



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

TESIS DOCTOR EN BIOLOGÍA

**EFFECTOS DEL PASTOREO SOBRE EL ÉXITO DE
CRÍA DE AVES DE PASTIZAL PAMPEANO**

NATALIA C. COZZANI

BAHÍA BLANCA

ARGENTINA

2009

EFFECTOS DEL PASTOREO SOBRE EL ÉXITO DE CRÍA DE AVES DE PASTIZAL PAMPEANO

Tesista: Lic. Natalia C. Cozzani

Director: Dr. Sergio M. Zalba

Tesis Doctoral

Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia

Universidad Nacional Del Sur

Bahía Blanca

Argentina

2009



PREFACIO

Esta tesis es presentada como parte de los requisitos para optar el grado académico de Doctor en Biología de la Universidad Nacional del Sur y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad ni en otras. Contiene los resultados de investigaciones llevadas a cabo en el Laboratorio del Grupo de Estudios en Conservación y Manejo (GEKKO) dependiente del Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, durante el periodo comprendido entre el 1 de abril de 2005 y el 30 de noviembre de 2009, bajo la dirección del Dr. Sergio M. Zalba, Profesor Adjunto de Biología General y Biología de la Conservación e Investigador Asistente del CONICET.

Lic. Natalia Cozzani

Bahía Blanca, 01 de diciembre de 2009

Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia

Universidad Nacional del Sur

A mis Padres...
por tanto amor, por darme alas

A Martín...
mi amor, por llenar de luz mi vida

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) que me otorgó la Beca Doctoral Interna (2005-2010) para que pudiera realizar este estudio y al Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia de la Universidad Nacional del Sur que me permitió llevar a cabo la tesis en sus dependencias.

A mi director, Dr. Sergio Zalba, quien me acompañó siempre, incluso desde mucho antes de obtener la beca. Le agradezco por enseñarme mucho más que cuestiones teóricas o académicas, por alentarme a no bajar los brazos, por su compromiso y su dedicación, por su calidez, por su inagotable optimismo y buena predisposición siempre... Gracias por haber confiado en mí y sobre todo... gracias por seguir confiando!

Al Dr. Luis Marone, quien participó en el comienzo de este proyecto y a quien le voy a estar agradecida siempre por su colaboración.

Al jurado que trabajó en la revisión de la tesis: Dra. Dora Grigera, Dr. Javier López de Casenave y Dr. Pablo Martín. Sus acertados comentarios y sugerencias mejoraron el contenido de esta tesis.

A la Dirección de Áreas Naturales Protegidas de la Provincia de Buenos Aires, por permitirme desarrollar el estudio en el Parque Provincial E. Tornquist y especialmente a todos los guías y guardaparques con los que compartí varias temporadas en la reserva.

Al personal del Zoológico Municipal de Bahía Blanca por autorizarme a realizar parte de los ensayos de esta tesis, especialmente a Marita Gentili, Cristina Suldrup y a todos los cuidadores por la ayuda brindada.

Al Bioterio del Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia de la Universidad Nacional del Sur y a la Dra. Emma Casanave por permitirme realizar parte de los muestreos y especialmente a Mariano Ciuccio que me acompañó con excelente predisposición.

Al Grupo Huellas, que me facilitó cráneos de carnívoros y a Diego Castillo que atendió mis consultas con suma paciencia.

Al Dr. Kaspar Delhey por dedicar tiempo de sus vacaciones en ayudarme con el programa MARK con tanta cordialidad y paciencia.

Al Dr. Alberto Scorolli por facilitarme material de la Cátedra de Vertebrados, por sus charlas y sabios consejos.

Al Dr. Adrián Azpiroz por compartir su experiencia y conocimientos sobre el estudio de las comunidades de aves de pastizal con tanta humildad y entusiasmo.

A Osvaldo Fernández por trasladarnos muchas veces a lo largo del camino de la reserva, por compartir sus observaciones de aves y sus bellas fotos.

A Rocío por los hermosos días compartidos entre pastos y plumas, por la alegría de los reencuentros en los congresos.

A todo mi querido grupo GEKKO, un enorme gracias a Cris, Yani, Pao, Leo, Jose, Ane, Pepi, Andre, Sam, Ana y Sergio, por compartir no sólo el trabajo y las reuniones sino también esos mates lavados, la música, las risas (a veces infinitas...), centenares de almuerzos y anécdotas cotidianas que los convierten un poco en la segunda familia y el laboratorio pasa a ser nuestro hogar por gran parte del día. Y gracias Sil también, por dejar un ratito los caracoles para compartir cada mediodía con nosotros.

A todos los voluntarios, familiares y amigos que me ayudaron en las tareas de campo. Gracias por compartir inolvidables jornadas al sol Eva, Rodo, Georgi, Cintia, Maju, Luján, Lucas, Gabi, Sil, Euge, Lore, Poli, Flavia, Luciano, Jesi, Dani, Fran, Jose, Lalo, Yani, Cris, Lau, Tincho, Flopi, Sil y Martín.

A Eva, mi compañera de campo desde aquella primera estaca colocada en la clausura. Le agradezco por ayudarme tanto en todo, siempre con una sonrisa, por sus ganas de hacer y de seguir, por quedarnos recorriendo hasta que la puesta del sol nos empujaba a volver. Gracias amiga por tantos mates cebados (incluso caminando, que arte!), por las

largas conversaciones, por animarme en momentos difíciles, por ser mi compañía incondicional siempre. Y gracias también a tu familia, Mirta, Ricardo y Poli, por el apoyo y por las deliciosas pizzas y tortas que nos preparaban.

A Rodo, compañero de sierras y de costas, gracias por tanto entusiasmo, por su infinita curiosidad, por querer siempre ir al campo, por no querer volver, por su humor ácido que me hace reír tanto, por compartir conmigo tus lugares preferidos para observar aves, por tantos días de largas caminatas y caras rojas del sol.

A mis amigas del colegio y de la carrera que siempre me apoyan y me dan ánimo: Meli, Mari, Ari, Gordi, Jor y Vale. Especialmente a Vale, amiga, que espero nos sigamos encontrando en cada vida, y al bombón de Santi que ya disfruta de la naturaleza como nosotras.

A la familia de Martín: Margarita, Faustino, Lau, Anita y la abueli por tanta buena energía enviada, por su apoyo y comprensión.

A mi familia, a todos y a cada uno de ellos... como podría agradecerle a mis padres tanta entrega, tanto amor, tanto sacrificio. Gracias por apoyarme, por darme seguridad, por comprender mis tiempos y ayudarme siempre desde los detalles más pequeños hasta los más grandes. Gracias por confiar en mí y dejarme volar, por estar atentos y aconsejar, por compartir con alegría cada minúsculo logro y acompañar también en las derrotas. La mujer que soy, los valores tengo, son una consecuencia directa de sus enseñanzas, del ejemplo que me dieron siempre. No sólo el respeto y la responsabilidad, también la inmensa alegría de pasar un día en la playa rodeados de amigos, del enorme valor de la amistad, de disfrutar el viento patagónico pegándote en la cara. No me alcanzaría la vida para agradecerles a mis viejos sus miradas, sus abrazos, sus sonrisas. A mi hermana Flopi y su novio Sil por las tardes de mates, por escucharme con atención (como si contara cosas importantes) y por ver todas las fotos, por las delicias que me cocina Flopi con ese ingrediente mágico del que disfruta lo que hace y lo hace con amor. A Tincho, mi hermano mayor, gracias por estar acá, cerquita, a pesar de la enorme distancia... por tus llamadas y mensajes, por tus breves correos, por sentir la curiosidad de “¿cómo es un día de Nati en sierra?” y venir a probar... Quiero agradecer también al resto de mi familia, mis tíos y primos: Anita, Cachito, Maru y Ari

por alentarme siempre, por las divertidas reuniones familiares y anécdotas... a Pelu, Adri, Enzo y mi ahijado Marco, por su constante apoyo, por su comprensión, por mostrar siempre interés en los resultados de esta tesis y escucharme. Gracias Marco por tus hermosos llamados y tus mails, por tu confianza, por tu cariño. A toda mi familia, además del agradecimiento, quiero pedirles perdón por tantas ausencias, cumpleaños perdidos, vacaciones postergadas...

A Martín, la persona que cada día me alienta a seguir, me muestra el camino, me acompaña, me enseña que se puede (que yo puedo), me da esa seguridad que a veces tanto me falta. Gracias por comprenderme, por entender mis ausencias (aún estando presente), por compartir conmigo cada sentimiento, por apoyar cada decisión. Gracias por los paisajes de a dos, por tu paciencia infinita, por disfrutar juntos de las cosas más simples como tus ricos mates con cascaritas, la música de los domingos, las lecturas compartidas... Gracias por tantos y tantos proyectos juntos que esperemos de a poquito se vayan concretando... Tenemos toda la vida!

Finalmente, quisiera de algún modo agradecer a la naturaleza que me regaló innumerables momentos de pura felicidad, al descubrir un nido, ver nacer un pichón, observar la simpática torpeza de los volantones, la ingenuidad del chingolo alimentando al tordo, la delicada flor de macrosiphonia, la oscuridad de las tormentas, el color de las grindelias, la paz del amanecer, la bendición de la lluvia fresca de verano...

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	3
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	5
ÁREA DE ESTUDIO.....	8
CAPÍTULO 1 - Aves de pastizal nidificantes en el Parque Provincial Ernesto	
Tornquist: estructura de la vegetación y selección de hábitats reproductivos.....	15
Introducción.....	16
Métodos.....	19
Cronología reproductiva y densidad de nidos.....	19
Ubicación de los nidos y estructura de la vegetación asociada.....	19
Visibilidad de los nidos.....	21
Descripción de los nidos por especie.....	21
Resultados.....	23
Cronología reproductiva y densidad de nidos.....	23
Ubicación de los nidos y estructura de la vegetación asociada.....	24
Visibilidad de los nidos.....	28
Descripción de los nidos por especie.....	28
Discusión.....	37
CAPÍTULO 2 - Éxito de cría de aves de pastizal.....	42
Introducción.....	43
Métodos.....	46
Resultados.....	50
Discusión.....	70
CAPÍTULO 3 - Efecto borde y depredación de nidos.....	79
Introducción.....	80
Métodos.....	84
Depredación de nidos en pastizales en buen estado vs. zonas pastoreadas.....	84
Efecto borde desde zonas pastoreadas hacia flechillares.....	85
Efecto borde desde zonas pastoreadas hacia pajonales.....	87
Identificación de depredadores de nidos.....	88
Resultados.....	90

Depredación de nidos en pastizales en buen estado vs. zonas pastoreadas.	90
Efecto borde desde zonas pastoreadas hacia flechillares.....	94
Efecto borde desde zonas pastoreadas hacia pajonales.....	97
Identificación de depredadores de nidos.....	99
Discusión.....	107
CONCLUSIONES.....	120
BIBLIOGRAFÍA.....	124
ANEXO - Lista de posibles depredadores de nidos cuya distribución alcanza el PPET.....	143

EFFECTOS DEL PASTOREO SOBRE EL ÉXITO DE CRÍA DE AVES DE PASTIZAL PAMPEANO

Tesis Doctoral en Biología
Lic. Natalia Cozzani
Universidad Nacional del Sur
Bahía Blanca - Argentina

RESUMEN

Los ambientes de pastizal están expuestos a un proceso de acelerada reducción, debido principalmente al avance de la agricultura, la ganadería y la urbanización. Esta situación ha llevado a la declinación de numerosas especies de aves que habitan este ecosistema y que dependen total o parcialmente de su conservación. El Parque Provincial Ernesto Tornquist, ubicado al Sudoeste de la Provincia de Buenos Aires (Argentina) es uno de los últimos relictos de pastizal pampeano bajo protección legal. Esta área natural protegida alberga una población de caballos cimarrones cuyo pastoreo modifica la estructura y composición vegetal. De acuerdo con antecedentes a nivel internacional, la actividad de los caballos podría afectar el éxito reproductivo de las aves de pastizal al reducir los sitios disponibles para anidar y aumentar la exposición de los nidos a la acción de depredadores oportunistas. El estudio se llevó a cabo durante tres temporadas reproductivas, primavera-verano de 2005-2006, 2006-2007 y 2007-2008, en dicha reserva. Entre los objetivos de esta tesis se planteó describir el ensamble de aves nidificantes en el área, caracterizar la cronología de cría y los sitios que seleccionan para anidar y evaluar los efectos del pastoreo sobre su éxito reproductivo. Se propuso también conocer las variaciones en el éxito de cría luego del manejo extractivo de caballos cimarrones realizado como parte de una estrategia de conservación del área, determinar si existe un efecto de borde que resulte en niveles particularmente altos de depredación en cercanías de áreas sobrepastoreadas e identificar los grupos de depredadores asociados a diferentes situaciones de pastoreo. Con estos objetivos se realizaron búsquedas intensivas de nidos de aves de pastizal y se monitorearon para establecer su éxito o fracaso. Se midieron diez variables ambientales asociadas a cada nido y se evaluó su efecto sobre las chances de depredación. Estos relevamientos fueron complementados con ensayos de depredación de nidos artificiales, utilizando huevos de codorniz y de plastilina, dispuestos en las zonas que habían sido evaluadas en el año 2000, cuando el área presentaba una gran densidad de caballos, a fin de comparar el

éxito de cría luego de la extracción de parte de la población de caballos. Para evaluar el posible efecto de borde se colocaron transectas con nidos artificiales dispuestas en sectores de pajonal y pastizal en buen estado de conservación, a distancias crecientes de la matriz altamente pastoreada. Los restos de cáscara de huevo y los huevos de plastilina fueron comparados con una colección de referencia en búsqueda de marcas que permitieran atribuir su consumo a distintos grupos de depredadores. Durante los relevamientos se halló un total de 214 nidos de 12 especies de aves de pastizal. El 76,65 % se encontraban en pajonales y el 23,35 % en flechillares, pese a que el primer ambiente ocupaba un área significativamente menor que el segundo. El éxito de cría global fue de 38,30 %, siendo la depredación la mayor causa de pérdidas de nidos. En general, los nidos exitosos estaban asociados a ambientes con mayor cobertura vegetal del estrato más alto y menor cobertura de suelo desnudo y de vegetación baja, a la vez que presentaban menores valores de visibilidad. La mayoría de las especies presentó un escaso número de nidos, siendo esta situación un llamado de advertencia, especialmente para aquellas aves obligadas de pastizal o que nidifican por fuera de los pajonales. Los cambios en la estructura vegetal y el aumento en el éxito de cría en los sectores pastoreados revelarían cierta recuperación del pastizal luego de la remoción de una parte importante de la población de caballos cimarrones. Sólo una zona mostró un efecto de borde significativo, con una reducción de la tasa de depredación a distancias crecientes del ambiente alterado por los herbívoros exóticos. Al igual que en los nidos naturales, el fracaso de los nidos se asoció a sitios que se encontraban más desprovistos de vegetación y por lo tanto, con mayor visibilidad. De los 612 huevos colocados durante los tres años de estudio en todas las zonas, el 27,5 % fracasó. La falla de nidos artificiales fue atribuida a seis causas, en orden de importancia: huevos ausentes, depredados por macromamíferos, por micromamíferos y por aves, huevos pisados por el ganado, huevos consumidos por depredadores no identificados y huevos depredados por ofidios. El ensamble de depredadores sería diferente bajo condiciones de distinta intensidad de pastoreo y estructura de vegetación, lo que generaría un efecto diferencial en la tasa de éxito. Los resultados obtenidos destacan la importancia de la estructura de la vegetación y del grado de ocultamiento de los nidos como factor clave para el éxito de cría de aves que anidan en pastizales. Se espera que los resultados de este trabajo sean herramientas útiles para desarrollar estrategias de manejo que tiendan a conservar las comunidades de aves de las praderas del sur de la provincia de Buenos Aires, en particular las especies obligadas de pastizal.

