores el parasitismo puede resultar una seria amenaza para los hospedadores pocos abundantes o preferidos (Reboreda et al. 2003). En Norteamérica para algunas especies de aves de bosque la presencia de urbanizaciones próximas a áreas de nidificación afectó negativamente su éxito reproductivo debido al incremento del parasitismo de cría (Tewksbury et al. 2006, Rodewald 2009). Similarmente, Burhans y Thompson (2006) hallaron que para aves que nidifican en arbustos las tasas de parasitismo de cría fueron el doble en paisajes urbanos que en rurales. Los resultados registrados en este trabajo, muestran que la fragmentación es un proceso que promueve la tasa de parasitismo de cría independiente del tipo de hábitat, el cual podría aún tener mayor incidencia dependiendo del tipo de matriz de paisaje donde queden inmersos los parches de hábitat remanentes.

Se observó que la fragmentación y matriz de paisaje también causaron una variación en los patrones de supervivencia del nido. Para el Pico de Plata la supervivencia decreció significativamente en los parches agrícolas a medida que transcurrió la temporada reproductiva. Este mismo patrón también fue registrado para otras especies en la provincia de Buenos Aires (ej., Leñatero, *Anumbius annumbi* y el Cardenal Común, *Paroaria coronata*) (Delhey et al. 2010, Segura y Berkunsky 2012). Esta disminución en la supervivencia es generalmente atribuida a un incremento en la abundancia de depredadores

(Grant et al. 2005). Dentro de la reserva, los pequeños mamíferos, los cuales son reconocidos como depredadores de nidos (Cardoni et al. 2012), incrementan sus poblaciones desde el invierno al verano (Baladrón 2010), sin embargo la supervivencia de los nidos permaneció constante. La tasa de supervivencia de los nidos puede ser elevada al inicio de la temporada reproductiva, pero puede decrecer a medida que avanza la estación si los depredadores de nidos desarrollan una imagen de búsqueda de los nidos (Nams 1997). Si bien ambas especies nidificaron en los mismos parches agrícolas, estas mostraron tendencias opuestas. El incremento de la supervivencia del nido del Pecho Amarillo a lo largo de la temporada también ha sido reportado por Mermoz y Reboveda (1998).

La supervivencia de ambas especies se incrementó con la edad del nido, pero varió entre los sitios muestreados, ya que la misma fue marcada en los parches agrícolas, incluso significativa para el Pecho Amarillo, mientras en la reserva permaneció constante. Similarmente, estudios en passeriformes de Norteamérica (Peak et al. 2004, Grant et al. 2005), del trópico (Ryder et al. 2008), y de Sudamérica (Segura y Reboveda 2012) hallaron que la supervivencia del nido se incrementó desde la puesta de huevos hasta la salida de volantones. Una posible explicación para dicho incremento con la edad del nido es que los depredadores encuentren fácilmente los nidos más vulnerables (i.e., localizados en sitios reproductivos de baja calidad) a comienzos del ciclo de nidificación, y nidos que permanecen activos son aquellos menos detectables por los depredadores (Martin et al. 2000). En general, el éxito reproductivo está relacionado con el tamaño del parche, y la depredación de nidos es mayor en parches de menor tamaño (Johnson y Temple 1990, Winter y Faaborg 1999, Herkert et al. 2003; pero ver Skagen et al. 2005, Walk et al. 2010). Sin embargo, para el Pico de Plata se registraron diferencias en la respuesta entre los

parches agrícolas y urbanos, posiblemente debido a que el ensamble de depredadores de cada sitio debe estar modulado por la matriz de paisaje.

Los hábitats fragmentados tienen una mayor incidencia de parasitismo de cría, sin embargo los modelos que incorporaron esta covariable no tuvieron soporte para explicar los cambios en las tasas de supervivencia del nido. Mermoz y Rebores (1998) estudiando una población de Pecho Amarillo sometida a fuertes presiones de parasitismo de cría también encontraron que el parasitismo no redujo la supervivencia del nido. Delhey et al. (2010) estudiaron una población de Leñatero, y observaron que la actividad de parasitismo ejercida por los tordos en el nido reduce en parte la supervivencia de los nidos pero dicha reducción no resultó en un efecto significativo adverso. Similarmente, pero a nivel de ensamble, Alves-Borges y Marini (2010), hallaron que los modelos que incorporaron el parasitismo como covariable no tuvieron soporte en un área de estudio disturbada. Aunque no se registró una reducción en la supervivencia del nido, estos resultados no implican que el desempeño reproductivo del Pecho Amarillo no sea afectado por el parasitismo, de hecho el parasitismo del Tordo Renegrado reduce notablemente el éxito reproductivo (Mermoz 1996, Duré Ruiz et al. 2008). El Pecho Amarillo tiene una larga historia evolutiva en simpatria con el Tordo Renegrado, con lo cual ha desarrollado defensas antiparasitarias (Mermoz 1996, Mermoz et al. 2013), sin embargo, la elevada tasa de parasitismo en la actualidad (Svigelj et al. 2009: 94%, Mermoz y Rebores 1998: 65%, este estudio: parches agrícolas: 72,2% y parches urbanos 58,8%) debido a la pérdida y fragmentación del hábitat, junto al bajo éxito reproductivo, podrían promover la declinación poblacional de esta especie, algo que ha sido registrado en otras zonas de la región Pampeana donde antiguamente era una especie común (Codesido et al. 2011).

4.5.1. *Implicancias de conservación*

La representación de los pastizales altos nativos en forma de pequeños parches, y la dependencia de las aves de pastizal por este tipo de ambientes para nidificar, promueven que los individuos de Pecho Amarillo se concentren y alcancen relativamente altas densidades de nidificación en los parches de matriz agrícola en relación a la reserva. Esto haría que su presencia sea más notoria y queden expuestos a que sus nidos sean hallados posiblemente con mayor facilidad, y por consiguiente sean más parasitados y depredados con mayor frecuencia. Esta dependencia por estos sitios podría estar enmarcada bajo el concepto de trampa ecológica (Gates y Gysel 1978). Las trampas ecológicas ocurren cuando los organismos toman decisiones erróneas basadas en señales que se correlacionan con la aptitud biológica original del hábitat (Schlaepfer et al. 2002). Los organismos a menudo confían en señales del medioambiente para tomar decisiones comportamentales y de historia de vida. Sin embargo, en ambientes que han sido alterados rápidamente por el hombre, las señales en las que antiguamente los organismos podían confiar probablemente no sigan asociadas con resultados adaptativos (Schlaepfer et al. 2002). En este sentido, el Pecho Amarillo puede haber sido atrapado por sus respuestas evolutivas, frente a las señales ambientales y como resultado experimentar una reducción en su desempeño reproductivo.

En paisajes altamente transformados por la agricultura, los bordes de campos con vegetación nativa son usualmente de gran importancia para las aves (Warner 1994, Dodds et al. 1995). A menudo estos parches relictuales contienen una alta diversidad y densidad de aves, incluso especies amenazadas (Di Giacomo y López de Casenave 2010, ver Capítulo II). Los pequeños parches pueden funcionar como corredores, mejorando la conectividad de los hábitats remanentes y manteniendo la biodiversidad en los agroecosistemas a escala de

paisaje (Altieri 1999, Donald y Evans 2006). Los resultados hallados muestran que el éxito de nidificación de las aves de pastizal, al menos en los pequeños parches agrícolas, fue relativamente bajo. Esto hace pensar que estos parches estarían funcionando como áreas negativas para la reproducción de los individuos, sin embargo se desconoce si la tasa de mortalidad supera la de natalidad, debido a ello se supone que aún con baja productividad de pichones los pequeños parches de pastizal siguen siendo de interés para conservar, particularmente como complemento de grandes pastizales dentro de reservas, los cuales en conjunto ayudarían a la dispersión y mantenimiento de las poblaciones de aves de pastizal a largo plazo.

4.6. TABLAS

Tabla 1. Número y destino de los nidos de Pico de Plata y Pecho Amarillo en la reserva, parches urbanos, y parches agrícolas durante dos temporadas reproductivas (septiembre 2011-enero 2012; septiembre 2012-enero 2013) en el sudeste de la región Pampeana. El destino de los nidos fue: nido exitoso (NE), nido depredado (ND), o nido abandonado (NA).

Especies	Reserva			Parches urbanos			Parches agrícolas		
	NE	ND	NA	NE	ND	NA	NE	ND	NA
Pico de Plata	23 60%	15 40%	0 0%	14 60%	6 26%	3 14%	11 29%	27 71%	0 0%
Pecho Amarillo	16 72,7%	5 22,7%	1 4,5%	10 53%	7 37%	2 10%	14 39%	18 50%	4 11%
Nidos totales	39	20	1	24	13	5	25	45	4

Tabla 2. Tasa de supervivencia diaria (TSD) para el Pico de Plata y el Pecho Amarillo en la reserva, parches urbanos, y parches agrícolas estimada utilizando los estimadores del programa MARK. Los valores se presentan como TSD media \pm SE para cada sitio y año, y para todo el período de estudio.

Sitio/año	Pico de Plata	Pecho Amarillo
Reserva		
2011-2012	0,986 \pm 0,007	0,989 \pm 0,009
2012-2013	0,968 \pm 0,008	0,964 \pm 0,017
Ambos años	0,975 \pm 0,006	0,977 \pm 0,010
Parches urbanos		
2011-2012	0,975 \pm 0,012	0,973 \pm 0,018
2012-2013	0,984 \pm 0,011	0,958 \pm 0,017
Ambos años	0,979 \pm 0,008	0,964 \pm 0,013
Parches agrícolas		
2011-2012	0,903 \pm 0,025	0,949 \pm 0,022
2012-2013	0,927 \pm 0,019	0,938 \pm 0,013
Ambos años	0,916 \pm 0,015	0,944 \pm 0,012

Tabla 3. Resultados de la selección de modelos de supervivencia del nido de Pico de Plata y del Pecho Amarillo en tres situaciones: reserva, parches urbanos, y parches agrícolas. Los modelos están ordenados según el incremento del valor de ΔAIC_c correspondiente. K , número de parámetros del modelo; Dev, la devianza que representa la diferencia entre cada modelo y el modelo saturado en $-2 \log$ verosimilitud; ΔAIC_c = diferencia entre cada modelo y el mejor modelo utilizando el Criterio de Información de Akaike corregido por tamaño de muestra (AIC_c); w_i , peso de Akaike, una medida del apoyo relativo para cada modelo dentro del conjunto de modelos candidatos. Supervivencia de los nidos modelada con la incorporación de covariables, y comparada con el modelo nulo de supervivencia constante, S(.). S(.) es el modelo general que asume una tasa de supervivencia diaria (TSD) entre los nidos a lo largo del tiempo. S(edad) es el modelo donde la TSD tiene una relación lineal con la edad del nido, S(fecha) es el modelo donde la TSD tiene una relación lineal con la fecha de la temporada, S(año) es el modelo incluyendo la estación reproductiva, S(parche) es el modelo que incluye la identidad del parche de nidificación, y además, para el Pecho Amarillo S(para) es el modelo que incluye el parasitismo de cría. Solo se incluyen modelos con valores de AIC_c menores que el valor del modelo S(.), modelos con $\Delta AIC_c \leq 2$, y modelos con todas las variables. Los valores mínimos de AIC_c fueron: a = 92,091, b = 29,264, c = 33,319, d = 29,868, e = 88,234, and f = 92,223.

Sitio	Especie/modelo	K	Dev	ΔAIC_c	w_i
Reserva	Pico de Plata				
	S (edad)	2	88,070	0,00 ^a	0,232
	S (edad + año)	3	86,598	0,55	0,177
	S (.)	1	90,819	0,73	0,161
	S (año)	2	88,842	0,77	0,158
	S (edad + parche)	3	87,810	1,76	0,063
	S (edad + fecha)	3	88,058	2,00	0,056
	Global (todas las variables)	5	85,961	3,93	0,027
	Pecho Amarillo				
	S (.)	1	27,244	0,00 ^b	0,205
S (año)	2	25,281	0,07	0,197	
S (para)	2	27,105	1,90	0,079	
S (fecha)	2	27,146	1,94	0,077	
S (parche)	2	27,184	1,97	0,076	
S (edad)	2	27,235	2,03	0,074	
Global (todas las variables)	6	25,049	8,21	0,003	
Urbano	Pico de Plata				
	S (fecha)	2	29,273	0,00 ^c	0,234
	S (fecha + año)	3	27,818	0,59	0,174

Sitio	Especie/modelo	K	Dev	ΔAIC_c	w_i	
	S (.)	1	31,972	0,66	0,167	
	S (edad)	2	30,485	1,21	0,127	
	S (parche)	2	30,868	1,59	0,073	
	S (fecha + edad)	3	28,853	1,62	0,072	
	S (fecha + parche)	3	28,954	1,72	0,068	
	Global (todas las variables)	5	27,420	4,33	0,018	
	Pecho Amarillo					
	S (edad)	2	25,796	0,00 ^d	0,165	
	S (edad + para)	3	24,351	0,62	0,120	
	S (edad + año)	3	24,777	1,05	0,097	
S (edad + parche)	3	24,858	1,13	0,093		
Agro	S (.)	1	29,476	1,63	0,073	
	S (edad + fecha)	3	25,770	2,04	0,059	
	Global (todas las variables)	6	23,073	5,72	0,008	
	Pico de Plata					
	S (fecha)	2	84,188	0,00 ^e	0,240	
	S (fecha + parche)	3	83,008	0,86	0,155	
	S (fecha + año)	3	83,630	1,48	0,114	
	S (fecha + edad)	3	84,157	2,01	0,087	
	S (.)	1	90,868	4,64	0,023	
	Global (todas las variables)	5	82,198	4,19	0,029	
Pecho Amarillo						
S (edad)	2	88,189	0,00 ^f	0,292		
S (edad + para)	3	87,174	1,02	0,175		
S (edad + fecha)	3	87,591	1,43	0,142		
S (edad + año)	3	88,157	1,80	0,120		
S (edad + parche)	3	88,022	2,02	0,090		
Global (todas las variables)	6	86,635	4,58	0,029		
S (.)	1	96,076	5,86	0,015		

Tabla 4. Coeficientes estimados y precisión de los modelos que explican la tasa de supervivencia diaria de nidos de Pico de Plata y Pecho Amarillo.