**EFFECTS OF GRAZING ON THE BREEDING SUCCESS OF PAMPAS
GRASSLAND BIRDS**

Biology Doctorate - Thesis Dissertation
Lic. Natalia Cozzani
Universidad Nacional del Sur
Bahía Blanca - Argentina

ABSTRACT

Natural grasslands are facing an intense and rapid decrease, mainly due to the advance of agriculture, cattle ranching and urbanization. This situation has led to the decline of many bird species inhabiting this ecosystem that totally or partially depend on its conservation. Ernesto Tornquist Provincial Park, located in Southwestern Buenos Aires province (Argentina) is one of the last relicts of Pampean grasslands under legal protection. The area hosts a population of feral horses and their grazing results in changes of the structure and composition of plant communities. The results of surveys developed at different prairie ecosystems, point that grazing by feral horses could reduce the reproductive success of grassland birds by limiting appropriate nesting sites and augmenting nests exposure to opportunistic predators. This study was conducted during three reproductive seasons: spring-summer 2005-2006, 2006-2007 and 2007-2008, at this nature reserve. The objectives included to describe nesting bird communities, breeding phenology and nesting sites and to assess the effects of grazing on nesting success. Another goal was to assess changes in birds breeding success after the removal of feral horses conducted as part of a conservation strategy for the park, to determine if there is an edge effect leading to higher predation intensities in the proximity of overgrazed areas, and to identify predators associated to different grazing situations. Intensive nests surveys were conducted and reproductive intents monitored to determine their success or failure. Ten habitat variables were measured and their effects on reproductive success were assessed in association with each nest. These surveys were complemented with artificial nests predation experiments using quail eggs and eggs modeled in playdough that were placed in areas studied in 2000, when horse density in the reserve was highest, in order to evaluate changes in reproductive success after the removal of a portion of the feral horse population. Transects with quail eggs were also placed in grasslands in good conservation status to evaluate potential edge effect at growing distances from the overgrazed matrix. Egg-shell remains and marks in

playdough eggs were compared with a reference collection searching for evidences to determine the identity of the predators involved. Two hundred and fourteen nests belonging to 12 bird species were found during the surveys. Tussock grasslands (dominated by *Paspalum quadrifarium* and *Cortaderia selloana*) hold 76.65 % of the nests while the remaining 24.35 % was placed in needlegrass grasslands (dominated by *Stipa* and *Piptochaetium* species), in spite of an areal dominance of the second environment. Global nest success was estimated in 38.30 %, being predation the main cause for nest failure. Successful nests were usually associated to habitats dominated by the tallest vegetation strata and lower cover of bare ground and short vegetation, that also exhibited lesser visibility. Most species showed low nests numbers, what could be considered a sign of warning, especially for obligate grassland birds and for those nesting outside Tussock grasslands. Changes in vegetation structure and an increase in breeding success indicate certain degree of grassland recovery after removing a portion of the horse population. A significant edge effect was perceived in the enclosure area, with a reduction of predation rates at growing distances from the overgrazed neighboring environment. Failure of artificial nests was associated to places with poorer vegetation cover and greater visibility, as in the case of natural nests. Failure was recorded for 27,5% of the 612 eggs placed during the three years covered by this study. Nest failure was attributed to six causes that were, in order of importance: disappeared eggs, eggs predated by macro-mammals, by micro-mammals and by birds, eggs smashed by cattle, eggs predated by unknown predators and eggs predated by ophidians. Predator communities seem to differ under different grazing intensities and vegetation structures and this could lead to changes in breeding success. The results obtained in this thesis highlight the importance of vegetation structure and of the degree of egg occultation as key factors for breeding success of grassland birds. These results would hopefully contribute to the development of effective management strategies for the conservation of bird communities in Southern Buenos Aires province, especially for obligate grassland birds.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los ecosistemas de pastizal cubren unos 39 millones de km² en el mundo, siendo las gramíneas su vegetación dominante. Existen evidencias que señalan que se trata de sistemas clave para el mantenimiento de funciones ecológicas tan importantes como la regulación de gases de la atmósfera, la regulación de agua, el control de la erosión, la polinización, la producción de alimento, además de contener una rica variedad genética (Costanza et al. 1997). Sin embargo, en general su valor ha sido despreciado. Basta con notar que apenas un 0,7 % de la superficie ocupada por este ecosistema a nivel global se encuentra protegida. En Argentina, menos del 0,3 % de la superficie de pastizales está incluida en áreas protegidas y las zonas de praderas naturales por fuera de ellas son mínimas, ya que por la aptitud de los suelos y su clima benigno han sido transformadas para la agricultura y ganadería.

Estos cambios en el uso de la tierra que han llevado en gran parte a una degradación de los ecosistemas, resultan preocupantes a nivel mundial. Muchas especies de aves de pastizal han disminuido sus poblaciones y/o sus rangos de distribución tanto en Europa como en América del Norte y en los pastizales del sur de América del Sur (Vickery et al. 1999a, Murphy 2003, Gabelli et al. 2004, Batáry et al. 2007). En Argentina, existen 24 especies de aves de pastizal amenazadas, algunas de ellas son especies migratorias que vienen desde América del Norte para alimentarse y descansar en los pastizales del cono sur (Di Giacomo 2005). Un ejemplo de las consecuencias del cambio acelerado en la estructura de los pastizales lo constituye el caso del playero esquimal (*Numenius borealis*). Este escolopácido se reproducía en la Tundra Ártica y luego migraba hacia los pastizales de América del Sur. A fines del siglo XIX grandes bandadas de esta especie arribaban a las pampas (Hudson 1974), sin embargo las feroces cacerías en América del Norte y la transformación del hábitat en la zona de invernada serían las principales causas que habrían llevado a esta especie a la extinción, ya que no se lo observa con seguridad desde el año 1987 (Chebez 2008).

El Parque Provincial Ernesto Tornquist es una de las escasas áreas protegidas del país dedicada a la conservación de pastizales. Hasta hace unas décadas era común observar en la zona bandadas de *Sturnella defilippii* (loica pampeana) o *Rhea americana* (ñandú) (Hudson 1974, Gochfeld 1979). Sin embargo estas especies se han vuelto raras

actualmente y sólo se encuentran en algunos sitios de la provincia de Buenos Aires siendo su estatus de conservación nacional En Peligro y Amenazada, respectivamente (López Lanús et al. 2008). Por todo esto, es importante tener información básica para conocer los requerimientos de las aves y poder tomar las medidas de conservación adecuadas. Sin embargo, los estudios vinculados a la reproducción de las aves de pradera, son escasos en los pastizales del cono sur (Isacch & Martínez 2001, Azpiroz 2008, Di Giacomo et al. 2009). En particular resulta importante y urgente conocer el ensamble de aves que anida en los distintos ambientes, la cronología de sus ciclos reproductivos y la selección de determinados ambientes utilizados para nidificar.

La declinación de las aves de pastizal, parece estar asociada a un aumento en la intensidad de uso de la tierra para cultivo y pastoreo (Askins 1993, Donald et al. 2001, Gabelli et al. 2004, Newton 2004, Askins et al. 2007). Murphy (2003) mostró la notable disminución de poblaciones de aves de pastizal de Estados Unidos debido principalmente a los cambios en la agricultura que se sucedieron en las últimas décadas. Según Birdlife International (2008) una de las principales amenazas para este grupo de animales es la agricultura, seguida de la tala de árboles y de las especies invasoras que afectan, respectivamente, al 87 %, 55 % y 51 % de las especies globalmente amenazadas.

El Parque Provincial Ernesto Tornquist alberga una población de caballos cimarrones que fueron introducidos en el año 1942. Es sabido que el pastoreo favorece la dispersión de especies exóticas y tiene una gran influencia sobre la estructura vegetal, la polinización, la composición de la fauna del suelo, la retención de agua y el ciclo de nutrientes (Cody 1985, Cagnolo et al. 2002, Altesor et al. 2006, Garibaldi et al. 2007, Tadey 2008). En algunos casos sus efectos pueden ser variables y esto genera gran controversia (Altesor et al. 2006). En general, los estudios sobre el pastoreo están enfocados a los efectos de los herbívoros sobre la vegetación (Beever & Brussard 2000) y son escasos los trabajos referidos a las aves (Zalba & Cozzani 2004, García et al. 2008).

La fragmentación de los ambientes naturales se cita como otra de las causas directamente asociadas a la pérdida de biodiversidad (Askins 1993, Brooks et al. 2002). El proceso de fragmentación reduce el área total de los ambientes y el tamaño de los

parches, aumenta la distancia entre parches e incrementa la proporción de los ambientes de borde (Saunders et al. 1991). Esta reducción en los hábitats disponibles puede provocar la declinación de las aves debido a la limitación de sitios donde obtener alimento, de refugios y de sitios para anidar y por aumentar la depredación de nidos, entre otros factores (Wilcove 1985, Burhans & Thompson 1999, Willson et al. 2001, Askins 2007). Algunos trabajos sostienen que los fragmentos más grandes y con menor proporción de borde respecto de su superficie serán los que soporten poblaciones de aves con mayores tasas de éxito de cría (Winter et al. 2000, Herkert et al. 2003). Los bordes se definen como los sitios de unión entre dos ambientes diferentes o el cambio abrupto en la estructura vegetal entre hábitat adyacentes (Gates & Gysel 1978, Faaborg et al. 1995). El efecto de borde se refiere al impacto negativo relacionado con estos ambientes que se presume albergan mayor abundancia y riqueza de depredadores de nidos, mayores tasas de parasitismo de cría y condiciones microambientales particulares (Gates & Gysel 1978, Johnson & Temple 1990).

En el primer capítulo de esta tesis se expondrán las especies de aves pastizal que nidifican en el Parque Provincial E. Tornquist, la densidad y características de los nidos, los sitios que seleccionan y la cronología reproductiva. En el segundo capítulo se evaluará cómo afectan los ambientes seleccionados para anidar a la sobrevivencia de los nidos. Se presentan resultados sobre los efectos indirectos del pastoreo por caballos cimarrones en las aves de pastizal, en particular en su éxito de cría, trabajando con nidos naturales. Finalmente, el capítulo tres de esta tesis aborda el tema de los depredadores de nidos y el efecto de los bordes entre zonas de pastizal con diferentes intensidades de pastoreo. Para esto se utilizaron nidos artificiales con huevos de codorniz y moldeados en plastilina simulando nidos naturales de aves de pastizal que nidifican en el suelo. De este modo, se exponen los principales depredadores de nidos, las distancias a los bordes donde este efecto es más marcado y la relación con las variables ambientales cercanas a cada nido artificial.

ÁREA DE ESTUDIO

Los muestreos correspondientes a esta tesis se desarrollaron en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (PPET), ubicado en el sistema de Ventania, al sudoeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina ($38^{\circ}00'$ - $38^{\circ}07'$ S y $61^{\circ}52'$ - $62^{\circ}03'$ O) (Figura 1). El Parque fue creado por el decreto N° 5421 del año 1958 y ratificado en 2001 a través de la ley provincial N° 12818/01. El PPET abarca unas 6700 ha, incluyendo cerros que superan los 1100 msnm, como el Cerro Ventana, declarado Monumento Natural en el año 1995 mediante la ley provincial N° 11750/95 (Figura 2).

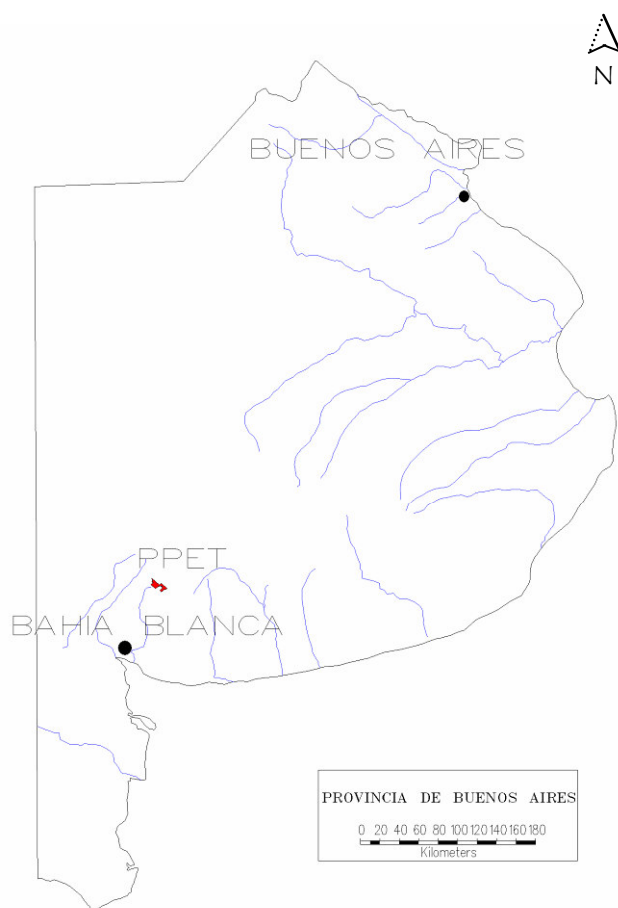


Figura 1. Ubicación del Parque Provincial Ernesto Tornquist (PPET) en la provincia de Buenos Aires, Argentina.

Desde el punto de vista de la vegetación, el Parque Tornquist se encuentra en el Distrito Pampeano Austral de la Provincia Fitogeográfica Pampeana (Cabrera 1976). El tapiz vegetal del área es una estepa gramínea dominada por especies de los géneros *Stipa* y *Piptochaetium* (Frangi & Bottino 1995). El clima es templado con una temperatura media anual de 14 °C y una precipitación media anual de 800 mm (Burgos 1968).

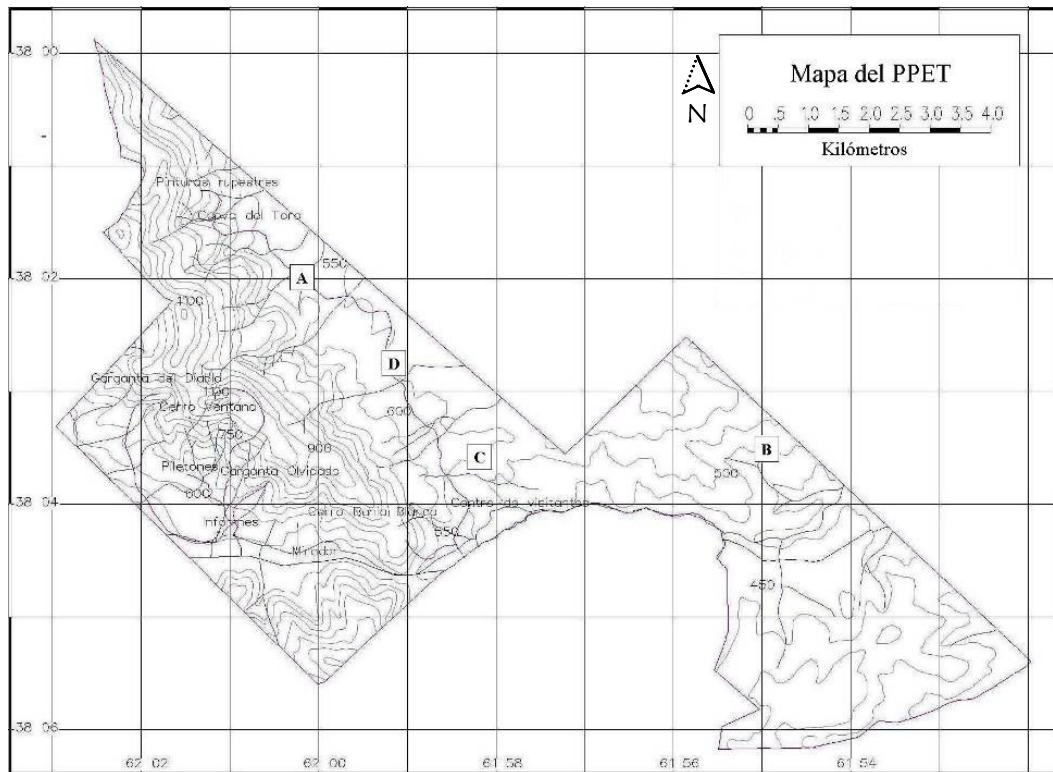


Figura 2. Parque Provincial Ernesto Tornquist (PPET) donde se observan las zonas de estudio. A: área de clausura, B: lote La Toma, C: área de pastoreo moderado, D: área de pastoreo intensivo.

Las características particulares de su relieve y los meso y microclimas asociados resultan en una inusual concentración de especies biológicas, muchas de ellas endémicas, convirtiendo a las sierras en una “isla de biodiversidad” como sugirieron Kristensen y Frangi (1995). Entre los endemismos de Ventania se cuentan más de quince especies vegetales, incluyendo *Festuca ventanicola*, *Mostacillastrum ventanense*, *Plantago bismarckii* y *Polygala ventanensis* (Long & Grassini 1997). La fauna silvestre incluye dos reptiles endémicos: la culebra elegante (*Liophis elegantissimus*) y la iguana de cobre (*Pristidactylus cashuatiensis*) (Pérez & Grassini 1997). Entre los mamíferos nativos que habitan el PPET se cuentan el zorro gris

(*Lycalopex gymnocercus*), el zorrino común (*Conepatus chinga*), el hurón menor (*Galictis cuja*) y el guanaco (*Lama guanicoe*), entre otros. Con respecto a las aves, se han citado unas 126 especies para la región de la Sierra de la Ventana (Doiny Cabré & Lejarraga 2007). Algunas son de especial interés de conservación, como es el caso del piquito de oro (*Catamenia analis*), el jilguero austral (*Sicalis lebruni*), el canastero pálido (*Asthenes modesta*) o el gaucho serrano (*Agriornis montana*), resultando estas dos últimas características de los sectores más elevados de las sierras (Di Giacomo 2005).

El PPET conserva uno de los últimos relictos de pastizales naturales, ya que la mayor parte de este ecosistema ha sido modificado para uso agrícola o ganadero a nivel del bioma completo, quedando escasos parches de pastizal nativo. Por este motivo, la reserva fue incluida entre las 68 Áreas Valiosas de Pastizal (AVPs) de Argentina, Uruguay y sur de Brasil (Bilenca & Miñarro 2004). Además, por su valor ornitológico es una de las 273 Áreas de Importancia para la Conservación de las Aves (AICAs) de Argentina (Di Giacomo 2005).

El Parque Tormquist es un mosaico de pastizales con diferentes intensidades de pastoreo, atravesados por arroyos de caudal variable asociados a pajonales de paja colorada (*Paspalum quadrifarium*) y presenta parches de bosques de especies leñosas exóticas como pinos y/o eucaliptos. La zona de estudio incluye además un camino interno, por el que circulan esporádicamente los vehículos del servicio de guardaparques, autos particulares que realizan visitas guiadas y camiones y camionetas de un campo vecino (Figura 3).

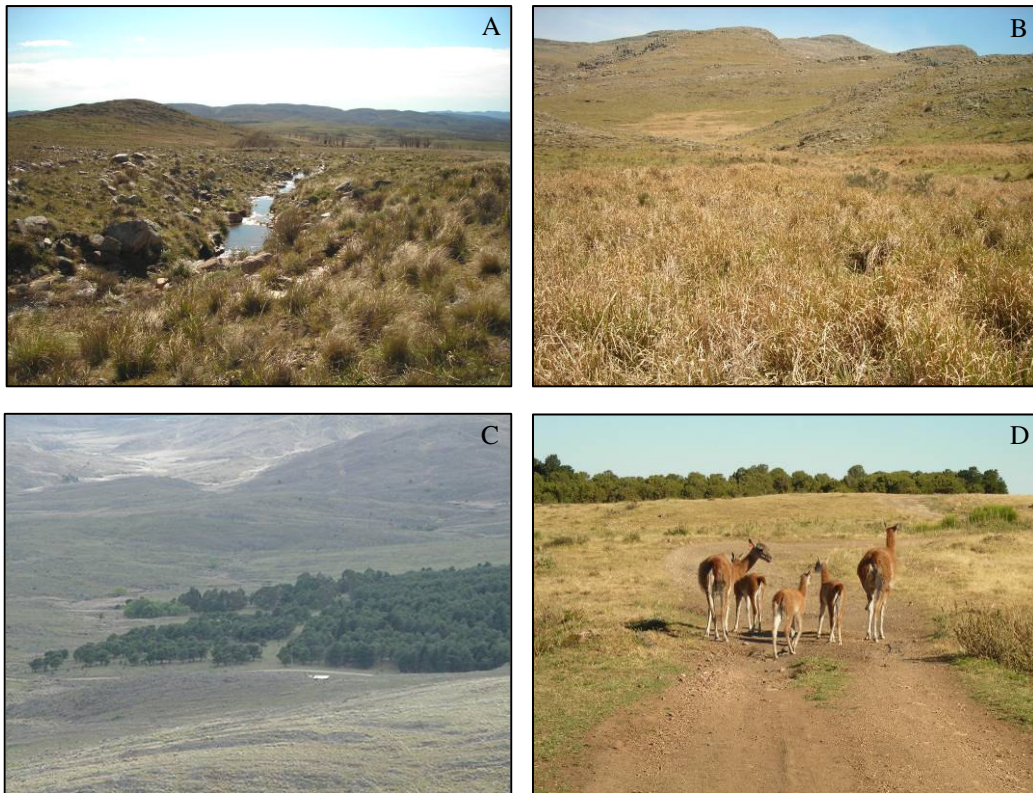


Figura 3. Diferentes zonas dentro del PPET. A: Arroyo, B: Pajonal de *Paspalum quadrifarium* asociado a un arroyo, C: Bosque del sismógrafo, D: Camino interno.

El pastoreo del área por herbívoros introducidos modifica la estructura y composición vegetal, aumentando la densidad de arbustos y la cobertura de suelo desnudo y favorece la dispersión de especies exóticas (Loydi & Zalba 2009, de Villalobos & Zalba inédito). El pastoreo en el PPET está dado principalmente por caballos cimarrones que fueron introducidos al área en el año 1942 (Figura 4). Scorolli (2007) estudió su demografía desde 1995 hasta 2006, notando que a principios del año 2002 la población alcanzó su máxima densidad: 35 caballos/km². Hacia fines de ese año una fuerte tormenta azotó la zona provocando, en una sola noche, la muerte de casi 200 animales. En el año 2006, las autoridades provinciales decidieron iniciar acciones de control de caballos y en el mes de abril de ese año comenzaron a retirar animales mediante captura viva con corral móvil. Así extrajeron 220 caballos hasta mediados de 2007, cuando la población bajó hasta una densidad de 10 caballos/km². El área protegida también alberga otros mamíferos exóticos de tamaño grande, como el cerdo (*Sus scrofa*) y el ciervo dama

(*Dama dama*). Además es frecuente observar ganado que ingresa al parque desde los campos vecinos, incluyendo vacas, ovejas, chivos y burros.



Figura 4. Caballos cimarrones en el Parque Provincial E. Tornquist. A: zona de clausura, B: lote La Toma a la derecha del alambrado, C: área de pastoreo moderado con caballo asociado a *Molothrus bonariensis* (tordo renegrado), D: sector de pastoreo intensivo.

Los muestreos de esta tesis comprendieron áreas bajo pastoreo intensivo, pastoreo moderado y pastizales en buen estado de conservación, cuyas características principales se describen a continuación:

El sector de estudio denominado Clausura (Figura 5A) abarca unas 20 ha y permaneció libre de caballos cimarrones desde el año 1996. Tiene forma trapezoidal, limitando por un lado con el camino interno y en sus otros tres bordes con zonas pastoreadas. Este

cuadro es dominado por flechillas y se encuentra atravesado por dos arroyos de fisonomía diferente: uno de ellos muestra un caudal de agua variable y está cubierto por un pajonal de *Paspalum quadrifarium* muy denso, que se extiende más allá de sus márgenes. El otro está asociado a afloramientos rocosos que definen pequeños piletones en cuyo interior el agua queda retenida por más tiempo. La vegetación en sus márgenes es más diversa que en el caso del arroyo anterior incluyendo, además de matas de paja colorada, cortaderas (*Cortaderia selloana*), juncos (como *Schoenoplectus californicus*), totoras (*Typha dominguensis*), pillahuinco (*Senecio bonariensis*) y gramíneas cespitosas de bajo porte. Cuando en abril de 2006 se decidió comenzar a retirar los caballos del PPET, este sector alambrado y con pastizal en buen estado fue abierto y utilizado como atractivo para la concentración espontánea de los animales antes de su extracción. Esto produjo que el área que había sido utilizada en esta tesis como control sin equinos, estuviera sometida a la herbivoría durante el año de manejo de caballos. A raíz del uso de la clausura para pastoreo se decidió incorporar a los muestreos de esta tesis la zona conocida como La Toma (LT), ubicada a unos 7 km del área descrita (Figura 5B). Este sector del PPET se encuentra en su límite este, lindante con un campo privado y sobre la ruta provincial 76, a unos 4 km de la localidad de Villa Ventana. La Toma es un área de flechillar denso, con escaso suelo desnudo, dominado por especies de los géneros *Stipa* y *Piptochaetium* y con arbustos dispersos, en su mayoría del género *Bacharis*. Un arroyo permanente de importante caudal atraviesa esta zona y en sus márgenes predominan dos arbustos exóticos que han avanzado rápidamente en los últimos años: la retama (*Spartium junceum*) y la retamilla (*Genista monspessulana*). El campo vecino tiene un pastoreo intensivo por ganado bovino, ovino y equino, resultando muy marcado el contraste entre ambas zonas.

La zona de pastoreo moderado (PM) posee baja densidad de caballos y limita con un sector altamente pastoreado y con el camino interno (Figura 5C). Esta zona está dominada por gramíneas cespitosas, no es atravesada por ningún arroyo y no se observan pajonales dentro del área. En ocasiones se ha visto que el ganado de un campo adyacente a la reserva cruzaba hasta este sector aprovechando la mayor cobertura vegetal y ejerciendo un efecto visible sobre la estructura de la vegetación.

Las zonas de pastoreo intensivo (PI) abarcan la mayor parte del área de estudio, a ambos lados del camino interno de la reserva, y están atravesadas por arroyos y pajonales

asociados a los cursos de agua (Figura 5D). Este sector muestra una mayor densidad de arbustos, especialmente brusquilla (*Discaria americana*), posiblemente a causa de la mayor intensidad de la herbivoría (de Villalobos & Zalba inédito), y el predominio de un estrato vegetal muy bajo, que no suele superar los 15 cm de altura. Inserto en esta matriz pastoreada hay un bosque de pinos, mayormente *Pinus halepensis*, conocido localmente como bosque del Sismógrafo por estar frente a una base de medición sísmica. Este bosque tiene una superficie de unas 9 ha.