Sitio/Especie	Variable explicatoria ^a	Estimador (β) \pm SE	Intervalo de confianza del 95%	
			Inf.	Sup.
Reserva				
Pico de Plata	Intercepto	1,252 \pm 0,040	1,172	1,333
	Edad	0,085 \pm 0,063	-0,038	0,208
Pecho Amarillo	Intercepto	1,268 \pm 0,067	1,136	1,400
Urbano				
Pico de Plata	Intercepto	1,282 \pm 0,058	1,167	1,397
	Fecha	-0,033 \pm 0,021	-0,074	0,008
Pecho Amarillo	Intercepto	1,191 \pm 0,071	1,051	1,331
	Edad	0,136 \pm 0,091	-0,043	0,315
Agro				
Pico de Plata	Intercepto	0,984 \pm 0,056	0,874	1,095
	Fecha	-0,031 \pm 0,012	-0,056	-0,006
Pecho Amarillo	Intercepto	1,094 \pm 0,051	0,992	1,195
	Edad	0,169 \pm 0,067	0,036	0,301

^aEdad: edad del nido expresada como tendencia lineal, y Fecha: fecha de la temporada reproductiva expresada como tendencia lineal.

CAPÍTULO V

CAMBIOS COMPORTAMENTALES DE ASISTENCIA

PARENTAL DEL PICO DE PLATA (*HYMENOPS*

PERSPICILLATUS) ASOCIADOS A LA

FRAGMENTACIÓN DEL PASTIZAL



CAMBIOS COMPORTAMENTALES DE ASISTENCIA PARENTAL DEL PICO DE PLATA (*HYMENOPS PERSPICILLATUS*) ASOCIADOS A LA FRAGMENTACIÓN DEL PASTIZAL

5.1. RESUMEN

En aves la depredación de nidos es un agente importante de selección natural que modela el comportamiento de cuidado parental pudiendo favorecer la plasticidad comportamental. Los parentales pueden estimar a menudo ciertos riesgos y ajustar sus comportamientos para reducir la probabilidad de depredación de sus nidos. La fragmentación de los ambientes nativos es una de las principales consecuencias de la pérdida de hábitats, y en general las aves que reproducen en parches remanentes de hábitat tienen un menor éxito reproductivo debido a una mayor depredación de nidos. Dado que el éxito de nidificación es un estimador del riesgo de depredación en el ambiente el objetivo de este capítulo fue evaluar la tasa de supervivencia diaria del Pico de Plata (*Hymenops perspicillatus*), y el comportamiento de cuidado parental a través de la asistencia al nido en pastizales fragmentados y sin fragmentar. Para ello durante la temporada reproductiva 2012-2013 se realizó el seguimiento y filmación de nidos en ambientes de pastizal fragmentado y sin fragmentar. Se registró que el Pico de Plata tuvo menor éxito de nidificación en pastizales fragmentados, y asociado al mayor riesgo de depredación la hembra mostró una plasticidad comportamental que se manifestó en etapa de huevos a través del alargamiento de los turnos de incubación y disminución de la tasa de visitación, y en la etapa de pichones con una menor tasa de alimentación, pero compensada con un aporte de presas de mayor tamaño. La fragmentación del pastizal genera parches de hábitat de menor calidad (al menos aquellos inmersos en una matriz agrícola) para reproducir dado su mayor riesgo relativo de depredación. Esta situación no solo provoca efectos adversos a nivel demográfico en la población dado una disminución significativa del éxito reproductivo de la especie, sino que además somete a los individuos a realizar cambios comportamentales de cuidado parental poniendo de manifiesto la plasticidad comportamental de esta especie, y cuyo éxito podría depender en cierta forma de la capacidad de detectar al menos ciertos riesgos de depredación y compensarlo en consecuencia mediante ajustes comportamentales.

5.2. INTRODUCCIÓN

Para muchas especies de aves la depredación es la principal causa de falla de sus nidos (Ricklefs 1969, Martin 1995). Debido a ello las aves han desarrollado diferentes estrategias para intentar proteger el nido y reducir la depredación. Estas estrategias abarcan desde la crípsis, la selección del sitio de nidificación (i.e., colocando los nidos en lugares donde queden menos expuestos a ser descubiertos por los depredadores) (Martin y Roper 1988, Weidinger 2002), la defensa pasiva ajustando el comportamiento de cuidado parental (Weidinger 2002, Eggers et al. 2005, Lima 2009), y en última instancia la defensa activa del nido repeliendo depredadores (Martin 1992, Pietz y Granfors 2005).

El cuidado parental es una estrategia reproductiva usada en muchos taxones que incluyen desde los peces, reptiles, aves, hasta mamíferos. Más del 90% de las especies de aves proveen algún tipo de cuidado parental (Kendeigh 1952), el cual incluye básicamente todos aquellos comportamientos que aumenten la supervivencia de los huevos o pichones (Wesołowski 1994). La variación temporal y espacial en el riesgo de depredación ha sido uno de los argumentos que se piensa han favorecido la evolución de la plasticidad comportamental del cuidado parental de las especies, en donde los parentales pueden estimar al menos algunos riesgos de depredación en el ambiente y ajustar su inversión reproductiva, y acompañar este ajuste con cambios de comportamiento de asistencia al nido para evitar o reducir los riesgos de depredación (Eggers et al. 2005, Fontaine y Martin 2006, Zanette et al. 2011).

El cuidado parental es una estrategia reproductiva sometida a fuertes presiones selectivas que surgen del compromiso entre la necesidad de evitar la inanición y proveer un correcto desarrollo a los pichones (Naef-Daenzer y Keller 1999, Tremblay et al. 2003), y el costo de evitar que la actividad de los parentales asociada a la atención del nido alerte a los

depredadores de la localización del mismo (Skutch 1949, Martin et al. 2000a). En consecuencia, la selección debería haber favorecido el desarrollo de estrategias que disminuyan la detectabilidad por parte de los depredadores visuales. Durante el periodo de incubación, las principales tareas son incubar los huevos, la alimentación del macho a la hembra, o las salidas de la hembra para alimentarse. En este sentido, las estrategias más eficientes en términos de disminuir la detectabilidad por parte de los depredadores es que la hembra incremente la duración de los turnos de incubación para reducir la cantidad de veces que entra y sale del nido (ej., Conway y Martin 2000a, Ferretti et al. 2005, Fontaine y Martin 2006; pero ver Zanette et al. 2011), y que el macho disminuya la frecuencia de alimentación de la hembra mientras incuba (Ghalambor y Martin 2002, Fontaine y Martin 2006). En el periodo de pichones, los parentales fundamentalmente entran y salen del nido trayendo alimento, y asistiendo en la limpieza y mantenimiento del nido. En este caso la posibilidad de evitar la detectabilidad ante depredadores, se vincula con la disminución de los viajes de búsqueda de alimento (Eggers et al. 2005, Zanette et al. 2011, Ghalambor et al. 2013), pero en este caso esto redundaría en una menor provisión de alimento a los pichones limitando la energía para el crecimiento de los mismos, lo que conlleva a producir nidadas de menor peso (Zanette et al. 2011). Una forma de compensar esta disyuntiva, al menos en parte, es la de proveer a los pichones de alimento de mayor tamaño y calidad, lo que disminuiría la tasa de visitas al nido y brindaría un adecuado desarrollo de los pichones (Martin 1996, Martin et al. 2000b).

Uno de los procesos más comúnmente asociados a la pérdida de los ambientes naturales es la fragmentación, es decir la generación de parches de hábitat, inmersos en matrices de paisaje con diferentes usos de la tierra. Asociado a este tipo de perturbación

generalmente existe un incremento en la tasa de depredación de nidos, lo que conlleva finalmente a una reducción en la productividad de pichones y de la viabilidad de dichas poblaciones (Wilcove 1985, Andrén 1994). La mayor incidencia de la depredación de nidos en ambientes fragmentados, se ha explicado en parte debido a que las aves sufren un *efecto borde*, donde una mayor proporción de borde de hábitat facilita el acceso de depredadores a los nidos (Winter et al. 2000, Bollinger y Gavin 2004; pero ver Lahti 2001), aunque esto puede variar dependiendo del tipo de borde (Bollinger y Gavin 2004).

Asumiendo que el comportamiento de asistencia al nido de las aves puede variar como una respuesta ante un incremento en el riesgo de depredación, y considerando que en ambientes fragmentados la vulnerabilidad a la depredación sería mayor que en los no fragmentados, se predice que en parches de pastizal fragmentado el comportamiento de asistencia parental en el nido adoptará una estrategia que favorezca una menor detectabilidad ante depredadores. Los objetivos de este capítulo fueron estimar el éxito de nidificación del Pico de Plata (*Hymenops perspicillatus*), el cual provee una estimación robusta del riesgo de depredación en el ambiente (Ghalambor y Martin 2001, Martin et al. 2007, Ghalambor et al. 2013), y evaluar si existen cambios en el comportamiento de asistencia parental nidificando en pequeños parches de pastizal y en pastizales continuos. Específicamente, se predice que el tiempo que pasan los parentales en el nido debería incrementarse durante la incubación, y disminuir la tasa de visitas de alimentación a los pichones en los parches de pastizal. Además, los adultos compensarían la menor tasa de alimentación aportando a los pichones presas de mayor tamaño.

5.3. MÉTODOS

5.3.1. Área de estudio

El estudio se desarrolló en el sudeste de la región Pampeana (ver Fig. 1 en Capítulo II). Esta región ha sufrido un enorme proceso de agriculturización debido a la aptitud de sus suelos para el desarrollo agrícola (Viglizzo et al. 2001, Paruelo et al. 2005). Sin embargo, al este de la provincia de Buenos Aires se conservan pastizales nativos altos en buen estado de conservación, dado que los suelos arenosos e inundables han impedido el avance de la agricultura (León et al. 1984, Viglizzo et al. 2001). Uno de los pastizales altos de mayor representación es el pastizal de Cortadera (*Cortaderia selloana*), que se distribuye en forma continua dentro de reservas naturales (reserva Faro Querandí y reserva de Biosfera Mar Chiquita) (Bilenca y Miñarro 2004), y por otro lado en forma de pequeños parches relictuales inmersos en matrices de distintos usos de la tierra (ver Capítulo III). La matriz que domina la zona de estudio es una matriz agrícola destinada principalmente a la ganadería (80%), mientras que los cultivos ocupan menos del 10% (León et al. 1984, Baldi et al. 2006).

5.3.2. Especie de estudio

Para ver la descripción de *H. perspicillatus* ver en Capítulo IV: sección 4.3.2. (*Especies de estudio*).

5.3.3. Diseño de muestreo

Para evaluar el efecto de la fragmentación del pastizal sobre el comportamiento de asistencia al nido de parentales de Pico de Plata se seleccionó un pastizal de Cortadera sin fragmentar dentro de la reserva de Biosfera Mar Chiquita (en adelante: “reserva”), el cual

se extiende en forma continua cubriendo ~900 ha. Por otro lado, se seleccionaron dos pequeños parches de Cortadera que se desarrollan sobre banquinas de caminos secundarios no pavimentados (en adelante “parches”). Estos pequeños parches estuvieron inmersos en una matriz de paisaje agrícola mayormente destinada a campos de pastoreo. Se consideró como matriz de paisaje hasta una distancia de 1,5 km desde el centro del parche. Dado que el tamaño y forma de los parches puede modular el acceso de los depredadores a los nidos y cambiar los efectos de borde (Lahti 2001), se seleccionaron parches de similar tamaño 1,2 y 1,8 ha, que presentaron la misma forma rectangular, con una relación perímetro área de $4,5\text{m}^{-1}$ y $5,5\text{m}^{-1}$, respectivamente. El área y perímetro de cada parche fueron determinados con una herramienta on-line (Free Map Tools 2007) donde los parches geoposicionados fueron fácilmente reconocidos. El área de estudio fue cubierta por una imagen de alta resolución tomada del programa Google Earth (fecha 01 de julio de 2012), donde los parches previamente geoposicionados fueron fácilmente reconocidos.