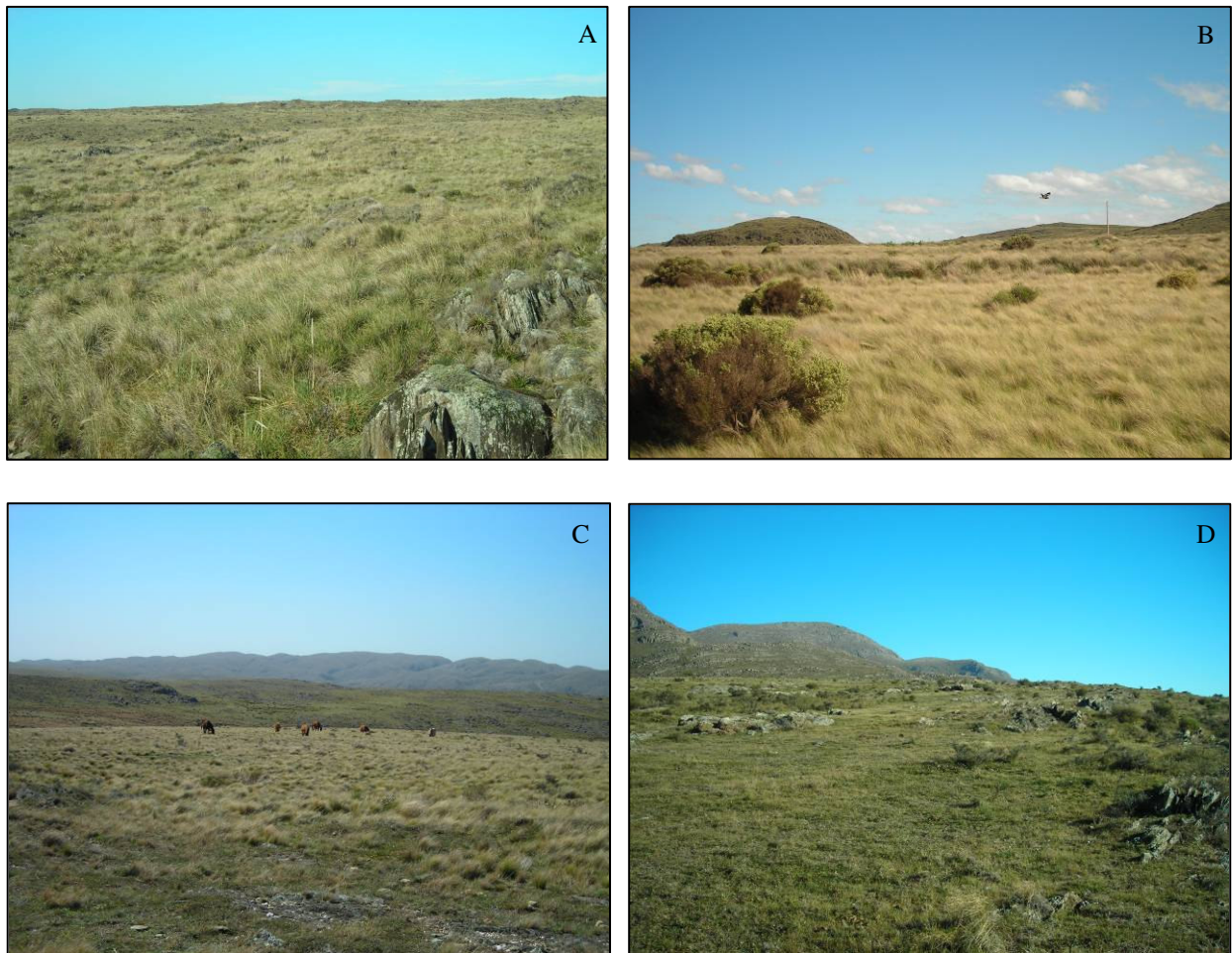


Figura 5. Fotografías de las zonas de estudio en el Parque Provincial E. Tornquist. A: zona de clausura, B: lote La Toma, C: área de pastoreo moderado, D: sector de pastoreo intensivo.

CAPÍTULO 1

AVES DE PASTIZAL NIDIFICANTES EN EL PARQUE PROVINCIAL ERNESTO TORNQUIST: ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN Y SELECCIÓN DE HÁBITATS REPRODUCTIVOS

INTRODUCCIÓN

Las aves de pastizal se definen como aquellas especies que pasan una parte predominante o todo su ciclo de vida en ambientes de pradera, en su mayoría nidifican en el suelo, debajo o en el centro de matas de gramíneas (Vickery et al. 1999a).

En América del Norte, donde el tamaño de las poblaciones de aves de pastizal ha sido monitoreado en detalle, se reportan notables reducciones en los últimos 50 años, tanto en su abundancia como en su rango de distribución (Askins 1993, Peterjohn & Sauer 1993, Knopf 1994). Esta declinación se atribuye principalmente a la destrucción y degradación de los hábitats naturales y a la fragmentación del ambiente. El avance de la agricultura, la ganadería y la forestación, el uso de pesticidas y fertilizantes y la adversidad climática en momentos inusuales, son algunas de las principales causas que estarían llevando a estas especies a una marcada disminución (Houston & Schmutz 1999, Knopf & Rupert 1999, Peterjohn & Sauer 1999, Vickery et al. 1999b, Herkert et al. 2003, Murphy 2003).

En Argentina, el valor agrícola y ganadero de los pastizales pampeanos los convirtió en el ecosistema más intensamente transformado del país (Bertonatti & Corcuera 2000) y estos cambios podrían tener profundos efectos sobre la biodiversidad y en particular sobre las aves de pastizal (Krapovickas & Di Giacomo 1998, Filloy & Bellocq 2007). Tubaro y Gabelli (1999), por ejemplo, reportan que la disminución y la contracción en el rango de distribución de *Sturnella defilippii* (loica pampeana), que llevaron a considerarla En Peligro a nivel nacional (López Lanús et al. 2008), coinciden con la intensificación de la transformación de sus hábitats. La vulnerabilidad de las aves de pradera estaría principalmente asociada a su actividad reproductiva: la agricultura y la ganadería intensiva reducen de manera significativa la disponibilidad de sitios aptos para anidar, al tiempo que aumentan el impacto de los depredadores oportunistas sobre la supervivencia de huevos y pichones (Vickery et al. 1999a, Chase 2002, Herkert et al. 2003). Esta situación fue comprobada para pastizales serranos de la provincia de Buenos Aires, en Argentina, donde la tasa de depredación de huevos artificiales resulta 5,6 veces más alta en áreas bajo pastoreo intensivo, respecto de sectores libres de la presencia de grandes herbívoros (Zalba & Cozzani 2004). A pesar de la magnitud de este fenómeno, el conocimiento de las comunidades de aves en los pastizales de

América del Sur se refiere fundamentalmente a la abundancia relativa de las especies presentes (Isacch & Martínez 2001, Gabelli et al. 2004, García et al. 2008), sin que se cuente con información sistematizada acerca su comportamiento reproductivo, la cronología de cría, la selección de sitios para anidar ni la vulnerabilidad relativa en los distintos ambientes utilizados.

El Parque Provincial Ernesto Tornquist, en la Sierra de la Ventana, es uno de los últimos relictos protegidos de pastizal pampeano en Argentina. A partir de trabajos anteriores (Gavio 1939, Narosky et al. 1984, Zalba 2001, Cozzani 2002, Zalba & Cozzani 2004, Cozzani et al. 2008), se sabe que habitan la zona unas 126 especies de aves que resultan allí comunes y otras 84 raras u ocasionales (Doiny Cabré & Lejarraga 2007). Entre ellas, las sierras albergan poblaciones de *Asthenes modesta* (canastero pálido), *Agriornis montana* (gaucho serrano), *Catamenia analis* (piquitodeoro común) y *Sicalis lebruni* (jilguero austral), especies ausentes o raras en otros ambientes de la provincia por fuera del sector serrano (Di Giacomo 2005) y otras consideradas amenazadas, como *Rhea americana* (ñandú) y *Sturnella defilippii*.

La vegetación del parque está representada por una estepa gramínea con predominio de los géneros *Stipa* y *Piptochaetium*, definida por Frangi y Bottino (1995) como “flechillar”. En las márgenes de los arroyos y zonas bajas predominan los pajonales de *Paspalum quadrifarium* y *Cortaderia selloana*.

A pesar de estar legalmente protegida, el área enfrenta serios problemas de conservación, incluyendo la presencia de una población de caballos cimarrones, cuyo pastoreo produce cambios particularmente marcados en la estructura de los ambientes de flechillar, generando parches con distinto nivel de cobertura, altura y composición de la vegetación. En ausencia de pastoreo, la altura de los flechillares puede alcanzar hasta 60 cm, pero la actividad de los herbívoros exóticos los convierte en un tapiz significativamente más bajo, con matas dispersas de gramíneas no palatables (Frangi & Bottino 1995). Los pajonales, por su parte, llegan a alcanzar 1 m de altura (Frangi & Bottino 1995), estructura que conservan a pesar de la presencia de caballos cimarrones (obs. pers.).

El objetivo de este capítulo es describir el ensamble de aves que anida en el Parque Provincial Ernesto Tornquist, las características de sus nidos, su densidad y la cronología de las actividades reproductivas, además de detectar una selección por los distintos tipos de ambientes utilizados para nidificar y discutir cómo esta selección puede influir sobre la vulnerabilidad de las especies en función del pastoreo diferencial de los grandes herbívoros.

MÉTODOS

Cronología reproductiva y densidad de nidos

El estudio se llevó a cabo durante tres temporadas reproductivas sucesivas: octubre a febrero de 2005/2006, 2006/2007 y 2007/2008. En el primero de los casos, el esfuerzo de muestreo resultó significativamente menor y no estuvo distribuido de manera homogénea durante la estación reproductiva; por ese motivo los datos no fueron considerados en los análisis de densidad ni de cronología reproductiva. El interés se enfocó en aves de pastizal que nidificaban directamente sobre el suelo o en el interior de matas de gramíneas. En las búsquedas de nidos participaban generalmente dos personas que recorrían el área a pie. Los nidos eran detectados por observación de parejas en comportamiento de cortejo, del transporte de materiales para la construcción del nido o de alimento para los pichones, o por la huída de adultos al paso de los observadores. Para evitar sesgos debidos a diferencias en la detectabilidad de los nidos de distintas especies o en los distintos ambientes, las recorridas eran intensas, cubriendo la totalidad del área y utilizando una varilla con la que se tocaban las matas de pasto para estimular la huída de los adultos eventualmente ocultos. Se registraron además las variaciones temporales en la actividad reproductiva para todas las aves de pastizal detectadas y se calculó la densidad promedio de nidos para las temporadas 2006/2007 y 2007/2008.

Ubicación de los nidos y estructura de la vegetación asociada

En cada temporada se realizaron búsquedas intensivas de nidos en zonas de valles de pie de monte, cubriendo una superficie total de 168 hectáreas aproximadamente. Las recorridas abarcaron nueve arroyos y siete valles de pie de monte aledaños. Del total del área de estudio, 155 hectáreas correspondían a flechillares dominados por gramíneas cespitosas (92,25 % del área de muestreo) y 13 hectáreas a pajonales (7,75 %) siendo el esfuerzo de muestreo proporcional a la superficie cubierta por cada tipo de ambiente. Para estimar las superficies recorridas se caminó con un geoposicionador satelital (GPS) en el campo registrando el perímetro de todos los pajonales muestreados y se utilizó luego el programa OziExplorer 3.90.2 para estimar la sumatoria de sus áreas. Para el cálculo de las zonas de flechillares se registraron, a campo, puntos extremos de referencia con el GPS y se estimó la superficie definida con el mismo programa.

Los nidos fueron clasificados según el tipo de ambiente en el que se encontraban (bordes de arroyo, flechillares y/o pajonales) (Figura 6). Un nido se consideraba asociado al borde de un arroyo si se encontraba a menos de 2 m de distancia del cauce, como nido de flechillar si se lo detectaba en ambientes dominados por gramíneas cespitosas, principalmente de los géneros *Stipa* y *Piptochaetium* y como de pajonal si había sido construido en un ambiente dominado por *Paspalum quadrifarium* o *Cortaderia selloana*. Se registró el porcentaje de nidos de cada especie asociado a los arroyos y a cada uno de los ambientes descriptos. Mediante análisis de tablas de contingencia (Sokal & Rohlf 1981) se evaluó la posible selección de las aves para nidificar en los distintos ambientes, proponiendo como hipótesis nula que las probabilidades de hallar un nido en cada ambiente serían proporcionales a su representación porcentual en el área relevada. El mismo análisis se repitió excluyendo los datos correspondientes a los nidos de *Hymenops perspicillatus* para evitar un sesgo debido a la elevada abundancia de esta especie, altamente asociada a los ambientes de pajonal. Se determinó la ubicación de cada nido (en el suelo, si estaba apoyado directamente sobre el sustrato o sobre material vegetal a menos de 15 cm de altura, o en matas, si apoyaba sobre vegetación a una altura mayor de 15 cm) y la o las especies vegetales sobre las que estaba construido o a las que se hallaba asociado de manera directa. Se estimaron el porcentaje de cobertura vegetal por estratos de altura (0-15 cm, 15-30 cm y más de 30 cm) y el porcentaje de suelo desnudo alrededor de cada nido a dos escalas: en un área de 0,5 m² (un círculo de 80 cm de diámetro) y en una mayor, de 16 m² (un cuadrado de 4 x 4 m) ambas centradas en el nido. El uso de las dos escalas de medición pretendía reflejar las características del entorno inmediato del nido, que se supone estarán asociadas de manera más directa al riesgo de detección por depredadores, y las de los alrededores, que podrían relacionarse con requerimientos de hábitat de las aves, tales como el acceso a alimento, la capacidad de detectar depredadores desde el nido o su movilidad. Los datos de porcentaje fueron transformados al arcoseno de la raíz cuadrada y se realizaron pruebas t de comparación de medias (Sokal & Rohlf 1981) entre nidos en áreas de pajonal y flechillar para los porcentajes de cobertura vegetal y de suelo desnudo en ambas escalas.



Figura 6. Ambientes definidos en el Parque Provincial E. Tornquist: A: bordes de arroyo, B: flechillares, C: pajonales.

Visibilidad de los nidos

Se registró la visibilidad de los nidos realizando aproximaciones a pie desde los cuatro puntos cardinales y midiendo con cinta métrica la distancia máxima horizontal a la que se hacían visibles para un observador de pie. Las cuatro medidas de cada nido se promediaron para obtener un único valor de visibilidad. Mediante pruebas t se comparó la visibilidad de los nidos en ambientes de flechillar y de pajonal, estas pruebas se realizaron para los valores promedio de todas las especies agrupadas y para los nidos de *Sicalis luteola* por separado, por tratarse de la única especie con un número representativo de nidos en cada ambiente.

Descripción de los nidos por especie

Se describieron los nidos, los materiales empleados para la construcción y las características de los huevos de cada especie. Para cada nido se midieron la profundidad, diámetro mayor y menor, la altura desde el suelo y la longitud y el ancho de la entrada. Para no interferir con el comportamiento de los adultos, ni influir sobre el riesgo de depredación, estos datos, así como también la visibilidad de los nidos y las variables de cobertura vegetal y suelo desnudo, se tomaron cuando el nido había dejado de estar activo, asumiendo que las variaciones en la vegetación a lo largo del periodo de cría no resultaban significativas. Se estimaron los tiempos de incubación y de cría para aquellas especies en que pudo completarse un seguimiento no interrumpido, por ejemplo, por eventos de depredación. Para los nidos hallados en etapa de construcción, de puesta o inmediatamente después de la puesta, se estimó el tiempo de incubación,

contando desde el momento en que se completaba la puesta hasta el día de eclosión. El día de eclosión se dedujo a partir de la edad de los pichones, estimada de acuerdo con las características de su plumaje, considerando la presencia de plumón, canutos o plumas. Del mismo modo, el tiempo de cría se calculó como el número de días desde la eclosión hasta que los pichones salían exitosamente del nido. El día en que los pichones abandonan el nido en ocasiones coincidía con una visita del investigador, cuando esto no era así, se estimaba de acuerdo al grado de madurez y al porcentaje de la superficie corporal cubierta de plumas que presentaban los pichones en la visita anterior. El intervalo entre visitas era de aproximadamente tres días.

RESULTADOS

Cronología reproductiva y densidad de nidos

Las primeras evidencias de actividad reproductiva en el área durante los años que incluyó el relevamiento se detectaron en los meses de octubre. La construcción de nidos se extendió hasta la primera quincena de enero y las actividades de incubación y cría concluyeron a mediados de febrero (Figura 7). El mayor número de nidos activos se registró durante el mes de diciembre, resultando este patrón similar en ambas temporadas.

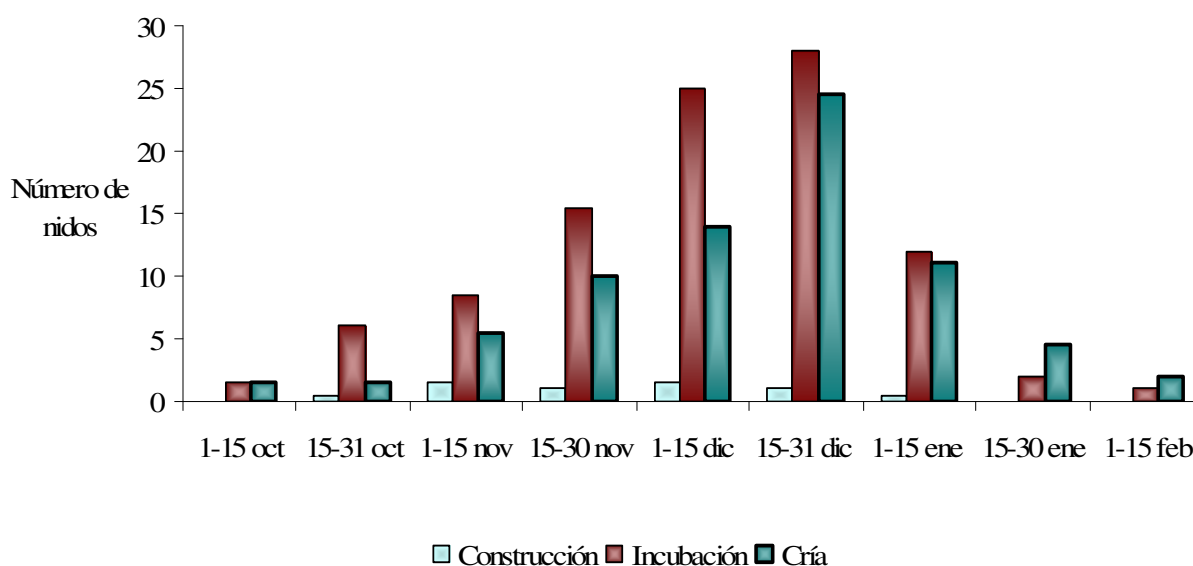


Figura 7. Promedio de nidos activos durante las temporadas 2006/07 y 2007/08 en el Parque Provincial E. Tornquist, mostrando los estadios de construcción del nido, incubación de huevos y cría de pichones.

A lo largo de todo el trabajo se hallaron 214 nidos de 12 especies, construidos sobre el suelo o en matas de pasto (Tabla 1). El número de nidos por especie varió entre tres y 74, correspondiendo los mayores valores de densidad a *Hymenops perspicillatus* (0,199 nidos/ha) y *Sicalis luteola* (0,164 nidos/ha) y la menor densidad para *Cistothorus platensis* y *Ammodramus humeralis* (0,009 nidos/ha para cada especie).

Familia	Nombre científico	Nombre común	Total de nidos hallados para las tres temporadas	Densidad promedio (nidos/ha) en 06/07 y 07/08
Tinamidae	<i>Nothura maculosa</i>	inambú común	9	0,018
Columbidae	<i>Zenaida auriculata</i>	torcaza	4	0,012
Tyrannidae	<i>Hymenops perspicillatus</i>	pico de plata	74	0,199
Troglodytidae	<i>Cistothorus platensis</i>	ratona aperdizada	3	0,009
Motacillidae	<i>Anthus correndera</i>	cachirla	5	0,012
Emberizidae	<i>Sicalis luteola</i>	misto	59	0,164
	<i>Sicalis lebruni</i>	jilguero austral	3	--
	<i>Zonotrichia capensis</i>	chingolo	17	0,024
	<i>Ammodramus humeralis</i>	cachilo ceja amarilla	3	0,009
	<i>Embernagra platensis</i>	verdón	6	0,012
Icteridae	<i>Molothrus bonariensis</i>	tordo renegrado	17*	0,042
	<i>Pseudoleistes virescens</i>	pecho amarillo	24	0,063
	<i>Sturnella loyca</i>	loica común	7	0,018
	Todas las especies		214	0,539

Tabla 1. Especies detectadas nidificando en matas de pasto o sobre el suelo en el Parque Provincial E. Tornquist en las temporadas reproductivas 2005/06, 2006/07 y 2007/08. Se muestra el total de nidos hallados en las tres temporadas y la densidad de nidos promedio para las dos últimas, calculada para toda el área relevada (168 ha). * = número de nidos parasitados.

Ubicación de los nidos y estructura de la vegetación asociada

Los nidos de *Nothura maculosa*, *Anthus correndera*, *Zonotrichia capensis*, *Ammodramus humeralis* y *Sturnella loyca* estaban construidos exclusivamente sobre la base de matas de gramíneas, a menos de 15 cm del suelo, o directamente sobre el suelo, pero siempre en asociación con matas de pasto o con otras plantas. El resto de las especies anidaban tanto en el suelo como en el centro de matas de gramíneas, principalmente *Cortaderia selloana* o *Paspalum quadrifarium* (Tabla 2).

Espece	Ubicación del nido	Espece/s vegetal/es en relación directa con el nido
<i>Nothura maculosa</i>	S (N=9)	Pas (N=2), Gra (N=6), Sue (N=1)
<i>Zenaida auriculata</i>	S (N=3); M (N=1)	Pas (N=2), Gra (N=1), Ery (N=1)
<i>Hymenops perspicillatus</i>	S (N=3); M (N=71)	Pas (N=50), Cor (N=20), Gra/Dis (N=1), Gra/Eri (N=1), Gra/Gri/Eup (N=1), Bar (N=1)
<i>Cistothorus platensis</i>	M (N=3)	Gra (N=3)
<i>Anthus correndera</i>	S (N=5)	Gra (N=2), Gra/Ery (N=3)
<i>Sicalis luteola</i>	S (N=9); M (N=50)	Pas (N=47), Gra (N=6), Gra/Ery (N=4), Cor (N=2)
<i>Sicalis lebruni</i>	M (N=3)	Pas (N=3)
<i>Zonotrichia capensis</i>	S (N=17)	Gra (N=5), Gra/Dis (N=7), Gra/Ery (N=2), Gra/Bac (N=2), Gra/Pin (N=1)
<i>Ammodramus humeralis</i>	S (N=3)	Gra (N=3)
<i>Embernagra platensis</i>	M (N=6)	Pas (N=4), Cor (N=2)
<i>Molothrus bonariensis</i>	M (N=8); S (N=9)	Pas (N=3), Gra (N=7), Cor (N=6), Pin (N=1)
<i>Pseudoleistes virescens</i>	M (N=24)	Pas (N=3), Cor (N=19), Typ (N=2)
<i>Sturnella loyca</i>	S (N=7)	Pas (N=4), Gra (N=3)

Tabla 2. Especies nidificantes y ubicación de los nidos detectados en el Parque Provincial E. Tornquist en las temporadas reproductivas 2005/06, 2006/07 y 2007/08: en el suelo (S) o en una mata alta (M), y sustrato donde estaban construidos o especies a las que se asociaban de manera directa: Gra: gramínea cespitosa, Pas: *Paspalum quadrifarium*, Ery: *Eryngium* sp., Cor: *Cortaderia selloana*, Dis: *Discaria americana*, Bac: *Bacharis* sp., Pin: *Pinus* sp., Gri: *Grindelia* sp., Eup: *Eupatorium* sp., Typ: *Typha* sp., Bar: Barranco.

Del total de nidos, 164 (76,65 %) estaban en pajonales y 50 (23,35 %) en flechillares, 33 fueron detectados en 2005/06, 79 en 2006/07 y 102 en 2007/08 (con un esfuerzo de muestreo menor en el caso de la primera temporada, como ya se dijo). En la primavera-verano de 2006/07 detectamos 0,47 nidos por hectárea (4,70 en pajonales y 0,11 en áreas de flechillar) y en la temporada siguiente 0,60 nidos por hectárea (6,60 nidos asociados a pajonales y 0,10 en flechillares). Combinando los datos de las tres temporadas de muestreo, observamos que el 49,55 % del total se encontraba a menos de 2 m de un arroyo (Tabla 3). La tabla de contingencia incluyendo a las 12 especies mostró que existe una selección altamente significativa por el uso de los pajonales para la ubicación de los nidos ($\chi^2= 64,04$; $p < 0,005$; $N= 214$). Esta tendencia se mantuvo aún cuando se excluyeron los nidos de *Hymenops perspicillatus*, observándose que el 64,29 % de los nidos de las especies restantes habían sido construidos en pajonales y el 35,71 % en sectores de flechillar, manteniéndose una selección significativa hacia los pajonales ($\chi^2= 33,33$; $p < 0,005$; $N= 140$). *Sicalis luteola*, *Embernagra platensis* y *Pseudoleistes virescens*, también mostraron una clara selección por los pajonales para anidar, mientras que *Nothura maculosa*, *Cistothorus platensis*, *Anthus correndera*, *Zonotrichia capensis* y *Ammodramus humeralis* seleccionaron preferencialmente las áreas de flechillar. Existe una clara correlación entre los ambientes de pajonal y los arroyos (la mayoría de los pajonales se desarrollan en proximidad de los cursos de agua). No obstante, se pudo detectar que algunas especies preferían los pajonales inmediatos a los arroyos (*Hymenops perspicillatus* y *Pseudoleistes virescens*) mientras que los nidos de *Sicalis luteola* y *S. lebruni*, también asociados a pajonales, sólo fueron hallados a distancias mayores de los cursos de agua (Tabla 3).

Especie	% de nidos en flechillar	% de nidos en pajonal	% de nidos respecto del borde del arroyo más próximo	
			2 m o menos	más de 2 m
<i>Nothura maculosa</i>	77,75	22,25	0	100
<i>Zenaida auriculata</i>	50	50	25	75
<i>Hymenops perspicillatus</i>	0	100	86,5	13,5
<i>Cistothorus platensis</i>	100	0	0	100
<i>Anthus correndera</i>	100	0	0	100
<i>Sicalis luteola</i>	16,95	83,05	20,35	77,65
<i>Sicalis lebruni</i>	0	100	0	100
<i>Zonotrichia capensis</i>	94,1	5,9	5,9	94,1
<i>Ammodramus humeralis</i>	100	0	0	100
<i>Embernagra platensis</i>	0	100	66,67	33,33
<i>Molothrus bonariensis</i>	47,05	52,95	35,3	64,7
<i>Pseudoleistes virescens</i>	0	100	100	0
<i>Sturnella loyca</i>	57,15	42,85	0	100
Todas las especies	23,35	76,65	49,55	50,45

Tabla 3. Porcentajes de nidos construidos en flechillares y en pajonales de *Paspalum quadrifarium* y/o *Cortaderia selloana* y en relación con los cursos de agua para cada especie y para el total de especies en el Parque Provincial E. Tornquist en las temporadas reproductivas 2005/06, 2006/07 y 2007/08.

Del total de nidos, 158 fueron construidos en matas altas (73,85 %) y 56 en el suelo o sobre vegetación baja (26,15 %). La mayoría estaban sobre matas cerradas, con alta cobertura del estrato superior a los 30 cm en su entorno inmediato, sin embargo en general el área circundante resultaba más abierta, con presencia de suelo desnudo o de una cubierta vegetal predominantemente más baja. La prueba t mostró diferencias significativas entre los nidos en ambientes de pajonal y flechillar para todas las variables, excepto para el porcentaje de suelo desnudo a la escala mayor (Tabla 4). Los nidos de pajonal están asociados a sitios con mayor cobertura del estrato más alto de vegetación en ambas escalas, mientras que los que se encuentran en sectores de flechillar muestran valores de cobertura semejantes en los tres estratos de vegetación, resultando el estrato inferior el más representado en la parcela mayor.

	Parcela de 0,5 m ²		Parcela de 16 m ²	
	Pajonal	Flechillar	Pajonal	Flechillar
Suelo Desnudo	3,05 (±0,58)**	5,52 (±1,25)	12,10 (±1,22) ns	10,94 (±1,76)
0-15 cm	8,51 (±0,84)**	31,67 (±2,73)	18,18 (±0,77)**	36,46 (±2,35)
15-30 cm	5,40 (±1,01)**	33,96 (±3,05)	9,27 (±0,54)**	23,33 (±1,86)
Superior a 30 cm	85,66 (±1,73)**	32,19 (±4,18)	59,37 (±1,68)**	31,35 (±3,03)

Tabla 4. Comparación del porcentaje promedio de cobertura de suelo desnudo y de cobertura de vegetación por estratos de altura a las dos escalas de estudio, para nidos ubicados en ambientes de pajonal y de flechillar. Entre paréntesis se detalla el error estándar. **: $p < 0,01$; ns: $p > 0,70$.

Visibilidad de los nidos

Se registró la visibilidad en 199 nidos, siendo el promedio para los nidos construidos en pajonales de 18,29 cm (EE= 2,26 cm; n= 151) significativamente menor que la visibilidad promedio correspondiente a los nidos de flechillar (31,25 cm; EE= 4,81 cm; n= 48; $p < 0,01$). Para el caso de *Sicalis luteola*, la prueba t no mostró diferencias significativas entre ambos ambientes ($p > 0,45$), aunque se observó un mayor valor de visibilidad en las zonas de flechillar (13,75 cm; EE= 7,17; n= 10) con respecto a los pajonales (9,30 cm; EE= 2,38; n= 45).

Descripción de los nidos por especie

Los nidos de las especies que anidan en el PPET, en general tienen forma de taza de diferentes tamaños, excepto en el caso de *Cistothorus platensis* que construye un nido de forma globular (Tabla 5). Todas las especies utilizan pajitas secas para tejer el nido, siete también emplean crines de caballo, sólo dos especies agregan plumas y una (*Pseudoleistes virescens*) lo construye también con barro. La Tabla 6 presenta las dimensiones de los nidos de cada especie. En algunos casos esas medidas no se pudieron obtener porque el nido estaba total o parcialmente destruido o porque el sitio donde se hallaba se había incendiado. Las figuras 8 a 11 muestran los nidos de cada especie conteniendo huevos y/o pichones.