5.3.4. *Obtención de datos*

Desde mediados de octubre de 2012 a enero de 2013 dentro de cada sitio se procedió a la búsqueda sistemática de nidos a través del comportamiento de los parentales (Martin y Geupel 1993). Dentro de la reserva la búsqueda estuvo concentrada en un área de ~100 ha, y alejada 1,5 km de los borde de la reserva. Una vez hallados los nidos se marcó su ubicación con GPS, y accesoriamente con una marca visible de color sujeta a la vegetación distante al menos 2 m del nido, para facilitar su posterior seguimiento. Los nidos fueron visitados cada 3 a 5 días siguiendo procedimientos estándares para evitar atraer a los depredadores hacia el nido (Martin y Geupel 1993). Los nidos fueron controlados hasta que fueron abandonados, depredados, o criaron exitosamente. En cada

visita se registraron la pérdida de huevos o pichones y la presencia de los adultos cerca del nido. Se consideró el nido depredado cuando la nidada desaparecía entre dos visitas consecutivas o cuando los pichones desaparecían antes de que puedan volar, y exitoso cuando al menos produjeron un pichón.

El comportamiento de asistencia al nido se registró mediante el uso de cámaras digitales (DV 200). Estas son pequeñas cámaras (8 x 3 x 1 cm de largo, ancho y alto, respectivamente) cuyo reducido tamaño permite filmar nidos ocultos dentro de la mata de pasto sin la necesidad de modificar la estructura de la planta (ver Fig. 1).



Figura 1. Colocación de la cámara digital (DV 200) utilizada para filmar los nidos de Pico de Plata (*Hymenops perspicillatus*) en el interior de las matas de *Cortaderia selloana*.

Las cámaras se colocaron entre las 08:00 y 09:00 hs y filmaron continuamente durante 4 hs. Al utilizar la misma franja horaria en ambos sitios se intentó controlar diferencias debido al efecto del momento del día. Por otro lado, al colocar las cámaras se intentó también estandarizar la respuesta de los parentales de modo que se evitaron factores climáticos adversos, como viento excesivo y lluvia, que puedan condicionar el normal comportamiento de los parentales. Además, para los análisis estadísticos sólo se utilizaron

aquellos nidos en donde la hembra mostró un comportamiento confiado frente a la cámara el cual consistió en una correcta y relajada postura de incubación, acompañado del acicalamiento de sus plumas. Algunos nidos fueron filmados en más de una etapa (incubación, pichones chicos, pichones grandes), sin embargo, dentro de cada etapa solo una vez. Durante la etapa de incubación los nidos fueron filmados entre los 7 y 12 días luego de completada la puesta, de este modo se intentó controlar algún potencial efecto de la edad de los huevos. Para aquellos nidos que fueron hallados en etapa de pichón se estimó la edad de los mismos en relación a su peso utilizando balanzas digitales de 0,1 g de precisión (M.G. Pretelli, datos no publicados). Dado que la estimación correcta de la edad a partir del peso puede resultar poco precisa sólo se asignó la edad de los pichones a dos rangos de edad (ver abajo). Las filmaciones obtenidas fueron posteriormente desgrabadas en el laboratorio (ver Fig. 2). Para la etapa de incubación se registró (Fig. 2A): i) duración del turno de incubación (min:seg), definido como el tiempo que transcurre desde que la hembra entra al nido y comienza a incubar hasta que sale del mismo; ii) el tiempo que permanece fuera del nido entre turnos consecutivos de incubación (min:seg); y iii) la tasa de visitación del nido (nº de visitas/hr). Para la etapa de pichones, las filmaciones se realizaron cubriendo dos rangos de edad: de 2 a 4 días de vida (en adelante: “pichones chicos”; Fig. 2B) y de 8 a 11 días de vida (en adelante: “pichones grandes”; Fig. 2C). Para la etapa de pichones se registró: i) la tasa de alimentación de pichones (nº de visitas de alimentación/h x pichón) (ver Fig. 2C), y ii) la tasa de remoción de sacos fecales (nº de sacos fecales /h x pichón) (ver Fig. 2D). Además, cuando los pichones grandes eran alimentados se registró la talla de presa estableciendo tres tallas, las cuales se definieron en relación a la longitud del pico de la hembra: menor a la mitad del largo del pico (talla 1),

mayor a la mitad y hasta donde finaliza el pico (talla 2), y mayor al largo total del pico (talla 3).

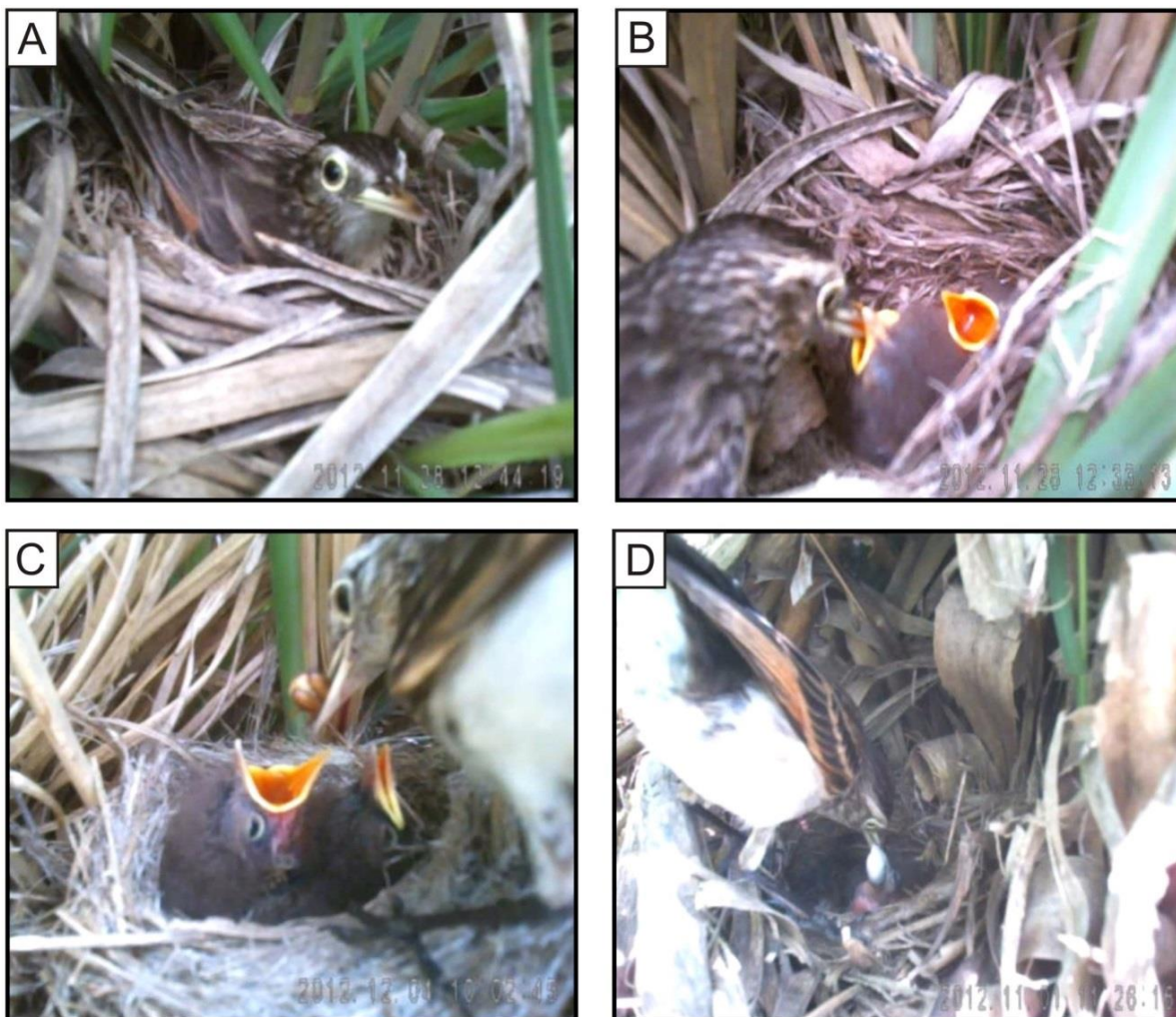


Figura 2. Imágenes obtenidas del cuidado parental de Pico de Plata (*Hymenops perspicillatus*). Hembra incubando huevos (A), y alimentando a un pichón chico (2-4 días de vida) (B). Hembra alimentando a un pichón grande (8-11 días de vida) (C), y retirando un saco fecal (D).

5.3.5. Análisis de datos

Para ver cómo se estimó la tasa de supervivencia diaria del nido de Pico de Plata, y se comparó estadísticamente la supervivencia entre parches y la reserva ver Capítulo IV (sección: 4.3.5. *Análisis de datos*). En el presente capítulo la supervivencia en los parches

agrícolas fue calculada nuevamente dado que el muestreo de nidos y su filmación se prolongaron durante un período de tiempo mayor lo que llevó a incrementar el número de nidos. Dado que la proporción de nidos exitosos no difirió entre los parches agrícolas ($\chi^2 = 2,22$, g.l. = 1, $P = 0,131$) se unificaron los parches para la comparación con la reserva.

Para evaluar el efecto del riesgo de depredación en el ambiente, asumido como consecuencia de la fragmentación del hábitat (variable explicativa), sobre la duración de los turnos de incubación y el tiempo que permanecen fuera del nido entre turnos (variables respuesta) se utilizaron Modelos Lineales Generalizados Mixtos (MLGMs) con una distribución gamma de los errores y una función de enlace power (-1) (Crawley 2007). Dado que sólo la hembra asiste al nido se incluyó la identidad de la misma como factor aleatorio dado la dependencia de los datos. El ajuste de los modelos fue visualmente estimado inspeccionando los gráficos de alejamiento (*deviance*) residual estandarizado para cada modelo (Burnham y Anderson 1998). Se estimó la bondad de ajuste de los modelos y se estimó el factor de inflación de la varianza (\hat{c}) como la deviance residual dividido los grados de libertad (Crawley 2007). Los MLGMs fueron ajustados usando la función *glmmadmb* del paquete *glmmADMB* (Fournier et al. 2012, Skaug et al. 2013), y utilizando el programa estadístico R versión 3.0.1 (R Development Core Team 2013). Además, se evaluó la hipótesis de no diferencia en la tasa de visitación al nido entre parches y la reserva mediante la prueba de T de Student (Zar 1999). Por otro lado, para la etapa de pichones se pusieron a prueba las hipótesis nulas de no diferencia en: i) la tasa de alimentación de pichones, y ii) retiro de sacos fecales, entre los parches y la reserva mediante la prueba *U* de Mann-Whitney (Zar 1999). Por otro lado, se analizó la distribución de las distintas tallas de presas provistas por las hembras a sus crías en los parches agrícolas y en la reserva mediante una prueba de χ^2 (Zar 1999). La comparación de las proporciones de las diferentes tallas de presas representadas en la dieta de los pichones

en los parches agrícolas y en la reserva, se realizó utilizando una prueba Z de proporciones (Siegel 1985). El nivel de significancia de todas las pruebas estadísticas fue de $P < 0,05$.

5.4. RESULTADOS

5.4.1. *Éxito de nidificación*

Durante la temporada reproductiva se monitorearon un total de 56 nidos, 30 en los parches agrícolas y 26 en la reserva. El monitoreo en los parches abarcó 84 días (12 de octubre-3 de enero) con un total de 247 días de exposición, durante los cuales 11 nidos fueron exitosos y 19 depredados. En la reserva el monitoreo cubrió 56 días (24 de octubre-18 de diciembre) con un total de 353 días de exposición, con 14 nidos exitosos y 12 depredados. No se registraron nidos abandonados.

La tasa de supervivencia diaria del nido fue 0,933 (EE = 0,015; $n = 30$ nidos) en los parches agrícolas, y 0,968 (EE = 0,009; $n = 26$ nidos) en la reserva, mientras que la probabilidad acumulada para el ciclo completo de nidificación fue 0,119 (EE = 0,061) y 0,364 (EE = 0,104), respectivamente. La supervivencia en la reserva fue significativamente mayor que en los parches agrícolas ($\chi^2 = 4,25$, g.l. = 1, $P < 0,039$).

5.4.2. *Cuidado parental*

Se filmaron un total de 31 nidos, 13 en los parches agrícolas y 18 en la reserva. En los parches 9 nidos fueron filmados en incubación y 10 con pichones. De los 13 nidos, tres nidos se filmaron tres veces, cinco dos veces y cinco solo una vez. En la reserva 12 nidos fueron filmados en incubación y 14 con pichones. De los 18 nidos, tres de ellos se filmaron tres veces, dos en dos oportunidades y 13 solo una vez.

En promedio las aves se habituaron a la cámara luego de 19:24 m:s (DE = 14:33 m:s; $n = 11$ nidos), y solo tres hembras mostraron rechazo. El cuidado parental estuvo

exclusivamente a cargo de la hembra, la cual se encargó de la construcción y mantenimiento del nido, de incubar los huevos, empollar los pichones, y de la alimentación y limpieza de los mismos. En ningún momento se registró al macho accediendo al nido.

La duración del turno de incubación en los parches fue mayor que en la reserva (MLGM: $t = -3,14$, g.l. = 19, $P = 0,005$; Fig. 3A). Sin embargo, no hubo diferencias en el tiempo promedio que permanecieron fuera del nido entre turnos (MLGM: $t = -0,02$, g.l. = 19, $P = 0,983$; Fig. 3B). Debido a ello, las hembras estuvieron en el nido en promedio el 61% (DE = 13%; $n = 9$ nidos) de su tiempo en los parches y 45% en la reserva (DE = 12%; $n = 12$ nidos).