Diecisiete nidos resultaron parasitados por *Molothrus bonariensis*: tres de *Sicalis luteola*, seis de *Zonotrichia capensis*, seis de *Pseudoleistes virescens* y dos de *Sturnella loyca*. De un total de 28 huevos hallados de esta especie parásita, tres eran blancos y los restantes manchados con distintos patrones de pintas y fondos. Los huevos eran de tamaño y forma muy variables, desde esféricos hasta alargados. Los nidos parasitados se encontraban tanto en el suelo como en matas altas, dependiendo de la especie hospedadora.

Especie	Tamaño de la puesta	Coloración del huevo	Característica del nido	Materiales del nido
<i>Nothura maculosa</i>	4,22 (DE=1,40; N=9)	Marrón, brillante	Depresión en el suelo	Pajitas y abundantes plumas
<i>Zenaida auriculata</i>	2 (DE=0; N=4)	Blanco	Plataforma	Ramitas secas
<i>Hymenops perspicillatus</i>	2,32 (DE=0,62; N=74)	Blanco con manchitas púrpura más concentradas en el polo mayor	Tacita en el centro de matas altas generalmente	Pajitas secas, hojas de paja colorada, crines de caballo y plumas
<i>Cistothorus platensis</i>			Globular, con entrada lateral	Tejidos en matas de gramíneas con plumas en su interior

Tabla 5. Especies nidificantes sobre el suelo o en matas en el Parque Provincial E. Tornquist en las temporadas reproductivas 2005/06, 2006/07 y 2007/08. Número de huevos promedio por puesta, la coloración de los huevos, la descripción del nido y los materiales utilizados para construirlo. N: número de nidos hallados en las tres temporadas de estudio, DE: Desvío Estándar.

Especie	Tamaño de la puesta	Coloración del huevo	Característica del nido	Materiales del nido
<i>Anthus correndera</i>	3 (DE=0,70; N=5)	Crema con pintas grises y rojizas	Tacita en el suelo	Pajitas secas y crines de caballo
<i>Sicalis luteola</i>	4,20 (DE=0,92; N=59)	Blanquecinos con pintas rojizas más concentradas en polo mayor	Tacita en el centro de matas altas o bajas	Pajitas secas, raicillas y crines de caballo
<i>Sicalis lebruni</i>	4 (DE=0; N=3)	Crema con pintas rojizas más concentradas en polo mayor	Tacita en el centro de matas altas	Pajitas secas, raicillas y crines de caballo
<i>Zonotrichia capensis</i>	2,88 (DE=0,60; N=17)	Verdosos con pintas rojizas o castañas	Tacita en el suelo	Pajitas secas y crines de caballo
<i>Ammodramus humeralis</i>	3 (DE=0; N=3)	Blanco	Tacita en el suelo	Pajitas secas
<i>Embernagra platensis</i>	3,50 (DE=0,55; N=6)	Blanco con pintas y rayas rojizas	Tacita en el centro de matas altas	Paja colorada y pajitas más finas
<i>Molothrus bonariensis</i>	1,70 (DE=0,85; N=17)	Blancos uniformes o manchados con distintos patrones de pintas y fondos	--	--
<i>Pseudoleistes virescens</i>	3,83 (DE=1,14; N=24)	Blanco a rosado, con pintas rojizas a marrones	Taza en el centro de matas altas	Pajitas, raicillas, crines de caballo y barro
<i>Sturnella loyca</i>	4 (DE=0,58; N=7)	Crema con manchas y rayitas castañas	Tacita en el suelo	Pajitas secas y crines de caballo

Tabla 5 (cont.). Especies nidificantes sobre el suelo o en matas en el Parque Provincial E. Tornquist en las temporadas reproductivas 2005/06, 2006/07 y 2007/08. Número de huevos promedio por puesta, la coloración de los huevos, la descripción del nido y los materiales utilizados para construirlo. N: número de nidos hallados en las tres temporadas de estudio, DE: Desvío Estándar.

		Profundidad	Altura	LE	AE	DI	DE
<i>Nothura maculosa</i>	Media	2,67	0	7,00	8,67	12,75	14,75
	EE	0,77	0	0,29	0,17	3,08	2,4
	N	6	6	3	3	6	6
<i>Zenaida auriculata</i>	Media	0	3,25	20,00	13,00	16	15
	EE	0	3,25			0	1,41
	N	2	4	1	1	2	2
<i>Hymenops perspicillatus</i>	Media	4,41	48,4	7,37	6,30	7,41	8,67
	EE	0,14	2,99	0,31	0,20	1,53	1,64
	N	62	64	41	41	62	62
<i>Cistothorus platensis</i>	Media	7,75	32,5			3	10,875
	EE	0,25	2,5			0,57	2,17
	N	2	2			2	2
<i>Anthus correndera</i>	Media	4,54	1,6	5,38	7,75	7,35	8,7
	EE	0,14	1,6	0,63	1,70	1,13	1,56
	N	5	5	4	4	5	5
<i>Sicalis luteola</i>	Media	4,05	35,41	5,00	5,50	6,49	8,03
	EE	0,08	2,04	0,30	0,32	0,99	1,09
	N	47	56	13	13	47	47
<i>Sicalis lebruni</i>	Media	4,5	36	2,00	6,50	6,33	9,5
	EE	0,29	3,06			0,25	1,09
	N	3	3	1	1	3	3
<i>Zonotrichia capensis</i>	Media	4,82	2,87	6,17	8,29	6,35	9
	EE	0,15	0,57	0,77	0,51	0,95	1,39
	N	14	14	12	12	14	14

Tabla 6. Medidas en centímetros, de los nidos de las doce especies de aves registradas anidando sobre el suelo o en matas en el Parque Provincial E. Tornquist en las temporadas reproductivas 2005/06, 2006/07 y 2007/08. LE: Largo de la entrada, AE: Ancho de la entrada, DI: Diámetro interno, DE: Diámetro externo, EE: Error estándar, N: Número de nidos.

		Profundidad	Altura	LE	AE	DI	DE
<i>Ammodramus humeralis</i>	Media	4,00	0,00	4,75	5,25	6,5	8
	EE	0,29	0,00	0,75	0,75	0,63	1,58
	N	3	3	2	2	3	3
<i>Embernagra platensis</i>	Media	6	52	7,50	7,25	8,55	11,85
	EE	0,74	6,63	0,50	1,25	0,92	2
	N	5	5	2	2	5	5
<i>Pseudoleistes virescens</i>	Media	6,8	73,04	6	6	11,1	12,47
	EE	0,18	5,01			2,4	2,39
	N	24	24	1	1	24	24
<i>Sturnella loyca</i>	Media	5	0,43	4,27	7,17	10,1	12,6
	EE	0,61	0,43	0,64	1,48	1,5	2,1
	N	7	7	3	3	7	7

Tabla 6 (cont). Medidas en centímetros, de los nidos de las doce especies de aves registradas anidando sobre el suelo o en matas en el Parque Provincial E. Tornquist en las temporadas reproductivas 2005/06, 2006/07 y 2007/08. LE: Largo de la entrada, AE: Ancho de la entrada, DI: Diámetro interno, DE: Diámetro externo, EE: Error estándar, N: Número de nidos.

El tiempo de incubación y cría varió entre 10 a 13 días cada uno, dependiendo de la especie (Tabla 7).

Especie	Tiempo de incubación (días)	Tiempo de cría (días)
<i>Hymenops perspicillatus</i>	13,26 (DE=1,79, N=23)	13,35 (DE=1,69, N=20)
<i>Anthus correndera</i>	12 (N=1)	10 (N=1)
<i>Sicalis luteola</i>	10,93 (DE=0,73, N=14)	10,52 (DE=0,92, N=25)
<i>Zonotrichia capensis</i>	11 (DE=1,40, N=2)	10 (N=1)
<i>Embernagra platensis</i>	11,5 (DE=0,70, N=2)	10 (N=2)
<i>Pseudoleistes virescens</i>	11,25 (DE=1,26, N=4)	11,38 (DE=1,06, N=8)
<i>Sturnella loyca</i>	13 (N=1)	11 (N=2)

Tabla 7. Tiempo de incubación y de cría de pichones en días para siete especies cuyas observaciones permitieron dichas estimaciones. N: Número de nidos en los que se basa el cálculo, DE: Desvío Estándar.



Figura 8. Nidos conteniendo huevos o pichones de las siguientes especies A: *Nothura maculosa*, B: Nido de *Cistothorus platensis*, C y D: *Zenaida auriculata*, E y F: *Hymenops perspicillatus*, G y H: *Anthus correndera*.



Figura 9. Nidos conteniendo huevos o pichones de las siguientes especies A y B: *Sicalis luteola*, C y D: *Sicalis lebruni*, E y F: *Zonotrichia capensis*, G y H: *Ammodramus humeralis*.



Figura 10. Nidos conteniendo huevos o pichones de las siguientes especies A y B: *Embernagra platensis*, C y D: *Pseudoleistes virescens*, E y F: *Sturnella loyca*.



Figura 11. Nidos parasitados conteniendo huevos o pichones de *Molothrus bonariensis*. A: cuatro huevos de *Sturnella loyca* y uno blanco del parásito, B: tres huevos de *Sicalis luteola* y uno mayor del parásito, C: tres huevos pequeños de *Zonotrichia capensis* y tres mayores y rosados de *Molothrus bonariensis*, D: dos huevos de *Zonotrichia capensis* y tres del parásito (dos blancos y uno rosado), E: dos pichones de *Sicalis luteola* (pico amarillo y comisuras blancas) y uno mayor del parásito (en el centro), F: dos pichones de *Pseudoleistes virescens* y uno del parásito (pico amarillo, en el centro).

DISCUSIÓN

A pesar del reconocido valor ornitológico de las sierras australes de la provincia de Buenos Aires (Narosky & Di Giacomo 1993, Di Giacomo 2005), el conocimiento acerca del ensamble de aves de la zona de Sierra de la Ventana está limitado, en la mayoría de los casos, a listados de especies y a aspectos de uso de hábitat, sin que se conocieran hasta la fecha cuestiones generales relacionadas con la biología reproductiva de las aves de pastizal que allí habitan (Gavio 1939, Narosky et al. 1984, Zalba 2001, Cozzani 2002, Zalba & Cozzani 2004). Esta tesis es el primer trabajo con información detallada acerca de la cronología reproductiva, densidad de nidos y características de la vegetación circundante así como con la descripción de nidos y huevos de aves de pastizal en el área.

De acuerdo con los resultados de este capítulo de la tesis, los pajonales de *Cortaderia selloana* y de *Paspalum quadrifarium* representan ambientes de particular valor desde el punto de vista de las comunidades de aves de la zona, en función de la elevada concentración de nidos de aves de pastizal que albergan. Si bien las diferencias en la abundancia de nidos en pastizales y flechillares podrían estar sesgadas por variaciones en la detectabilidad de los nidos de distintas especies y por las características propias de esos ambientes, la intensidad del muestreo desarrollado y la magnitud de las diferencias obtenidas, permiten afirmar que los pajonales efectivamente concentran la mayor parte de la actividad reproductiva de las aves en el PPET. El valor de estos pajonales para la biodiversidad ya había sido señalado por Comparatore y colaboradores (1991) trabajando con mamíferos silvestres. En el área de estudio estos ambientes podrían funcionar como áreas seguras o refugios para la reproducción de un conjunto de especies de aves de pradera en las Sierras Australes de la provincia de Buenos Aires. Este podría ser el caso de *Hymenops perspicillatus* y de *Sicalis luteola*, ambas muy asociadas a los pajonales de paja colorada o cortadera y, la primer especie, muy próxima a los arroyos (Partridge 1953). Estas gramíneas son poco palatables y por lo tanto son poco o nada afectadas por el pastoreo de los caballos cimarrones. Resulta preocupante, en cambio, la situación de aquellas especies que anidan en flechillares, por fuera de los ambientes de pajonal. Este es el caso de *Ammodramus humeralis*, *Cistothorus platensis* y *Anthus correndera*, todas especies obligadas de pastizal (Vickery et al. 1999a) para las que se hallaron escasos nidos en el área de estudio. Particularmente alarmante resulta la

ausencia de nidos de *Rhynchotus rufescens* (perdiz colorada), especie que, a diferencia de otros tinámidos, prefiere pastizales con vegetación alta (Martínez et al. 2000, Azpiroz 2008). La caza de la perdiz colorada está prohibida en la provincia de Buenos Aires desde hace más de 25 años, sin embargo esta medida podría resultar insuficiente si no se conservan áreas reproductivas apropiadas. Lo mismo ocurre con *Cistothorus platensis*: la disposición de los nidos de esta especie en el PPET coincide con las descripciones de Salvador y Narosky (1984) para las sierras de Córdoba, a alturas de 60 y 35 cm del suelo, y con de la Peña (2005) quien reporta también cuatro nidos ubicados en pajas a unos 50 cm. Estos pastos altos resultan escasos en flechillares del PPET como consecuencia de la prolongada e intensa historia de pastoreo por caballos cimarrones.

El sobrepastoreo resulta en una vegetación baja y abierta que expone los nidos a la acción de los depredadores (Cody 1985, Knopf 1996, Ammon & Stacey 1997, Fondell & Ball 2004, Zalba & Cozzani 2004), con consecuencias significativas para la dinámica de poblaciones de las aves de pastizal (Martin 1993b, Fondell & Ball 2004). Numerosos autores coinciden en indicar que las especies obligadas de pastizal que se registraron en este trabajo anidan siempre en asociación con pastos altos (Salvador & Narosky 1984, Isacch & Martínez 2001, de la Peña 2005), evitando las áreas sujetas a pastoreo intenso, como ha sido documentado para *Ammodramus humeralis* (Ridgely & Tudor 1994). Las bajas densidades de nidos encontradas para las especies obligadas de pastizal en el área de estudio podrían ser así una consecuencia de la elevada intensidad de pastoreo que reduciría la disponibilidad de sitios seguros de nidificación, constituyendo un signo de advertencia respecto de su situación de conservación en el área. Azpiroz (2008), trabajando en pastizales del norte de Uruguay, halló un elevado número de nidos de *Nothura maculosa* (83) y de especies del género *Anthus* (82) y *Sturnella* (88) durante dos temporadas de muestreo. Sin embargo, en su trabajo observó que especies obligadas de pastizal, como *Anthus nattereri* (cachirla dorada) y *Sturnella defilippii* (loica pampeana), dos especies Vulnerables según IUCN (2008), sólo anidaban en pastizales naturales sujetos a pastoreo moderado.

Las diferencias en la visibilidad promedio de los nidos reflejan que aquellos construidos en ambientes de flechillar podrían resultar de más fácil detección para los depredadores, más allá de diferencias interespecíficas en la capacidad de disimular los nidos, como

sugieren los resultados correspondientes a la distancia de detectabilidad de nidos de *Sicalis luteola*, ligeramente mayores en flechillares que en pajonales. La situación podría resultar más crítica para el resto de las especies obligadas de pastizal que anidan únicamente en flechillares.

Los sustratos utilizados para realizar el nido resultan muy variables para un conjunto de especies como las palomas, que suelen nidificar en árboles o arbustos a distintas alturas (Zalba 2001, de la Peña 2005), y también en el suelo, como observamos en este trabajo, coincidiendo con Castellanos (1931) y de la Peña (2005), quien reporta 553 nidos de *Zenaida auriculata*, de los cuales sólo siete (1,26 %) se encuentran en el suelo. En el PPET existen también bosques que son utilizados por las especies de columbiformes y seguramente sean estos ambientes los que concentren también la mayor cantidad de nidos de torcaza, ya que se trata de una especie oportunista cuyo avance en esta región habría acompañado la expansión de las plantaciones de árboles exóticos ya que su presencia era rara en la zona a fines del siglo XIX (Doering & Lorentz 1916). Otra especie oportunista es *Zonotrichia capensis*, que si bien en general anida en el suelo, bajo matas de gramíneas, también lo hace sobre arbustos o árboles bajos (Carman 1989) y puede encontrarse en zonas muy diferentes, como roquedales, bosques, arbustales o pastizal.

Existen escasos estudios sobre la distribución y biología de las cachirlas (Casañas 1997), debido principalmente a su difícil identificación (Partridge 1953). En nuestro caso, los nidos de *Anthus correndera* se encontraban en sectores con pastos de altura intermedia y predominio de los estratos de vegetación inferiores a 30 cm, en contraste con los datos publicados por Isacch y Martínez (2001) quienes reportan que esta especie prefiere sitios con pastos más altos, sugiriendo que su distribución en el PPET estuviera limitada por la escasez de ambientes más protegidos. *Ammodramus humeralis* se distribuye en gran parte de América del Sur, prefiriendo también pastizales altos que no hayan sido sometidos a pastoreo intensivo (Ridgely & Tudor 1994). Los avistajes de esta especie fueron todos en un sector del PPET que hace tiempo no es pastoreado y tiene mayor cobertura vegetal, en concordancia con los datos de de la Peña (2005) quien describe su nido realizado en el suelo bajo “yuyos grandes”.

A principios del siglo XX se conocían unas 23 especies que eran parasitadas por *Molothrus bonariensis* (Smyth 1928). En la actualidad se conocen más de 243 hospedadores de esta ave en Sudamérica (Fiorini et al. 2005) y las cuatro especies parasitadas en este trabajo están incluidas en esa lista. Los nidos parasitados correspondieron principalmente a *Zonotrichia capensis* y a *Pseudoleistes virescens*, ambas especies muy territoriales (Ochoa de Masramon 1980, Mermoz & Reboresda 1994). El chingolo “marca” su zona mediante el canto y es parasitado frecuentemente por el tordo renegrado (Ochoa de Masramon 1980), criando hasta un 46 % de pichones de tordo (Fraga 1983). *Pseudoleistes virescens* nidificó preferentemente en matas de cortadera como ya habían notado Harter y Venturi (1909) o de paja colorada como también fuera reportado por Daguerre (1936). Esta última especie, además de sus vocalizaciones, presenta en ocasiones un comportamiento de cría cooperativa donde otros individuos, además de los padres, colaboran en la atención y cuidado de huevos y pichones. Esto aumentaría la detectabilidad de los nidos por parte de los tordos (Mermoz & Fernández 2004).

La variación en los tiempos de incubación y cría en aquellas especies donde se realizó este cálculo puede deberse a que en algunos casos se basan en una o en escasas observaciones, por lo tanto estos datos deben ser tomados con cautela.

Filloy y Bellocq (2007) proponen que la posibilidad de adaptarse a los cambios ecológicos producidos por las actividades humanas sobre los pastizales dependerá de la sensibilidad y plasticidad de cada especie. Sin embargo, los efectos negativos de la intensificación de la transformación productiva podrían atenuarse con una organización espacial apropiada de las actividades agrícolas y ganaderas. Como hemos visto, la reproducción parece ser un estadio crítico para la conservación de las aves obligadas de pastizal y la estructura de la vegetación un factor clave a ese nivel. Por un lado sería importante promover la conservación de las áreas de pajonal asociadas a bajos y bordes de arroyos, donde se concentra la actividad de cría de un conjunto de especies de aves de pradera. Por otro lado, la conservación de las aves que crían en sectores de flechillar probablemente dependerá del mantenimiento de cargas ganaderas que no reduzcan de manera significativa la altura de los pastos, o, alternativamente, de la creación de “islas” de pastizal donde el ganado sea excluido o mantenido en bajas densidades. En trabajos anteriores (Zalba & Cozzani 2004) se determinó que aún áreas pequeñas clausuradas al

pastoreo permiten niveles de éxito de cría de aves de pastizal significativamente mayores que los observados en sectores intensamente pastoreados y que la creación de estos refugios de pastoreo moderado podría ser efectiva aún en el caso de especies altamente vulnerables como *Sturnella defilippii* (loica pampeana) (Cozzani et al. 2004). En el próximo capítulo de esta tesis se profundiza el análisis de los efectos de las variables ambientales sobre el ensamble de aves del PPET evaluando el éxito reproductivo de las aves de pastizal y su variación en respuesta a las características de la vegetación y a otras variables de hábitat.

CAPÍTULO 2

ÉXITO DE CRÍA DE AVES DE PASTIZAL

INTRODUCCIÓN

Numerosos autores reportan una reducción significativa en la diversidad y abundancia de aves de pastizal a nivel global, que relacionan con la transformación masiva de estos ecosistemas para la producción agrícola (Donald et al. 2001, Murphy 2003, Evans 2004, Gabelli et al. 2004, Askins 2007). La agricultura resulta en un descenso del éxito reproductivo de las aves y esto ocurre, principalmente, a través de tres procesos: 1) la reducción del número de nidos por el efecto mecánico directo de las máquinas cosechadoras que funcionan en plena temporada reproductiva, 2) el aumento de la depredación de los nidos por su mayor exposición luego de la cosecha y 3) el uso de fertilizantes, herbicidas y plaguicidas que, además de modificar la estructura de la vegetación, disminuyen la abundancia de invertebrados, lo que deja a las aves con escasos recursos alimenticios tanto para los adultos como para los pichones (Vickery et al. 2001, Britschgi et al. 2006). La actividad ganadera también genera efectos negativos en ciertas poblaciones de aves (Bowen & Kruse 1993). Por un lado, el sobrepastoreo deja parches de suelo desnudo o con escasa cobertura vegetal, reduciendo la cantidad de sitios disponibles para anidar y exponiendo los nidos a los depredadores (Ammon & Stacey 1997). Por otro lado, una alta densidad de herbívoros aumenta las posibilidades de fracaso de nidos a causa del pisoteo (Fondell & Ball 2004) y podría modificar la comunidad de depredadores, aumentando la abundancia de aquellos que aprovechan la carroña, ya sean aves o mamíferos (Fuller & Gough 1999) pero que se alimentan también de aves. La asociación entre *Molothrus bonariensis*, un ictérico parásito de nidos, y el ganado (Goguen & Mathews 2001) podría resultar también en una disminución del éxito de cría de las aves que anidan en los pastizales bajo pastoreo, tanto por el aumento en la densidad del parásito, como por un incremento de la detectabilidad de los nidos (Gochfeld 1979, Sedgwick & Knopf 1988).

Se ha postulado que la depredación resulta la principal causa de pérdida de nidos para una gran variedad de especies y hábitats (Martin & Roper 1988, Baines 1990). Salvo excepciones, la temporada reproductiva constituye el momento más crítico para la sobrevivencia de las aves, tanto adultos como huevos y pichones, ya que se vuelven más vulnerables a los efectos de la disponibilidad de recursos, como alimento, sitios donde anidar o refugios y más vulnerables a los depredadores (Martin 1993a). La estimación del éxito reproductivo brinda información que puede revelar tendencias poblacionales

de ciertas especies (Martin & Geupel 1993). El análisis de las características de la vegetación asociada a los nidos contribuye también al conocimiento de los requerimientos de hábitat de las aves de pastizal al momento de anidar. La combinación de información sobre los sitios de anidación y el éxito de cría puede alertar sobre la vulnerabilidad de las especies, explicar la declinación de ciertas aves y guiar acciones de manejo tendientes a revertirla.

Muchas son las variables que influyen sobre el éxito o fracaso de los nidos (Ricklefs 1969). Entre ellas se destacan la selección del hábitat donde anidar, las características y la estructura del ambiente seleccionado, la variación climática de la región, la disponibilidad de recursos alimenticios, la comunidad de depredadores y el momento de anidación dentro de la temporada reproductiva (Rotenberry & Wiens 1989, Verhulst et al. 1995, Siikamaki 1998, Bolger et al. 2005). El sitio específico de anidación y su área inmediata tienen gran importancia, ya que juegan el papel principal en el ocultamiento del nido (Martin & Roper 1988, Kelly 1993, Aguilar et al. 2008). La selección de este microambiente definirá el grado de exposición de los huevos y pichones y también de los adultos mientras incuban y alimentan. Muchas aves exhiben una selección por ciertas especies vegetales al momento de construir sus nidos (Misenhelter & Rotenberry 2000, Aguilar et al. 2008, Zalba et al. 2008) y es de esperar que un nido construido sobre una mata densa se encuentre más a salvo de eventos aleatorios que lleven a su descubrimiento por parte de los depredadores, así como a su hallazgo intencional, ya que estaría menos expuesto a la detección química, auditiva y visual (Sutter 1997). Se ha estudiado también la importancia de la orientación (Mezquida 2004), la altura a la que se encuentra el nido y la profundidad dentro de la mata, resultando en todos los casos el grado de ocultamiento la característica principal que conduce a su éxito o fracaso (Aguilar et al. 2008). En resumen, y de acuerdo a los estudios de selección de hábitat en aves de pastizal, se espera que las aves elijan para anidar los sitios más protegidos, con mayor cobertura y altura vegetal y menor visibilidad (Wiens 1973, Cody 1985).

A pesar de la relevancia de estos aspectos de la biología de las aves de pastizal, los estudios ornitológicos en sabanas del cono sur han estado enfocados principalmente a la descripción de los ensambles de aves y de los ambientes que seleccionan (Comparatore et al. 1996, Isacch & Martínez 2001), siendo escasos los trabajos de éxito de cría

(Gochfeld 1979, Mermoz & Reboresda 1998, Azpiroz 2008). En el Parque Provincial E. Tornquist estudios previos acerca de la influencia del pastoreo por caballos cimarrones sobre el éxito de nidos artificiales revelaron que un 70 % de estos nidos colocados en áreas de pastoreo intenso, donde la cobertura y altura de la vegetación son menores, resultan depredados, en contraste con una depredación de apenas el 12,5 % en áreas de clausura o pastoreo moderado (Zalba & Cozzani 2004). Esta diferencia podría configurar un potente factor de selección natural respecto de la elección del sitio de anidación y surge entonces la pregunta de si los nidos naturales seguirán un patrón similar, en el que el éxito dependa en gran parte de la vegetación que los rodea.

En el primer capítulo de esta tesis se describió en detalle el ensamble de aves nidificantes en el PPET y se presentaron diversos aspectos de su biología reproductiva. El objetivo de este capítulo es determinar si los nidos exitosos difieren de los nidos fracasados en términos de las características del ambiente asociado, como la altura y composición de la vegetación circundante y la visibilidad.

Hipótesis y predicciones

H₁: Los nidos construidos en sitios con vegetación densa tienen mayores tasas de éxito.

P₁: El porcentaje de nidos exitosos será mayor en ambientes de pajonal que en nidos construidos en flechillares.

H₂: Los nidos más ocultos presentan mayores tasas de éxito de nidificación.

P₂: Los nidos menos visibles tendrán mayores tasas de éxito de cría.

MÉTODOS

Durante tres temporadas reproductivas consecutivas (octubre a febrero de 2005/2006, 2006/2007 y 2007/2008) se realizaron búsquedas intensivas de nidos de aves de pastizal en valles de pie de monte del Parque Provincial Ernesto Tornquist. Las recorridas se realizaron a pie, cubriendo sectores de pajonal generalmente asociados a arroyos y áreas de flechillar sometidas a distintas intensidades de herbivoría, principalmente por caballos cimarrones (Figura 12). Mayores detalles acerca del ambiente relevado se brindan en la sección Área de Estudio de esta tesis.

Las búsquedas de nidos comenzaban a la mañana temprano y se extendían hasta las últimas horas de luz de la tarde, con dos a tres horas de interrupción al mediodía, cuando las elevadas temperaturas disminuyen la actividad de las aves. Generalmente dos observadores recorrían el área llevando una varilla con la que rozaban las matas de pasto para provocar la huída de las aves adultas y poner así en evidencia la presencia de los sitios de cría. Como se explicó en el capítulo anterior, la detección de los nidos se basaba también en la observación de comportamiento de cortejo o de territorialidad y de transporte de materiales para la construcción del nido o de alimento para los pichones. Durante las dos primeras temporadas, los nidos se marcaron mediante cintas colocadas a no menos de tres metros de distancia. En la primavera-verano de 2007/2008 no fue necesario utilizar ningún método de marcación ya que el conocimiento del área y las anotaciones resultaban suficientes para relocalizar los nidos.



Figura 12. Búsqueda de nidos naturales.

Todos los nidos detectados fueron visitados cada tres días, aproximadamente, hasta su fracaso o hasta el abandono por parte de los pichones (Martin & Geupel 1993). En cada visita se tomaba una fotografía del nido y se registraba la presencia de adultos, el número de huevos y/o pichones, el grado de desarrollo de los pichones y los eventos de parasitismo, depredación o abandono. Un nido se consideraba depredado cuando los huevos o pichones inmaduros estaban ausentes y/o se hallaban restos de cáscaras. Se clasificaba como abandonado en aquellos casos en que los adultos no estaban presentes al menos en dos visitas consecutivas y cuando las fotografías denotaban que los huevos no habían sido rotados desde la última visita. Finalmente, el nido se consideraba exitoso si producía al menos un pichón completamente emplumado. Una vez que cada nido dejaba de estar activo, se estimaba el porcentaje de cobertura vegetal por estratos de altura (0-15 cm, 15-30 cm y más de 30 cm) y el porcentaje de cobertura de especies leñosas, de *Paspalum quadrifarium* (paja colorada), *Cortaderia selloana* (cortadera) y *Eryngium* sp. (falsa carda), de estiércol y de suelo desnudo. Todas estas variables eran estimadas a dos escalas: en una parcela circular de 80 cm de diámetro (área de 0,5 m²) y en una parcela cuadrada de 16 m², ambas centradas en el nido. La elección de las tres especies vegetales medidas se debe a su relación con el pastoreo y a su conocida asociación con los nidos en el área de estudio (Cozzani et al. 2009). Las dos gramíneas son poco palatables y al formar matas densas se espera que sean seleccionadas para ocultar mejor los nidos. La falsa carda tampoco es elegida por el ganado y su abundancia aumenta como respuesta al pastoreo (De Villalobos 2009), además sus hojas espinosas podrían brindar especial protección ante ciertos depredadores. Se estimaron también la altura a la que cada nido estaba construido y la visibilidad como se describió en la sección Métodos (capítulo 1 de esta tesis), determinando si se encontraba en un sector de pajonal o de flechillar según se detalla en el capítulo mencionado anteriormente. Para minimizar el efecto de la presencia de los observadores, estas variables ambientales fueron estimadas luego del abandono de cada nido, evitando dejar rastros que modificaran el comportamiento de los depredadores o el posible abandono prematuro por parte de los adultos o los pichones.