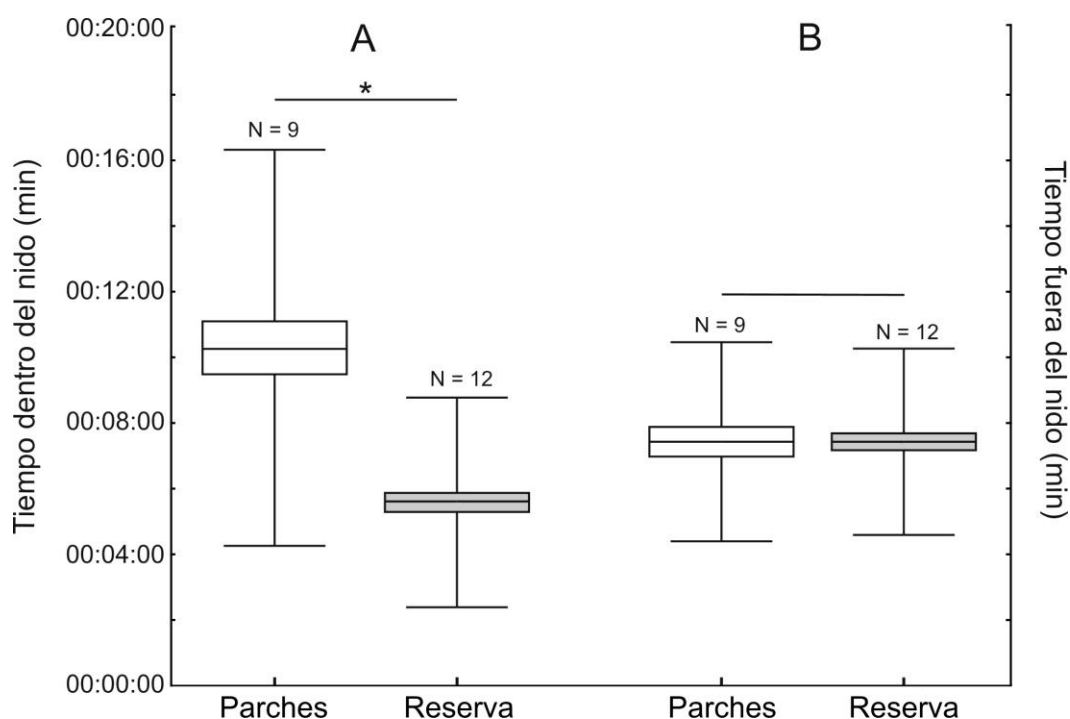


Figura 3. Comportamiento de incubación de hembras de Pico de Plata (*Hymenops perspicillatus*) en pequeños parches de pastizal (Parches) y en un pastizal sin fragmentar (Reserva), registrado mediante la duración de los turnos de incubación (A) y del tiempo que pasan fuera del nido entre turnos (B). La línea cortando las cajas representa la media, las cajas el error estándar y las líneas el desvío estándar. Encima de las cajas se indica el número de nidos muestreados. El asterisco encima de la línea horizontal indica diferencias significativas entre sitios.

La tasa de visitación al nido fue significativamente mayor en la reserva que en los parches ($t = 2,69$, g.l. = 19, $P = 0,014$; Fig. 4).

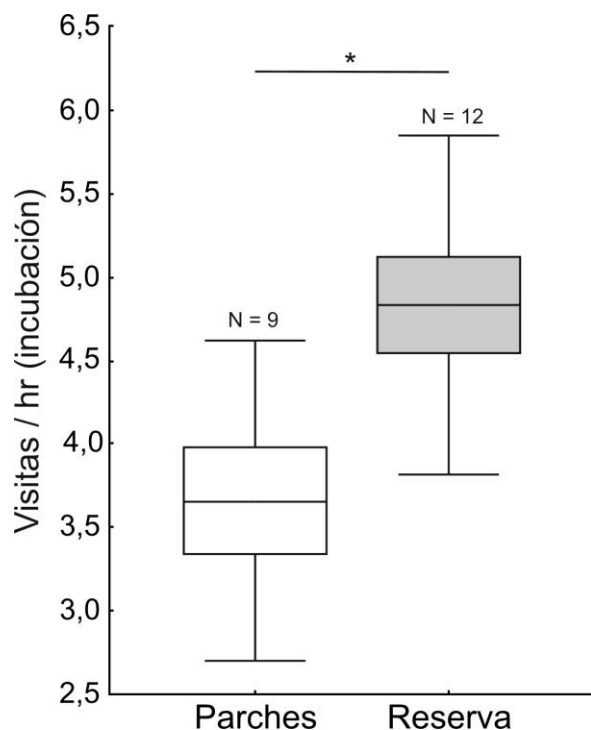


Figura 4. Tasa de visitación del Pico de Plata (*Hymenops perspicillatus*) durante la incubación en pequeños parches de pastizal (Parches) y en un pastizal sin fragmentar (Reserva). La línea cortando las cajas representa la media, las cajas el error estándar y las líneas el desvío estándar. Encima de las cajas se indica el número de nidos muestreados. El asterisco encima de la línea horizontal indica diferencias significativas entre sitios.

En la etapa de pichones chicos las hembras estuvieron en el nido en promedio el 33% (DE = 22%; $n = 7$ nidos) de su tiempo en los parches y 43% en la reserva (DE = 12%; $n = 6$ nidos). La tasa promedio de alimentación de pichones chicos en los parches fue similar a la registrada en la reserva ($Z_{11} = -0,57$, $P = 0,628$; Fig. 5). En la etapa de pichones grandes las hembras pasaron relativamente poco tiempo en el nido 7,6% (DE = 7%; $n = 8$ nidos) y 7,9% (DE = 3%; $n = 8$ nidos), respectivamente. Sin embargo, los pichones grandes

fueron alimentados significativamente con menor frecuencia en los parches agrícolas ($Z_{14} = -2,10$, $P = 0,038$; Fig. 5).

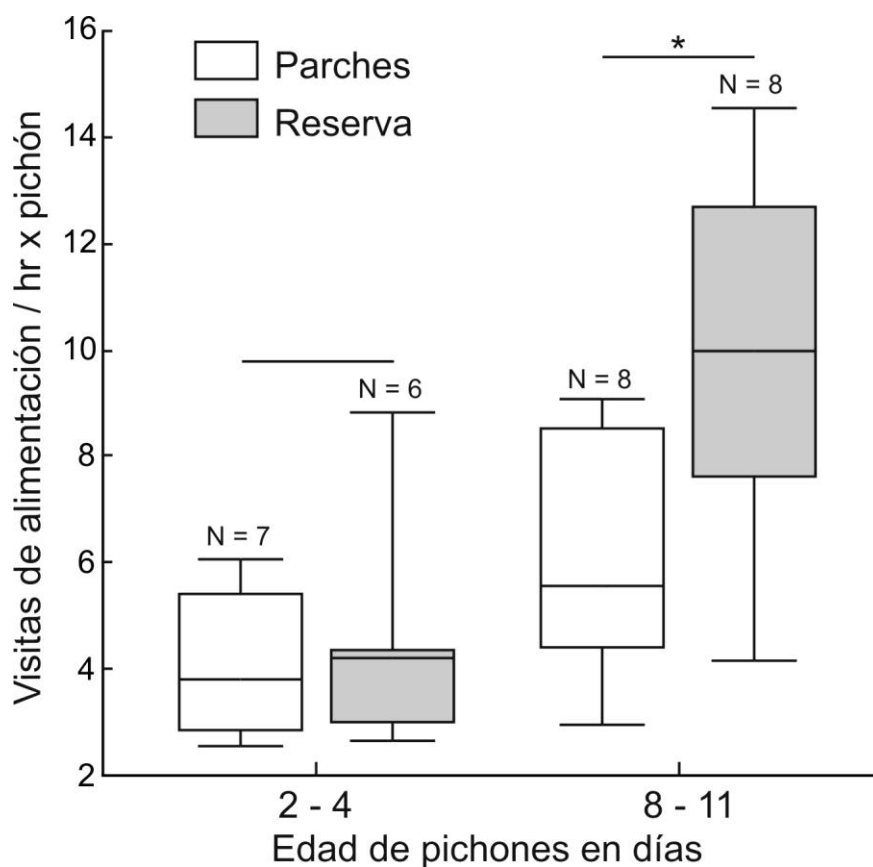


Figura 5. Tasa de alimentación de pichones de Pico de Plata en pequeños parches de pastizal (Parches) y en un pastizal sin fragmentar (Reserva). La línea cortando las cajas representa la mediana, las cajas los cuartiles, y las líneas los valores máximos y mínimos. Encima de las cajas se indica el número de nidos muestreados. El asterisco encima de la línea horizontal indica diferencias significativas entre sitios.

La tasa de remoción de sacos fecales fueron similares entre sitios tanto para pichones chicos ($Z_8 = 0,11$, $P = 0,909$), como para pichones grandes ($Z_{14} = -1,15$, $P = 0,247$) (Fig. 6).

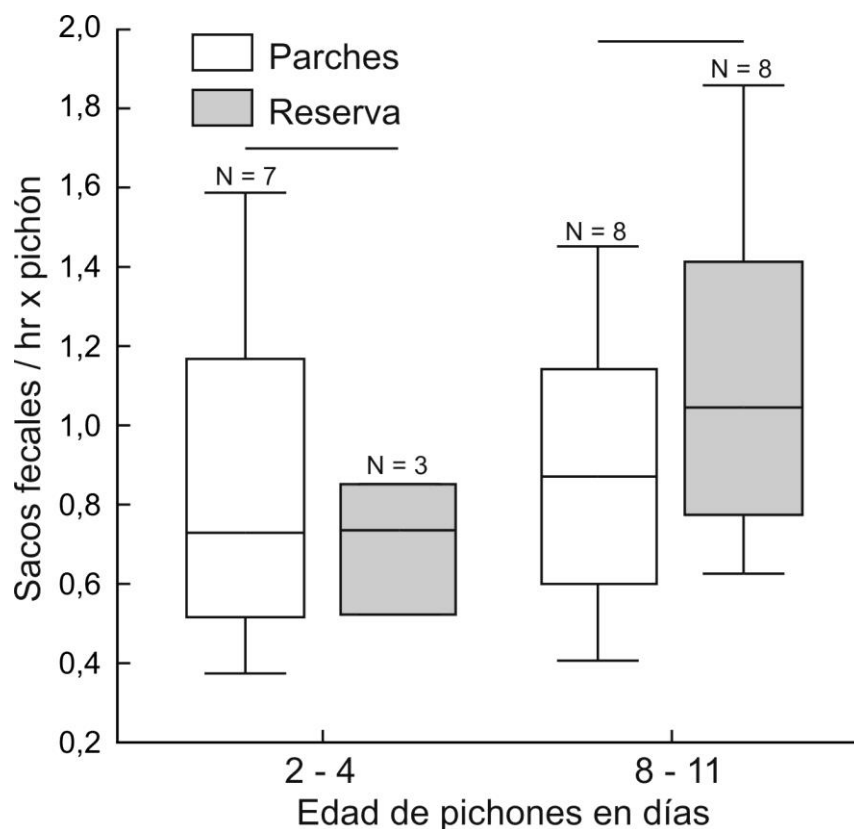


Figura 6. Tasa de remoción de sacos fecales de pichones de Pico de Plata en pequeños parches de pastizal (Parches) y en un parche sin fragmentar (Reserva). La línea cortando las cajas representa la mediana, las cajas los cuartiles, y las líneas los valores máximos y mínimos. Encima de las cajas se indica el número de nidos muestreados. La ausencia de asterisco encima de la línea horizontal indica similitud entre sitios.

Se lograron identificar 479 presas según su talla, de las cuales 206 correspondieron a los parches agrícolas ($n = 8$ nidos) y 273 a la reserva ($n = 8$ nidos). Al comparar la distribución de las distintas tallas de presas provistas por las hembras a sus pichones en los parches agrícolas y en la reserva se observaron diferencias significativas en ambos sitios ($\chi^2_2 = 19,56$; $P < 0,001$; $\chi^2_2 = 32,02$; $P < 0,001$; respectivamente) (Fig. 7). En términos generales, el análisis de proporciones pareadas indicó que las hembras entregaron a sus crías una mayor cantidad de presas de talla 1 en la reserva que en los parches ($Z_{talla1} = 2,72$, $P = 0,006$), por el contrario las presas de talla 2 fueron entregadas en mayor cantidad en los

parches agrícolas ($Z_{talla2} = 0,16$, $P = 0,002$). Las presas de talla 3 fueron igualmente entregadas en ambos sitios ($Z_{talla3} = 3,08$, $P = 0,871$) (Fig. 7).

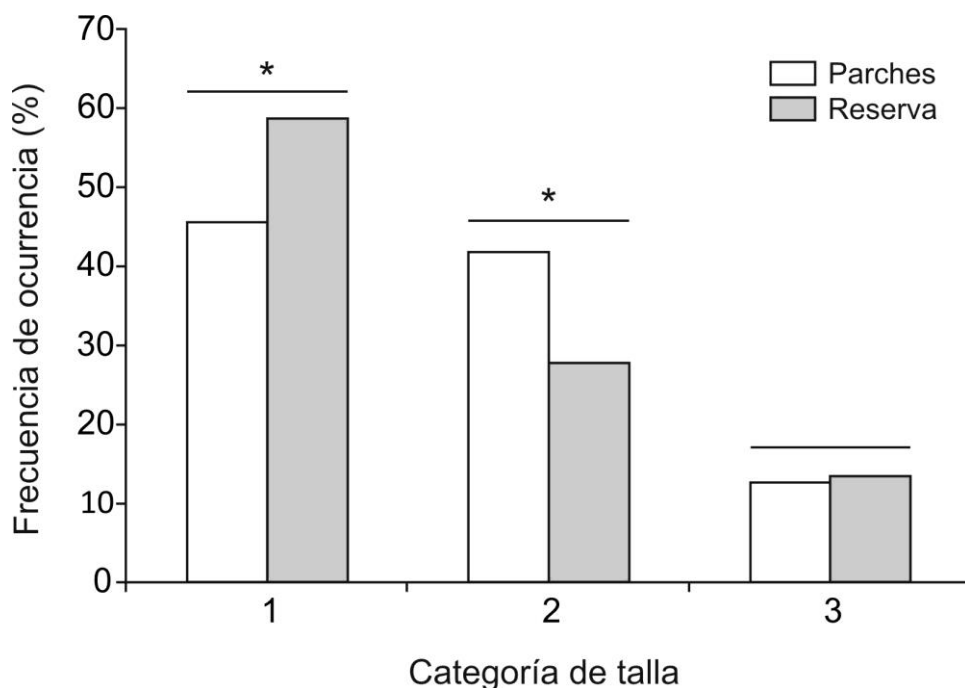


Figura 7. Frecuencia de ocurrencia de tallas de presas entregadas por hembras de Pico de Plata (*Hymenops perspicillatus*) a sus pichones en parches de pastizal fragmentado (Parches) y en un pastizal sin fragmentar (Reserva) en el sudeste de la región Pampeana. Las categorías de talla de presas son: 1 = chicas (< ½ pico), 2 = medianas (entre ½ y 1 pico), y 3 = grandes (> 1 pico). Los asteriscos asociados a las líneas horizontales sobre las columnas indican diferencias significativas a partir del test de Z para proporciones.

5.5. DISCUSIÓN

A partir de los resultados obtenidos se pudo observar que en ambientes de pastizal fragmentado el Pico de Plata tuvo un menor éxito de nidificación. Registramos que esta especie posee una plasticidad comportamental que le permitió modificar la asignación de tiempos bajo distintas situaciones a lo largo de ciclo de nidificación. En los parches agrícolas se manifestó en la etapa de huevos a través del alargamiento de los turnos de

incubación y disminución de la tasa de visitación, y en la etapa de pichones con una menor tasa de alimentación, pero compensada con un aporte de presas de mayor tamaño en pastizales fragmentados respecto a continuos. Los patrones comportamentales registrados sustentan las predicciones planteadas, y sostienen a la depredación de nidos como una de las principales fuerzas modeladoras de las características de historia de vida de las aves (Martin 1995, Martin et al. 2000b, Ferretti et al. 2005).

Para el Pico de Plata nidificar en un ambiente fragmentado, específicamente en parches de pastizal en una matriz agrícola, y estar sometido a mayor riesgo de depredación determina que la tasa de supervivencia sea menor al comparar con un pastizal continuo. Este patrón se corresponde con uno de los principales efectos de la fragmentación del hábitat, en donde individuos que utilizan parches de hábitat relativamente de menor tamaño sufren una mayor tasa de depredación (Johnson y Temple 1990, Herkert et al. 2003; pero ver Walk et al. 2010, Capítulo IV). Asociado a este riesgo de depredación variable el Pico de Plata mostró una plasticidad comportamental que se manifestó durante todo el período de nidificación. Particularmente durante la etapa de incubación, en los sitios de mayor depredación (i.e., parches agrícolas), a través de un aumento de la actividad de atención al nido, básicamente mediante el alargamiento de los turnos de incubación. Sin embargo, el tiempo que pasan fuera del nido entre turnos fue similar entre sitios, lo que llevó finalmente a una menor tasa de visitación al nido. Estos cambios comportamentales coinciden con los patrones registrados en estudios previos donde se halló que las hembras pueden incrementar la duración de los turnos de incubación para reducir la actividad en el nido como respuesta a un mayor riesgo de depredación (ej., Ferretti et al. 2005, Kleindorfer 2007, Massaro et al. 2008; pero ver Zanette et al. 2011). Este patrón no se restringe a una especie o hábitat en particular sino que fue observado en distintas especies, localizaciones y sistemas

geográficos (Conway y Martin 2000a). Es sabido que la duración de los turnos de incubación obviamente también puede ser influenciada por otros factores como la temperatura ambiente (Conway y Martin 2000b, Londoño et al. 2008) y la disponibilidad del alimento en el territorio (Eikenaar et al. 2003, Londoño et al. 2008). Al realizar los muestreos, se intentó descartar el efecto del clima evitando colocar las cámaras bajo condiciones climáticas adversas como lluvias, viento excesivo y calor extremo, y realizando las filmaciones en ambos sitios durante la misma franja horaria del día. En todo caso la disponibilidad de alimento podría haber tenido un efecto sobre el comportamiento de incubación, pero frente a una fuerte presión de depredación de nidos su efecto puede tener una relevancia relativamente menor en modular los comportamientos de atención al nido (Ferretti et al. 2005).

En la etapa de pichones también ocurrieron cambios comportamentales asociados a la fragmentación que se evidenciaron por una disminución en la tasa de alimentación de pichones grandes en pastizales fragmentados respecto a continuos. Esta respuesta concordó con estudios previos que evaluaron cómo los parentales ajustan la asistencia al nido disminuyendo la tasa de alimentación de pichones frente al aumento del riesgo de depredación (Martin et al. 2000a, Eggers et al. 2005, Fontaine y Martin 2006, Zanette et al. 2011). La restricción en la entrega de alimentos a los pichones durante su desarrollo puede afectar adversamente los procesos fisiológicos (Kempster et al. 2007) junto con el desarrollo del cerebro (MacDonald et al. 2006), y en consecuencia afectar negativamente la supervivencia de los juveniles. Sin embargo, en ciertos casos, puede ocurrir que al disminuir la tasa de alimentación de pichones, los parentales aporten presas de mayor tamaño como una forma de contrarrestar este déficit de presas (Skutch 1949, Martin 1996, Martin et al. 2000b). El cambio en la tasa de alimentación del Pico de Plata estuvo

acompañado por un cambio en las tallas de las presas aportadas a los pichones, ya que en los parches agrícolas ocurrió un mayor aporte de presas de mayor tamaño. De este modo es posible que el Pico de Plata compense el menor aporte de presas al nido por un aumento en las tallas (Skutch 1949) situación que ajusta a lo predicho. Sin embargo, debe notarse también que este patrón puede tener una explicación alternativa, vinculada a una disponibilidad diferencial entre situaciones ambientales. Asociado a los cambios en el uso de la tierra es posible que ocurran cambios en la disponibilidad de algunos grupos de insectos, y que una explicación alternativa al patrón observado sea producto de que en parches agrícolas haya una mayor disponibilidad de presas grandes que en la reserva.

Dado que la mayor parte de los nidos filmados en los parches agrícolas fueron finalmente exitosos se desconoce si aquellos nidos que fueron depredados tempranamente durante la nidificación se deba a que hayan sido individuos que no pudieron reconocer el riesgo de depredación en los parches y adaptar su comportamiento de cuidado parental a dicha situación. Debido a ello los posibles beneficios de adoptar un comportamiento de mayor cuidado parental quedan solo referidos a los resultados de estudios previos citados a lo largo de este trabajo (ej., Martin et al. 2000a).

La fragmentación del pastizal genera parches de hábitat de menor calidad (al menos aquellos inmersos en una matriz agrícola) para reproducir dado su mayor riesgo relativo de depredación. Esta situación no solo provoca efectos adversos a nivel demográfico en la población dado una disminución significativa del éxito reproductivo de la especie, sino que además somete a los individuos a realizar cambios comportamentales de cuidado parental poniendo de manifiesto la plasticidad comportamental de esta especie, y cuyo éxito podría depender en cierta forma de la capacidad de detectar al menos ciertos riesgos de depredación y compensarlo en consecuencia mediante ajustes comportamentales.

CAPÍTULO VI

EPÍLOGO

6.1. CONSIDERACIONES FINALES

La pérdida y fragmentación de los pastizales nativos de la región Pampeana, asociado al enorme desarrollo agropecuario de la región, ha sido la mayor problemática de conservación que ha enfrentado el bioma. Estos cambios han tenido una incidencia negativa sobre la biodiversidad pampeana, y en particular, sobre las poblaciones de aves nativas del pastizal, con reducciones poblacionales, extinciones locales y significativas disminuciones en sus rangos de distribución original. Bajo este contexto, esta tesis fue ideada para abordar esta cuestión tomando como modelo los pastizales relictuales de *Cortaderia selloana*, considerando los efectos de la reducción de hábitat sobre las poblaciones de aves nativas. A partir del poco conocimiento que existía sobre la avifauna asociada a estos pastizales se partió de la descripción del ensamble y se pudo observar su enorme valor como sitio de conservación, ya que estos pastizales cuentan con una gran diversidad de aves representada por al menos unas 54 especies, muchas de estas con un alto grado de asociación ya que utilizan los pastizales para alimentarse y nidificar. Por otro lado, las aves que dependen fuertemente de estos ambientes muestran sensibilidad al área con los mayores valores de abundancia y riqueza en los pastizales continuos. Uno de los mecanismos del proceso de fragmentación, que explicaría en parte esta reducción de individuos y especies, es la disminución del tamaño y aumento de la proporción de bordes de los parches de pastizal. Un aporte importante de esta tesis, fue determinar que el tamaño y la proporción de borde *per se* no son los únicos condicionantes sobre la riqueza y abundancia de aves de pastizal en parches relictuales, sino que existiría un efecto modulador regulado por el tipo de matriz en el cual se encuentren insertos los parches. Esto se hizo evidente particularmente en matrices forestales en donde las aves de pastizal, presentaron los menores valores de

abundancia y riqueza, pero por otro lado, parches inmersos en matrices agrícolas fueron relativamente más utilizados.

La diversidad de aves de pastizal registradas en los parches de matriz agrícola, es un indicador del uso de los mismos, pero no permite determinar si estas poblaciones pueden ser viables en el largo plazo. Los resultados indicaron que el desempeño reproductivo de las aves, representadas por dos especies de pastizal (*Hymenops perspicillatus* y *Pseudoleistes virescens*), fue relativamente menor en parches respecto a pastizales continuos dado por mayores tasas de depredación y parasitismo de cría. La matriz del paisaje, también tiene un efecto modulador en este caso, ya que una de las especies (*H. perspicillatus*) nidificando en parches inmersos en matrices urbanas tuvo un éxito reproductivo similar al registrado en pastizales sin fragmentar. La disparidad en la respuesta dependiente de la especie es otro factor a considerar, lo que obliga a evitar generalizaciones sobre dichos efectos, a todas las especies de pastizal. La decisión de nidificar en parches de pastizal en matrices agrícolas, significa estar sometido a una fuerte presión de depredación. La capacidad que tengan las aves de pastizal para detectar dicha presión, y la posibilidad de adoptar comportamientos antidepredatorios, condicionará en parte su éxito reproductivo. Los resultados de esta tesis muestran que las aves que reproducen en parches de matriz agrícola, aquí representadas también por *H. perspicillatus*, modifican el comportamiento de asistencia al nido, lo que se manifestó a través de una disminución en la tasa de visitación al nido durante todo el período de nidificación. Esta conducta se asocia a una menor detectabilidad del nido, y en consecuencia aumentaría la probabilidad de criar con éxito los pichones.

En base a los resultados obtenidos en esta tesis se hace evidente que el mantenimiento de grandes extensiones de pastizales nativos resulta indispensable para el sostenimiento de poblaciones viables de aves que dependen de los pastizales altos nativos

de la región Pampeana, fundamentado por el mayor éxito reproductivo. Sin embargo, los parches también cumplirían un rol importante dado que son lugares donde las aves pueden alimentarse y refugiarse durante todo el año, o durante sus movimientos migratorios o estacionales para aquellas especies que viven fuertemente ligadas a una estructura de pasto alto.

La conservación del bioma de pastizales representa un enorme desafío dada la presión generada fundamentalmente por el avance de la frontera agrícola y también de la urbanización. Los pastizales del sudeste de la región Pampeana no son una excepción a este patrón, y en este sentido se espera a través de esta tesis haber contribuido en la puesta en valor de estos ambientes, haber generado conocimiento, herramientas para mejorar su manejo y planificar su conservación, y alertar sobre las consecuencias de la pérdida de un paisaje único que representa la identidad natural de la región.

BIBLIOGRAFÍA

BIBLIOGRAFÍA

- Åberg, J., Jansson, G., Swenson, J.E., y Angelstam, P. 1995. The effect of matrix on the occurrence of hazel grouse (*Bonasa bonasia*) in isolated habitat fragments. *Oecologia* 103:265-269.
- Altieri, M.A. 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74:19-31.
- Alves-Borges, F.J. y Marini, M.A. 2010. Birds nesting survival in disturbed and protected Neotropical savannas. *Biodiversity and Conservation* 19:223-236.
- Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71:355-366.
- Andrén, H. 1995. Effects of landscape composition on predation rates at habitat edges. En: Hansson, L., Fahrig, L. y Merriam, H.G. (eds.) *Mosaic Landscapes and Ecological Processes*. Chapman & Hall. London. Pp. 225-255.
- Askins, R.A., Chávez-Ramírez, F., Dale, B.C., Haas, C.A., Herkert, J.R., Knopf, F.L., y Vickery, P.D., 2007. Conservation of grassland birds in North America: understanding ecological processes in different regions. *Ornithological Monographs* 64:1-46.
- 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.
- Azpiroz, A.B., Isacch, J.P., Dias, R.A., Di Giacomo, A.S., Suertegaray-Fontana, C., y Morales-Palarea, C. 2012. Ecology and conservation of grassland birds in southeastern South America: a review. *Journal of Field Ornithology* 83:217-246.
- Bakker, K.K., Naugle, D.E., y Higgins, K.F. 2002. Incorporating landscape attributes into models for migratory grassland bird conservation. *Conservation Biology* 16:1638-1646.
- Baladrón, A.V. 2010. Impacto de la depredación de aves rapaces sobre pequeños mamíferos en el Sudeste bonaerense. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Baldi, G., Guerschman, J.P., y Paruelo, J.M. 2006. Characterizing fragmentation in temperate South America grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 116:197-208.

- Baldi, G. y Paruelo, J.M. 2008. Land-use and land cover dynamics in south American Temperate Grasslands. *Ecology and Society* 13:6.
- Bilenca, D. y Miñarro, F. 2004. Identificación de áreas valiosas de pastizal (AVPs) en las pampas y campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil. Fundación Vida Silvestre, Buenos Aires.
- BirdLife International 2014. IUCN Red List for birds. Bajado de <http://www.birdlife.org> el 18/07/2014.
- Block, C. 2014. Selección de hábitat a escala de paisaje y microhábitat en lagartijas arenícolas. Herramientas para el manejo sustentable del ecosistema dunícola costero de la Provincia de Buenos Aires. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Bollinger, E.K. y Gavin, T.A. 2004. Responses of nesting Bobolinks (*Dolichonyx oryzivorus*) to habitat edges. *Auk* 121:767-776.
- Brittingham, M.C. y Temple, S.A. 1983. Have cowbirds caused forest songbirds to decline? *BioScience* 33:31-35.
- Brotons, L., Mönkkönen, M., y Martin, J.L. 2003. Are fragments islands? Landscape context and density-area relationships in boreal forest birds. *American Naturalist* 162:343-357.
- Burger, L.D., Burger Jr, L.W., y Faaborg, J. 1994. Effects of prairie fragmentation on predation on artificial nests. *Journal of Wildlife Management* 58:249-254.
- Burnham, K.P. y Anderson, D.R. 1998. *Model Selection and Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer-Verlag: New York.
- Burnham, K.P. y Anderson, D.R. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag, New York.
- Burnham, K.P. y Anderson, D.R. 2004. Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods Research* 33:261-304.
- Burhans, D.E. y Thompson, F.R. 2006. Songbird abundance and parasitism differ between urban and rural shrublands. *Ecological Application* 16:394-405.
- Cabrera, A.L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. En: Kugler, W.F. (ed.). *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. Editorial ACME S.A.C.I. Buenos Aires. Pp. 1-85.

- Canepuccia, A.D., Cicchino, A., Escalante, A., Novaro, A., y Isacch, J.P. 2009. Differential responses of marsh arthropods to rainfall-induced habitat loss. *Zoological Studies* 48:174-183.
- Canevari, M., Canevari, P., Carrizo, G., Harris, G., Rodríguez Mata, J., y Straneck, R. 1991. Nueva Guía de las Aves Argentinas, vol. 2. Fundación Acindar. Buenos Aires, Argentina.
- Cardoni, D.A., Isacch, J.P., y Iribarne, O.O. 2007. Indirect effects of the intertidal burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* in the habitat use of Argentina's South West Atlantic salt marsh birds. *Estuaries and Coasts* 30:382-389.
- Cardoni, D.A., Isacch, J.P., Fanjul, M.E., Escapa, M., y Iribarne, O.O. 2011. Relationship between anthropogenic sewage discharge, marsh structure and bird assemblages in a SW Atlantic saltmarsh. *Marine Environmental Research* 71:122-130.
- Cardoni, D.A. 2011. Adaptaciones evolutivas y respuestas a la actividad antrópica de aves de marismas del atlántico sudoccidental: Un análisis a diferentes escalas temporales. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Cardoni, D.A., Isacch, J.P., y Iribarne, O.O. 2012. Effects of cattle grazing and fire on the abundance, habitat selection, and nesting success of the Bay-capped Wren-spinetail (*Spartonoica maluroides*) in coastal saltmarshes of the Pampas region. *Condor* 114: 803-811.
- Castellón, T.D. y Sieving, K.E. 2006. An experimental test of matrix permeability and corridor use by an endemic understory bird. *Conservation Biology* 20:135-145.
- Cerezo, A., Conde, M.C., y Poggio, S. 2011. Pasture area and landscape heterogeneity are key determinants of bird diversity in intensively managed farmland. *Biodiversity and Conservation* 20:2649-2667.
- Chalfoun, A.D., Thompson III, F.R., y Ratnaswamy, M.J. 2002. Nest predators and fragmentation: a review and meta-analysis. *Conservation Biology* 16:306-318.
- Chesser, T. 1994. Migration in South America: an overview of the austral system. *Bird Conservation International* 4:91-107.
- Codesido, M., González-Fischer, C., y Bilenca, D. 2008. Asociaciones entre diferentes patrones de uso de la tierra y ensambles de aves en agroecosistemas de la región pampeana, Argentina. *Ornitología Neotropical* 19:575-585.

- Codesido, M., González-Fischer, C. y Bilenca, D. 2011. Distributional changes of landbird species in agroecosystems of central Argentina. *Condor* 113:266-273.
- Codesido, M., González-Fischer, C., y Bilenca, D. 2012. Agricultural land-use, avian nesting and rarity in the Pampas of central Argentina. *Emu* 112:46-54.
- Collias, N. y Collias, E. 1984. Nest building and bird behavior. Princeton University Press, Princeton.
- Comparatore, V.M., Martínez, M.M., Vassallo, A.I., Barg, O.M., y Isacch, J.P. 1996. Abundancia y relaciones con el hábitat de aves y mamíferos en pastizales de *Paspalum quadrifarium* (paja colorada) manejados con fuego (Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Interciencia* 21:228-237.
- Conner, R.N. y Dickson, J.G. 1980. Strip transect sampling and analysis for avian habitat studies. *Wildlife Society Bulletin* 8:4-10.
- Conway, C.J. y Martin, T.E. 2000. Evolution of avian incubation behavior: Influence of food, climate and nest predation. *Evolution* 54:670-685.
- Coppedge, B.R., Engle D.M., Masters, R.E., y Gregory, M.S. 2001. Avian response to landscape change in fragmented southern Great Plains grasslands. *Ecological Applications* 11:47-59
- Correa, M.N. 1978. Flora Patagónica, Parte III. Gramineae. Colección Científica del INTA. Tomo VIII. Buenos Aires.
- Cozzani, N., Sánchez, R., y Zalba, S.M. 2004. Nidificación de la Loica Pampeana (*Sturnella defilippii*) en la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Hornero* 19:47-52.
- Cozzani, N. y Zalba, S.M. 2009. Estructura de la vegetación y selección de hábitats reproductivos en aves del pastizal pampeano. *Ecología Austral* 19:35-44.
- Crawley, M.J. 2007. The R book. John Wiley & Sons, West Sussex, UK.
- Cueto, V.R. y López de Casenave, J. 2000. Seasonal changes in bird assemblages of coastal woodlands in east-central Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 35:173-177.
- Cunningham, M.A. y Johnson, D.H. 2006. Proximate and landscape factors influence grassland bird distributions. *Ecological Applications* 16:1062-1075.

- Davis, S.K. 2004. Area sensitivity in grassland passerines: effects of patch size, patch shape, and vegetation structure on bird abundance and occurrence in southern Saskatchewan. *Auk* 121:1130-1145.
- Davis, S.K., Brigham, R.M., Shaffer, T.L., y James, P.C. 2006. Mixed-grass prairie passerines exhibit weak and variable responses to patch size. *Auk* 123:807-821.
- Delhey, K., Carrizo, M., Verniere, L.C., Mahler, B., y Peters, A. 2010. Seasonal variation in reproductive output of a neotropical temperate suboscine, the Firewood-gatherer (*Anumbius annumbi*). *Auk* 127:222-231.
- Di Giacomo, A.S. y Di Giacomo, A.G. 2004. Extinción, historia natural y conservación de las poblaciones del Yetapá de Collar (*Alectrurus risora*) en Argentina. *Ornitología Neotropical* 15:145-157.
- Di Giacomo, A.S. y López de Casenave, J. 2010. Use and importance of crop and field-margin habitats for birds in a neotropical agricultural ecosystem. *Condor* 112:283-293.
- Dinsmore, S.J., White, G.C., y Knopf, F.L. 2002. Advanced techniques for modeling avian nest survival. *Ecology* 83:3476-3488.
- Dodds, G.W., Appleby, M.J., y Evans, A.D. 1995. A management guide to birds of lowland farmland. Royal Society for the Protection of birds, Sandy, England.
- Doligez, B. y Clobert, J. 2003. Clutch size reduction as a response to increased nest predation in the Collared Flycatcher. *Ecology* 84:2582-2588.
- Donald, P.F. y Evans, A.D. 2006. Habitat connectivity and matrix restoration: the wider implications of agri-environmental schemes. *Journal of Applied Ecology* 43:209-218.
- Donald, P.F., Sanderson, F.J., Burfield, I.J., y van Bommel, F.P.J. 2006. Further evidence of continent-wide impacts of agricultural intensification on European farmland birds 1990–2000. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 116:189-196.
- Dunford, W. y Freemark, K. 2004. Matrix matters: effects of surrounding land use on forest birds near Ottawa, Canada. *Landscape Ecology* 20:497-511.
- Duré Ruiz, N.M., Fernández, G.J., y Mermoz, M.E. 2008. Effects of cowbird parasitism in the brood reduction of the Brown-and-yellow Marshbird (*Pseudoleistes virescens*). *Condor* 110:507-513.

- Eggers, S., Griesser, M., y Ekman, J. 2005. Predator-induced plasticity in nest visitation rates in the Siberian Jay (*Perisoreus infaustus*). *Behavioral Ecology* 16:309-315.
- Estades, C.F. y Temple, S.A. 1999. Deciduous-forest bird communities in a fragmented landscape dominated by exotic pine plantations. *Ecological Applications* 9:573-585.
- Faggi, A., Perepelizin, P.V., y Dadon, J. 2010. South Atlantic tourist resorts: predictors for changes induced by afforestation. En: Müller, N., Werner, P., y Kelcey, J.C. (eds.). *Urban Biodiversity and Design*, John Wiley & Sons, Oxford. Pp. 363-379.
- Faggi, A. y Dadon, J. 2011. Temporal and spatial changes in plant dune diversity in urban resorts. *Journal of Coastal Conservation* 15:585-594.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:487-515.
- Farina, J.L. y Cicchino, A.C. 2011. La RNPMdP: una visión entomológica. En: De Marco, S.G., Vega, L.E., y Bellagamba, P. (eds.). *Reserva Natural del Puerto Mar del Plata, un Oasis Urbano de Vida Silvestre*. Universidad FASTA ediciones. Mar del Plata. Pp. 189-242.
- Fernández, G.J. y Reboreda, J.C. 2002. Nest-site selection by male greater rheas. *Journal of Field Ornithology* 73:166-173.
- Ferretti, V., Llambías, P.E., y Martin, T.E. 2005. Life-history variation of a neotropical thrush challenges food limitation theory. *Proceedings of the Royal Society of London B* 272:769-773.
- Filloy, J. y Bellocq, M.I. 2007. Patterns of bird abundance along the agricultural gradient of the Pampean region. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 120:291-298.
- Fitzpatrick, J.W. 2004. Family Tyrannidae. En: del Hoyo, J., Elliott, A., y Christie, D.A. (eds.). *Handbook of the Birds of the World. Volumen 9: Cotingas to pipits and wagtails*. Lynx Edicions. Barcelona, España. Pp. 170-462.
- Fletcher, R.J. y Koford, R.R. 2003. Spatial responses of Bobolinks (*Dolichonyx oryzivorus*) near different types of edges in northern Iowa. *Auk* 120:799-810.
- Foley, J.A., Defries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski J.H., Holloway T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N., y Snyder, P.K. 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.
- Fontaine, J.J., Martel, M., Markland, H.M., Niklison, A.M., Decker, K.L., y Martin, T.E. 2007. Testing ecological and behavioral correlates of nest predation. *Oikos* 116:1887-1894.
- Forman, R.T.T. y Gordon, M. 1986. *Landscape Ecology*. Wiley. New York.
- Forman, R.T.T. 1995. *Land mosaics: the ecology of landscapes and regions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fournier, D.A., Skaug, H.J., Ancheta, J., Ianelli, J., Magnusson, A., Maunder, M.N., Nielsen, A., y Sibert J. 2012. AD Model builder: using automatic differentiation for statistical inference of highly parameterized complex nonlinear models. *Optimization Methods and Software* 27:233-249.
- Free Map Tools. 2007. *Area Calculator*. <http://www.freemaptools.com/area-calculator.htm>.
- Gates, J.E. y Gysel, L.W. 1978. Avian nest dispersion and fledging success in field-forest ecotones. *Ecology* 59:871-883.
- Ghalambor, C.K., Peluc, S.I., y Martin, T.E. 2013. Plasticity of parental care under the risk of predation: how much should parents reduce care? *Biology Letters* 9:20130154.
- Grant, T.A., Shaffer, T.L., Madden, E.M., y Pietz, P.J. 2005. Time-specific variation in passerine nest survival: New insights into old questions. *Auk* 122:661-672.
- Goguen, C.B. y Mathews, N.E. 2000. Local gradients of cowbird abundance and parasitism relative to livestock grazing in a western landscape. *Conservation Biology* 14:1862-1869.
- Hamer, T.L., Flather, C.H., y Noon, B.R. 2006. Factors associated with grassland bird species richness: the relative roles of grassland area, landscape structure, and prey. *Landscape Ecology* 21:569-583.
- Hannah, L., Carr, J.L., y Lankerani, A. 1995. Human disturbance and natural habitat: a biome analysis of a global data set. *Biodiversity and Conservation* 4:128-155.
- Hansen, A.J. y Urban, D.L. 1992. Avian response to landscape pattern: The role of species life histories. *Landscape Ecology* 7:163-180.
- Hanski, I. y Gilpin, M. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society* 42:3-16.

- Hanski, I. 1999. Metapopulation ecology. Oxford University Press, New York, USA.
- Harris, L.D. 1984. The fragmented forest: island biogeography theory and the preservation of biotic diversity. University of Chicago Press, Chicago.
- Harvey, C.A., Medina, A., Sánchez, D.M., Vílchez, S., Hernández, B., Saenz, J.C., Maes, J.M., Casanoves, F., y Sinclair, F.L. 2006. Patterns of animal diversity in different forms of tree cover in agricultural landscapes. *Ecological Applications* 16:1986-1999.
- Helzer, C.J. y Jelinski, D.E. 1999. The relative importance of patch area and perimeter-area ratio to grassland breeding birds. *Ecological Applications* 9:1448-1458.
- Herkert, J.R. 1994. The effects of habitat fragmentation on midwestern grassland bird communities. *Ecological Applications* 4:461-471.
- Herkert, J.R., Reinking, D.L., Wiedenfeld, D.A., Winter, M., Zimmerman, J.L., Jensen, W.E., Finck, E.J., Koford, R.R., Wolfe, D.H., Sherrod, S.K., Jenkins, M.A., Faaborg J., y Robinson S.K. 2003. Effects of prairie fragmentation on the nest success of breeding birds in the midcontinental United States. *Conservation Biology* 17:587-594.
- Herrera, L.P., Gómez Hermida, V., Martínez, G.A., Lattera, P., y Maceira, N.O. 2005. Remote sensing assessment of *Paspalum quadrifarium* grasslands in the Flooding Pampa, Argentina. *Rangeland Ecology & Management* 58:406-412.
- Herrera, L.P., Lattera, P., Maceira, N.O., Zelaya, K.D., y Martínez, G.A. 2009. Fragmentation status of tall-tussock grassland relicts in the Flooding Pampa, Argentina. *Rangeland Ecology & Management* 62:73-82.
- Hines, J.H. y Sauer, J.R. 1989. Program CONTRAST: a general program for the analysis of several survival or recovery rate estimates. U.S. Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, Washington.
- Hodgson, P., French, K., y Major, R.E. 2007. Avian movement across abrupt ecological edges: Differential responses to housing density in an urban matrix. *Landscape and Urban Planning* 79:266-272.
- Horn, D.J. y Koford, R.R. 2006. Could the area-sensitivity of some grassland birds be affected by landscape composition? En: Egan, D. y Harrington, J.A. (eds.) *Proceedings of the 19th North American prairie conference*, University of Wisconsin, pp 109-116.

- 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., Bó, M.S., Maceira, N.O., Demaría, M.R., y Peluc, S. 2003. Composition and seasonal changes of the bird community of natural grasslands in the western Pampa of Argentina. *Journal of Field Ornithology* 74:59-65.
- Isacch, J.P., Holz, S., Ricci, L., y Martínez, M.M. 2004. Post-fire vegetation change and bird use of a salt marsh in coastal Argentina. *Wetlands* 24:235-243.
- Isacch, J.P., Darrieu, C.A., y Martínez, M.M. 2005. Food availability and dietary relationships among grassland migratory shorebirds during the nonbreeding season. *Waterbirds* 28:238-245.
- Isacch, J.P., Costa, C.S.B., Rodríguez-Gallego, L., Conde, D., Escapa, M., Gagliardini, D. A., y Iribarne, O.O. 2006. Distribution of saltmarsh plant communities associated with environmental factors along a latitudinal gradient on the south-west Atlantic coast. *Journal of Biogeography* 33:888-900.
- 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.
- Isacch, J.P. y Cardoni, D.A. 2011. Different grazing strategies are necessary to conserve endangered grassland birds in short and tall salty grasslands of the flooding pampas. *Condor* 113:724-734.
- Isacch, J.P., Cardoni, D.A., y Iribarne, O.O. 2014. Diversity and habitat distribution of birds in coastal marshes and comparisons with surrounding upland habitats in southeastern South America. *Estuaries and Coasts* 37:229-239.
- Jensen, W.E. y Finck, E.J. 2004. Edge effects on nesting Dickcissels (*Spiza americana*) in relation to edge type of remnant tallgrass prairie in Kansas. *American Midland Naturalist* 151:192-199.
- Johnson, D.H. 2001. Habitat fragmentation effects on birds in grassland and wetlands: a critique of our knowledge. *Great Plains Research* 11:211-231.

- Johnson, D.H. e Igl, L.D. 2001. Area requirements of grassland birds: a regional perspective. *Auk* 118:24-34.
- Johnson, R.G. y Temple, S.A. 1986. Assessing habitat quality for birds nesting in fragmented tallgrass prairies. En: Verner, J., Morrison, M.L., y Ralph, C.J. (eds.). *Wildlife 2000: modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates*. Wisconsin University Press, Madison. Pp. 245-249.
- Johnson, R.G. y Temple, S.A. 1990. Nest predation and brood parasitism of tallgrass prairie birds. *Journal of Wildlife Management* 54:106-111.
- Kempster, B., Zanette, L., Longstaffe, F.J., MacDougall-Shackleton, S.A., Wingfield, J.C., y Clinchy, M. 2007. Do stable isotopes reflect nutritional stress? Results from a laboratory experiment on song sparrows. *Oecologia* 151:365-371.
- Kendeigh, S.C. 1952. Parental care and its evolution in birds. *Illinois Biological Monographs* 22:1-358.
- Kleindorfer, S. 2007. The ecology of clutch size variation in Darwin's small ground finch *Geospiza fuliginosa*: comparison between lowland and highland habitats. *Ibis* 149:730-741.
- Kupfer, J.A., Malanson, G.P., y Franklin, S.B. 2006. Not seeing the ocean for the islands: the mediating influence of matrix-based processes on forest fragmentation effects. *Global Ecology and Biogeography* 15:8-20.
- Lahti, D.C. 2001. The "edge effect on nest predation" hypothesis after twenty years. *Biological Conservation* 99:363-374.
- León, R.J.C., Rusch, G.M., y Oesterheld, M. 1984. Pastizales pampeanos-impacto agropecuario. *Phytocoenologia* 12:201-218.
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15:237-240.
- Lima, S.L. y Bednekoff, P.A. 1999. Temporal variation in danger drives antipredator behavior: the predation risk allocation hypothesis. *American Naturalist* 153:649-659.
- Lima, S.L. 2009. Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological Reviews* 84:485-513.

- 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/Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable. Buenos Aires.
- MacArthur, R.H. y Wilson, E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- MacDonald, I.F., Kempster, B., Zanette, L., y MacDougall-Shackleton, S.A. 2006. Nutritional stress impairs development of song-control brain regions in juvenile male and female song sparrows (*Melospiza melodia*). Proceedings of the Royal Society of London B 273:2559-2564.
- Martin, T.E. y Roper, J.J. 1988. Nest predation and nest site selection in a western population of the Hermit Thrush. Condor 90:51-57.
- Martin, T.E. 1992. Interaction of nest predation and food limitation in reproductive strategies. Current Ornithology 9:163-197.
- 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.
- Martin, T.E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation and food. Ecological Monographs 65:101-127.
- Martin, T.E. 1996. Life history evolution in tropical and south temperate birds: what do we really know? Journal of Avian Biology 27:263-272.
- Martin, T.E. y Clobert, J. 1996. Nest predation and avian life history evolution in Europe versus North America: a possible role of humans? American Naturalist 147:1028-1946.
- Martin, T.E., Martin, P.R., Olson, C.R., Heidinger, B.J., y Fontaine, J.J. 2000. Parental care and clutch sizes in North and South American birds. Science 287:1482-1485.
- Martin, T.E., Scott, J., y Menge, C. 2000a. Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity. Proceedings of the Royal Society London B 267:2287-2293.
- Martin, T.E. 2002. A new view for avian life history evolution tested on an incubation paradox. Proceedings of the Royal Society of London 269:309-316.

- Martin, T.E., Auer, S.K., Bassar, R.D., Niklison, A., y Lloyd, P. 2007. Geographic variation in avian incubation periods and parental influences on embryonic temperature. *Evolution* 61:2558-2569.
- Martin, T.E. y Briskie, J.V. 2009. Predation on dependent offspring. A review of the consequences for mean expression and phenotypic plasticity in avian life history traits. *The Year in Evolutionary Biology: Annals of the New York Academy of Sciences* 1168:201-217.
- Martínez, M.M. 2001. Avifauna de Mar Chiquita. En: Iribarne, O.O. (ed.). *Reserva de Biosfera Mar Chiquita: Características Físicas, Biológicas y Ecológicas*. Editorial Martín. Mar del Plata. Pp. 227-247.
- Martos, P., Reta, R., y Guerrero, R.R. 2004. En ambiente físico de las costas marplatenses: su clima y sus aguas. En: Boschi, E.E. y Cousseau, M.B. (eds.). *La Vida entre Mareas: Vegetales y Animales de las Costas de Mar del Plata*. Publicaciones Especiales INIDEP, Mar del Plata, Argentina. Pp. 29-42.
- Marzluff, J.M. 2001. Worldwide urbanization and its effects on birds. En: Marzluff, J.M., Bowman, R., y Donnelly, R. (eds.). *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*. Kluwer Academic Publishers, Norwell, MA. Pp. 19-47.
- Marzluff, J.M. y Ewing, K. 2001. Restoration of fragmented landscapes for the conservation of birds: a general framework and specific recommendations for urbanizing landscapes. *Restoration Ecology* 9:280-292.
- Massaro, M., Starling-Windhof, A., Briskie, J.V., y Martin, T.E. 2008. Introduced mammalian predators induce adaptive shifts in parental behaviour in an endemic New Zealand bird. *PLoS ONE* 3:e2331.
- Massoni, V. y Rebores, J.C. 2002. A neglected cost of brood parasitism: egg punctures by Shiny Cowbirds during inspection of potential host nests. *Condor* 104:407-412.
- McLaughlin, M.E., Janousek, W.M., McCarty, J.P., y Wolfenbarger, L.L. 2014. Effects of urbanization on site occupancy and density of grassland birds in tallgrass prairie fragments. *Journal of Field Ornithology* 85:258-273.
- Meffert, P.J., Marzluff, J.M., y Dzioc, F. 2012. Unintentional habitats: Value of a city for the Wheatear (*Oenanthe oenanthe*). *Landscape Urban Planning* 108:49-56.

- Mermoz, M.E. 1996. Interacciones entre el Tordo Renegrado, *Molothrus bonariensis* y el Pecho Amarillo, *Pseudoleistes virescens*: estrategias del parásito de cría y mecanismos de defensa del hospedador. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.
- Mermoz, M.E. y Rebores, J.C. 1998. Nesting success in Brown-and-yellow Marshbirds: effects of timing, nest site, and brood parasitism. *Auk* 115: 871-878.
- Mermoz, M.E., Rebores, J.C., y Fernández, G.J. 2013. High rates of Shiny Cowbird parasitism on the Brown-and-yellow Marshbird select for complementary hosts defenses. *Condor* 115:910-920.
- Møller, A.P. 1988. Nest predation and nest site choice in passerine birds in habitat patches of different size: a study of magpies and blackbirds. *Oikos* 53:215-221.
- Muchai, M. y du Plessis, M.A. 2005. Nest predation of grassland bird species increases with parental activity at the nest. *Journal of Avian Biology* 36:110-116.
- Naef-Daenzer, B. y Keller, L.F. 1999. The foraging performance of great and blue tits (*Parus major* and *P. caeruleus*) in relation to caterpillar development, and its consequences for nestling growth and fledging weight. *Journal of Animal Ecology* 68:708-718.
- Nams, V.O. 1997. Density-dependent predation by skunks using olfactory search images. *Oecologia* 110:440-448.
- Narosky, T. y Di Giacomo, A. 1993. Las Aves de la Provincia de Buenos Aires: Distribución y Estatus. Asociación Ornitológica del Plata. Vázquez Mazzini Editores. Buenos Aires.
- Orians, G.H., Orians, C.E., y Orians, K.J. 1977. Helpers at the nest in some Argentine blackbirds. En: Stonehouse, B. y Perrins, C. (eds.). *Evolutionary ecology*. Macmillan, London. Pp. 137-151.
- Orians, G.H. 1980. Some adaptations of marsh-nesting blackbirds. Princeton University Press, Princeton.
- Overbeck, G.E., Müller, S.C., Fidelis, A., Pfadenhauer, J., Pillar V.D., Blanco, C.C., Boldrini, I.I., Both, R., y Forneck, E.D. 2007. Brazil's neglected biome: the South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology* 9:101-116.

- 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.
- Patten, M.A., Shochat, E., Reinking, D.L., Wolfe, D.H., y Sherrod, S.K. 2006. Habitat edge, land management, and rates of brood parasitism in tallgrass prairie. *Ecological Applications* 16:687-695.
- Peak, R.G., Thompson III, F.R., y Shaffer, T.L. 2004. Factors affecting nest success of songbirds in riparian corridors. *Auk* 121:726-737.
- Perkins, D.G., Perlut, N.G., y Allan, M. 2013. Strong minor fitness benefits for edge avoidance in nesting grassland birds in the Northeastern United States. *Auk* 130:512-519.
- Perrins, C.M. 1970. The timing of birds' breeding seasons. *Ibis* 112:242-255.
- Pietz, P.J. y Granfors, D.A. 2000. Identifying predators and fates of grassland passerine nests using miniature video cameras. *Journal of Wildlife Management* 64:71-87.
- Pietz, P.J. y Granfors, D.A. 2005. Parental nest defense on videotape: more reality than myth. *Auk* 122:701-705.
- Pietz, P.J., Buhl, D.A., Shaffer, J.A., Winter, M., y Johnson, D.H. 2009. Influence of trees in the landscape on parasitism rates of grassland passerine nests in Southeastern North Dakota. *Condor* 111:36-42.
- Pinheiro, J.C. y Bates, D.M. 2000. *Mixed-effects models in S and S-PLUS*. Springer, Berlín.
- Powell, L.A. 2007. Approximating variance of demographic parameters using the delta method: a reference for avian biologists. *Condor* 109:949-954.
- Pretelli, M.G. e Isacch, J.P. 2013. Breeding biology of Spectacled Tyrant (*Hymenops perspicillatus*) in pampas region, Argentina. *Wilson Journal of Ornithology* 125:275-279.
- Prevedello, J.A. y Vieira, M.V. 2010. Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. *Biodiversity and Conservation* 19:1205-1223.
- Price, T., Kirkpatrick, M., y Arnold, S.J. 1988. Directional selection and the evolution of breeding date in birds. *Science* 240:798-799.
- R Development Core Team 2013. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

- Reboreda, J.C., Mermoz, M.E., Massoni, V., Astié, A.A., y Rabuffetti, F.L. 2003. Impacto del parasitismo de cría del Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*) sobre el éxito reproductivo de sus hospedadores. *Hornero* 18:77-88.
- Recher, H.F. 1988. Counting terrestrial birds: use and applications of census procedures in Australia. *Australian Zoological Reviews* 1:25-45.
- Renfrew, R.B. y Ribic, C.A. 2003. Grassland passerine nest predators near pasture edges identified on videotape. *Auk* 120:371-383.
- Renfrew, R.B., Ribic, C.A., y Nack, J.L. 2005. Edge avoidance by nesting grassland birds: a futile strategy in a fragmented landscape. *Auk* 122:618-636.
- Renfrew, R.B. y Ribic, C.A. 2008. Multi-scale models of grassland passerine abundance in a fragmented system in Wisconsin. *Landscape Ecology* 23:181-193.
- Renjifo, L.M. 2001. Effect of natural and anthropogenic landscape matrices on the abundance of sub-Andean bird species. *Ecological Applications* 11:14-31.
- Ribic, C.A. y Sample, D.A. 2001. Associations of grassland birds with landscape factors in southern Wisconsin. *American Midland Naturalist* 146:105-121.
- Ribic, C.A., Koford, R.R., Herkert, J.R., Johnson, D.H., Niemuth, N.D., Naugle, D.E., Bakker, K.K., Sample, D.W., y Renfrew, R.B. 2009. Area sensitivity in North American grassland birds: Patterns and processes. *Auk* 126:233-244.
- Ribic, C.A., Guzy, M.J., Anderson, T.J., Sample D., y Nack, J. 2012. Bird productivity and nest predation in agricultural grasslands. *Studies in Avian Biology* 43:119-134.
- Ricketts, T.H. 2001. The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *American Naturalist* 158:87-99.
- Ricklefs, R.E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology* 9:1-48.
- Ridgely, R.S. y Tudor, G. 2009. Field guide to the songbirds of South America: the passerines. University of Texas Press, Austin, Texas.
- Robinson, S.K., Thompson III, F.R., Donovan, T.M., Whitehead, D.R., y Faaborg, J. 1995. Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science* 267:1987-1990.
- Rodewald, A.D. 2009. Urban-associated habitat alteration promotes brood parasitism of Acadian Flycatchers. *Journal of Field Ornithology* 80:234-241.

- Rotella, J. 2005. Nest success models. En: Cooch, E. y White, G. (eds.). Program MARK: a gentle introduction, 5th edn. <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book>.
- Ryder, T.B., Duraes, R., Tori, W.P., Hidalgo, J.R., Loiselle, B.A., y Blake, J.G. 2008. Nest survival for two species of manakins (Pipridae) in lowland Ecuador. *Journal of Avian Biology* 39:355-358.
- Schlaepfer, M.A., Runge, M.C., y Sherman, P.W. 2002. Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology and Evolution* 17:474-480.
- Segura, L.N. y Berkunsky, I. 2012. Supervivencia de nidos del Cardenal Común (*Paroaria coronata*) en un hábitat modificado en Argentina. *Ornitología Neotropical* 23:489-498.
- Shipley, A.A., Murphy, M.T., y Elzinga, A.H. 2013. Residential edges as ecological traps: postfledging survival of a ground-nesting passerine in a forested urban park. *Auk* 130:501-511.
- Siegel, S. 1985. Estadística no Paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta, Editorial Trillas, México DF. 344 p.
- Sieving, K.E., Willson, M.F., y De Santo, T.L. 1996. Habitat barriers to movement of understory birds in fragmented south-temperate rainforest. *Auk* 113:944-949.
- Sisk, T.D., Haddad, N.M., y Ehrlich, P.R. 1997. Bird assemblages in patchy woodlands: modeling the effects of edge and matrix habitats. *Ecological Applications* 7:1170-1180.
- Skagen, S.K., Yackel Adams, A.A., y Adams, R.D. 2005. Nest survival relative to patch size in a highly fragmented shortgrass prairie landscape. *Wilson Bulletin* 117:23-34.
- Skaug, H., Fournier, D., Nielsen, A., Magnusson, A., y Bolker, B. 2013. Generalized linear mixed models using AD Model Builder. R package version 0.7.7. Available online at: glmmadmb.r-forge.r-project.org.
- Skutch, A.F. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91:430-455.
- Skutch, A.F. 1961. Helpers among birds. *Condor* 63:198-226.
- 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.
- Svagelj, W.S., Fernández, G.J., y Mermoz, M.E. 2009. Effects of nest-site characteristics and parental activity on cowbird parasitism and nest predation in the Brown-and-yellow Marshbird. *Journal of Field Ornithology* 80:9-18.
- Tewksbury, J.J., Garner, L., Garner, S., Lloyd, J.D., Saab, V., y Martin, T.E. 2006. Tests of landscape influence: nest predation and brood parasitism in fragmented ecosystems. *Ecology* 87:759-768.
- Thompson III, F.R., Dijak, W., y Burhans, D.E. 1999. Video identification of predators at songbird nests in old fields. *Auk* 116:259-264.
- Tremblay, I., Thomas, D., Lambrechts, M.M., Blondel, J., y Perret, P. 2003. Variation in blue tit breeding performance. *Ecology* 84:3033-3043.
- Tubaro, P.L. y Gabelli, F.M. 1999. The decline of the Pampas meadowlark: difficulties of applying IUCN criteria to Neotropical grassland birds. *Studies of Avian Biology* 19: 250-257.
- Tubelis, D.P., Lindenmayer, D.B., y Cowling, A. 2007. Bird populations in native forest patches in south-eastern Australia: the roles of patch width, matrix type (age) and matrix use. *Landscape Ecology* 22:1045-1058.
- Turner, M.G., Gardner, R.H., y O'Neill, R.V. 2001. *Landscape Ecology in Theory and Practice: Pattern and Process*. Springer. New York.
- Umetsu, F. y Pardini, R. 2006. Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic habitats-evaluating matrix quality in an Atlantic forest landscape. *Landscape Ecology* 22:517-530.
- Vander Haegen, W.M. 2007. Fragmentation by agriculture influences reproductive success of birds in a shrubsteppe landscape. *Ecological Applications* 17:934-947.
- Vervoorst, F. 1967. *La Vegetación de la República Argentina VII. Las comunidades vegetales de la depresión del salado*. Serie Fitogeográfica 7, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Buenos Aires.
- Vickery, J.A., Tallwin, 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.
- 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. *Studies in Avian Biology* 19:2-26.
- Viglizzo, E.F., Lértora, F.A., Pordomingo, A.J., Bernardos, J.N., Roberto, Z.E., y del Valle, H. 2001. Ecological lessons and applications from one century of low-external input farming in the pampas of Argentina. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 81:65-81.
- Walk, J.W. 2001. Nesting ecology of grassland birds in an agricultural landscape. Ph.D. dissertation, University of Illinois, Urbana-Champaign, USA.
- Walk, J.W., Kershner, E.L., Benson, T.J., y Warner, R.E. 2010. Nesting success of grassland birds in small patches in an agricultural landscape. *Auk* 127:328-334.
- Walters, J.R. 1998. The ecological basis of avian sensitivity to habitat fragmentation. En: Marzluff, J.M. y Sallabanks, R. (eds.). *Avian conservation: research and management*. Island Press, Washington, D.C. Pp. 181-192.
- Warner, R.E. 1994. Agricultural land use and grassland habitat in Illinois: future shock for midwestern birds. *Conservation Biology* 8:147-156.
- Watson, J.E.M., Whittaker, R.J., y Freudenberger, D. 2005. Bird community responses to habitat fragmentation: how consistent are they across landscapes? *Journal of Biogeography* 32:1353-1370.
- Weidinger, K. 2002. Interactive effects of concealment, parental behavior and predators on the survival of open passerine nests. *Journal of Animal Ecology* 71:424-437.
- Wesołowski, T. 1994. The origin of parental care in birds: a reassessment. *Behavioral Ecology* 15:520-523.
- Wethered, R. y Lawes, M.J. 2003. Matrix effects on bird assemblages in fragmented Afromontane forests in South Africa. *Biological Conservation* 114:327-340.
- White, G.C. y Burnham, K.P. 1999. Program Mark: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46, Supplement:120-138.

- Wilcove, D.S. 1985. Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds. *Ecology* 66:1211-1214.
- Wilcove, D.S., McClellan, C.H., y Dobson, A.P. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. En: Soule, M.E. (ed.). *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. Pp. 237-256.
- Wilcox, B.A. y Murphy, D.D. 1985. Conservation strategy: The effects of fragmentation on extinction. *American Naturalist* 125:879-887.
- Wilson, S., Martin, K., y Hannon, S.J. 2007. Nest survival patterns in Willow Ptarmigan: influence of time, nesting stage, and female characteristics. *Condor* 109:377-388.
- Winter, M. 1999. Nesting biology of Dickcissels and Henslow's Sparrows in southwestern Missouri prairie fragments. *Wilson Bulletin* 111:515-527.
- Winter, M. y Faaborg, J. 1999. Patterns of area sensitivity in grassland-nesting birds. *Conservation Biology* 13:1424-1436.
- Winter, M., Johnson, D.H., y Faaborg, J. 2000. Evidence for edge effects on multiple levels in tallgrass prairie. *Condor* 102:256-266.
- Winter, M., Hawks, S.E., Shaffer, J.A., y Johnson, D.H. 2003. Guidelines for finding nests of passerine birds in tallgrass prairie. *Prairie Naturalist* 35:197-211.
- Winter, M., Johnson, D.H., Shaffer, J.A., Donovan, T.M., y Svedarsky, W.D. 2006. Patch size and landscape effects on density and nesting success of grassland birds. *Journal of Wildlife Management* 70:158-172.
- Zalba, S.M. y Cozzani, N.C. 2004. The impact of feral horses on grassland bird communities in Argentina. *Animal Conservation* 7:35-44.
- Zanette, L.Y., White, A.F., Allen, M.C., y Clinchy, M. 2011. Perceived predation risk reduces the number of offspring songbirds produce per year. *Science* 334:1398-1041.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall Inc. New Jersey.

Lic. Matías G. Pretelli

Doctorando

Dr. Juan P. Isacch

Director