Con los resultados del seguimiento de los nidos se estimó el éxito aparente de cría, calculado como el cociente entre el número de nidos exitosos y el número de nidos hallados. Se realizaron pruebas t de diferencias de medias (Sokal & Rohlf 1981) entre nidos exitosos y fallidos para las variables ambientales estimadas en ambas escalas.

Mediante pruebas t se compararon también las características de los ambientes en que se hallaban los nidos exitosos y fracasados parasitados por *Molothrus bonaeriensis*. El resto de los análisis de éxito de cría se realizaron utilizando el programa MARK (White & Burnham 1999). Este programa trabaja con valores de tasas diarias de supervivencia de nidos (DSR *daily survival rate*) que se definen como la probabilidad de que un nido sobreviva durante el lapso de un día. La supervivencia del nido se refiere a la probabilidad de que un nido sea exitoso, es decir, que al menos un volantón salga del nido al final del ciclo reproductivo. Para obtener el valor de supervivencia del nido a lo largo de todo el periodo, la tasa diaria de supervivencia se eleva a la potencia del número de días que dura el ciclo reproductivo de la especie para la cual se realiza el cálculo. El valor de la duración del ciclo reproductivo se tomó de los resultados en esta tesis (capítulo 1) y de trabajos previos publicados (Mermoz & Reboresda 1998, de la Peña 2005). A diferencia del precursor método de Mayfield (1961), MARK se independiza del supuesto de que la tasa de supervivencia diaria debe ser constante a lo largo del periodo reproductivo y que el fracaso del nido ocurre en la mitad del intervalo entre visitas. Se realizaron corridas con el programa MARK para el total de los nidos detectados durante el periodo de estudio cuyo destino pudo establecerse. El mismo análisis se repitió excluyendo los nidos de *Hymenops perspicillatus*, para evitar el sesgo debido a su mayor abundancia.

Se analizaron también cambios en la supervivencia dentro de cada temporada de cría, comparando el modelo nulo con el efecto del avance de la estación reproductiva. Se realizaron también análisis para las tres temporadas de muestreo en relación con las variables ambientales consideradas en ambas escalas. Por último, se hicieron corridas para cada una de las tres especies que superaban un número de 20 nidos monitoreados.

El modelo de supervivencia de nidos de MARK permite evaluar variaciones en el destino de los nidos en función de variables definidas por el investigador. En esta tesis se incorporaron en los análisis las siguientes variables: visibilidad media de los nidos, altura a la que estaban construidos y ambiente donde se encontraban (pajonal o flechillar). Además, se analizó el efecto de la estructura de la vegetación, incluyendo como variables la cobertura vegetal en el estrato inferior a 15 cm de altura, en el estrato entre 15 y 30 cm y en el estrato superior a 30 cm y la cobertura de suelo desnudo, de paja colorada y de cortadera, tanto en la parcela menor como en la de 16 m². En MARK

los análisis se basan en “historias de encuentro” (*encounter histories*), considerando los resultados del monitoreo de cada nido. La historia de encuentro requiere al menos cinco datos básicos acerca del nido: (1) el día en que el nido fue hallado; (2) el último día que se vio al nido en perfecto estado; (3) el último día que el nido fue chequeado; (4) el destino del nido (exitoso o fracasado) y (5) la frecuencia de nidos con la misma historia. No es necesario conocer el día exacto de falla del nido y el intervalo entre visitas puede ser variable. El modelo es seleccionado en base al valor del Criterio de Información de Akaike corregido para un bajo número de muestras, AICc (Anderson & Burnham 2002). El modelo elegido será el que mejor explique las variaciones en el éxito de cría en función de las variables ambientales consideradas. Cada modelo es comparado también con el modelo nulo (B0) que supone una tasa de supervivencia constante. El valor $\Delta AICc$ es la diferencia entre AICc de un determinado modelo y el modelo con menor AICc. Los modelos con $\Delta AICc \leq 2$ se consideran buenos predictores, mientras aquellos con $\Delta AICc \geq 4$ tienen escaso soporte. Los pesos normalizados de Akaike (w) son una estimación de la probabilidad de que un determinado modelo sea el de mejor ajuste (Blums et al. 2005).

RESULTADOS

Durante las tres temporadas se halló un total de 214 nidos de 12 especies de aves de pastizal. Todas estas especies son residentes en el área, excepto *Hymenops perspicillatus* que llega a la zona a principios del mes de septiembre para reproducirse y la abandona entre marzo y abril (Mattos et al. 2009). El éxito aparente para la totalidad de nidos fue del 38,30 %. Las causas de falla del resto de los nidos fueron depredación (48,15 %), abandono (10,30 %) e inclemencias climáticas o eventos ambientales catastróficos (3,25 %). Este último factor corresponde a tres nidos de *Sicalis luteola* y cuatro de *Hymenops perspicillatus* cuyos pichones murieron como consecuencia de tormentas de lluvia y granizo o por un incendio que afectó gran parte del área en enero del año 2008. El 7,95 % de los nidos resultaron parasitados por *Molothrus bonaeriensis*. Las especies con mayor éxito aparente fueron *Embernagra platensis* y *Sicalis luteola*, aunque para la primera sólo se pudo detectar un escaso número de nidos. Las tasas más altas de fracaso correspondieron a *Cistothorus platensis*, con tres nidos fallidos sobre tres hallados y *Zonotrichia capensis*, con apenas un 11,76 % de nidos exitosos, ambas especies asociadas a ambientes de flechillar (Tabla 8).

Nombre científico	Total de nidos hallados para las tres temporadas	Número de nidos exitosos y porcentaje de éxito aparente
<i>Nothura maculosa</i>	9	4 (44,45 %)
<i>Zenaida auriculata</i>	4	2 (50 %)
<i>Hymenops perspicillatus</i>	74	22 (29,73 %)
<i>Cistothorus platensis</i>	3	0
<i>Anthus correndera</i>	5	2 (40 %)
<i>Sicalis luteola</i>	59	32 (54,25 %)
<i>Sicalis lebruni</i>	3	1 (33 %)
<i>Zonotrichia capensis</i>	17	2 (11,76 %)
<i>Ammodramus humeralis</i>	3	1 (33 %)
<i>Embernagra platensis</i>	6	4 (66,65 %)
<i>Molothrus bonariensis</i>	17*	2 (11,76 %)
<i>Pseudoleistes virescens</i>	24	7 (21,15 %)
<i>Sturnella loyca</i>	7	2 (28,57 %)
Todas las especies	214	82 (38,32 %)

Tabla 8. Especies detectadas nidificando en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Número de nidos hallados, nidos exitosos y porcentaje de éxito aparente. * = número de nidos parasitados.

Como fuera mencionado en el capítulo 1 de esta tesis, *Molothrus bonariensis* parasitó 17 nidos de cuatro especies: tres de *Sicalis luteola*, seis de *Zonotrichia capensis*, seis de *Pseudoleistes virescens* y dos de *Sturnella loyca*. El destino de estos nidos se muestra en la tabla 9. Sólo dos pichones de *Molothrus bonariensis* salieron exitosamente de sendos nidos de *Pseudoleistes virescens*, mientras que en ambos casos el resto de la puesta fue depredada (depredación parcial). Un nido de *Sicalis luteola* produjo exitosamente tres pichones de la especie en tanto el pichón de tordo murió. El éxito de cría para *Molothrus bonariensis* fue de 11,76 % (dos nidos exitosos sobre 17 hallados). Si este cálculo se realiza como número de pichones sobrevivientes sobre huevos hallados como hacen otros autores (Fraga 1983, Salvador 1984), el valor de supervivencia se reduce al 6,90 % (dos pichones para 29 huevos).

	Nidos parasitados	Huevos del hospedador	Huevos del parásito	Individuos exitosos del hospedador	Individuos exitosos del parásito	Nidos abandonados
<i>Sicalis luteola</i>	3	4 3 4	1 1 1	0 3 0	0 0 0	0 0 0
<i>Zonotrichia capensis</i>	6	2 3 3 3 2 3	1 3 1 2 3 1	0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0
<i>Pseudoleistes virescens</i>	6	2 3 3 4 4 3	1 1 2 3 3 2	0 0 0 0 0 0	0 0 1 0 0 1	1 1 0 0 0 0
<i>Sturnella loyca</i>	2	4 4	2 1	0 0	0 0	0 0
Totales	17	54	29	3	2	2

Tabla 9. Destino de los nidos parasitados por *Molothrus bonariensis* durante las tres temporadas de estudio.

Las tablas 10 y 11 muestran los resultados del análisis de comparación de medias entre el total de nidos exitosos y fallidos para las variables ambientales estimadas en las dos escalas de muestreo. El análisis se basa en los 188 nidos para los que se pudieron registrar las variables de hábitat. Se observa una asociación de los nidos exitosos con mayores valores de cobertura vegetal del estrato más alto, así como también de los nidos que fracasaron con alta cobertura del estrato inferior de vegetación y de suelo desnudo. La visibilidad media de los nidos exitosos fue menor (9,40 cm; EE= 2,01) que la de los nidos fallidos (27,14 cm; EE= 2,94), resultando esta diferencia altamente significativa ($t = -4,22$; $p < 0,001$).

VARIABLES AMBIENTALES EN EL ENTORNO INMEDIATO DE LOS NIDOS (PARCELA DE 0,5 m ²)	EXITOSOS (n=68)	FALLIDOS (n=120)	t
0-15 cm	9,92 ± 1,43	16,25 ± 1,60	-2,64**
15-30 cm	9,92 ± 2,22	13,12 ± 1,82	-1,08 ns
30 cm	81,03 ± 3,38	68,87 ± 3,14	2,48*
Suelo desnudo	1,76 ± 0,50	4,87 ± 0,82	-2,68**
Especies leñosas	1,76 ± 0,99	5,20 ± 1,48	-1,62 ns
<i>Eryngium</i> sp.	8,23 ± 2,14	5,75 ± 1,19	1,09 ns
<i>Paspalum quadrifarium</i>	50,14 ± 5,61	41,16 ± 3,92	1,33 ns
<i>Cortaderia selloana</i>	22,80 ± 5,04	19,00 ± 3,50	0,63 ns
Estiércol	0,14 ± 0,14	0,37 ± 0,14	-1,01 ns

Tabla 10. Valores promedio del porcentaje de cobertura vegetal de los tres estratos de altura, de especies leñosas, de *Eryngium* sp., *Paspalum quadrifarium* y *Cortaderia selloana* y de cobertura de suelo desnudo y de estiércol en las parcelas de 0,5 m² (media ± error estándar). Se comparan nidos naturales exitosos y fallidos mediante la prueba t de Student. ** = diferencia altamente significativa (p < 0,01), * = diferencia significativa (p < 0,05), ns = diferencia no significativa (p > 0,05).

Variables ambientales en el entorno de los nidos (parcela de 16 m ²)	Exitosos (n=68)	Fallidos (n=120)	t
0-15 cm	18,60 ± 1,27	24,62 ± 1,34	-2,96**
15-30 cm	11,47 ± 1,20	12,83 ± 0,93	-0,88 ns
30 cm	60,80 ± 2,49	48,80 ± 2,21	3,43**
Suelo Desnudo	9,11 ± 1,40	13,18 ± 1,42	-1,87*
Especies leñosas	2,94 ± 1,02	5,91 ± 1,16	-1,72 ns
<i>Eryngium</i> sp.	11,32 ± 2,14	8,95 ± 1,18	1,04 ns
<i>Paspalum quadrifarium</i>	41,47 ± 4,04	31,12 ± 2,89	2,11*
<i>Cortaderia selloana</i>	11,91 ± 2,82	9,37 ± 1,79	0,79 ns
Estiércol	1,39 ± 0,29	2,16 ± 0,31	-1,61 ns

Tabla 11. Valores promedio del porcentaje de cobertura vegetal de los tres estratos de altura, de especies leñosas, de *Eryngium* sp., *Paspalum quadrifarium* y *Cortaderia selloana* y de cobertura de suelo desnudo y de estiércol en las parcelas de 16 m² (media ± error estándar). Se comparan nidos naturales exitosos y fallidos mediante la prueba t de Student. ** = diferencia altamente significativa (p < 0,01), * = diferencia significativa (p < 0,05), ns = diferencia no significativa (p > 0,05).

La tabla 12 muestra la comparación de medias de la cobertura vegetal y la altura de los nidos parasitados exitosos y fallidos. En general se observan diferencias significativas que muestran que los nidos exitosos se asocian a menores coberturas de los estratos más bajos de vegetación, mayor cobertura del estrato superior y *Paspalum quadrifarium* y mayor altura a la que fue construido el nido.

	Variabes ambientales	Exitosos (n=3)	Fallidos (n=14)	t
Parcela de 0,5 m ²	0-15 cm	0	20,71 ± 20,64	-2,23*
	15-30 cm	0	12,85 ± 12,04	-2,03*
	30 cm	100 ± 0	62,5 ± 39,30	1,83 ns
	<i>Paspalum quadrifarium</i>	66,66 ± 57,73	14,64 ± 35,21	2,16*
Parcela de 16 m ²	0-15 cm	8,33 ± 7,63	28,21 ± 13,67	-2,92**
	15-30 cm	5 ± 5	15 ± 7,07	-2,96**
	30 cm	78,33 ± 15,27	41,42 ± 23,97	2,60*
	<i>Paspalum quadrifarium</i>	60 ± 45,82	12,14 ± 22,16	2,96**
	Altura del nido	76	23,07	2,27*

Tabla 12. Valores promedio del porcentaje de cobertura vegetal de los tres estratos de altura y de *Paspalum quadrifarium* en parcelas de 0,5 y 16 m² y de la altura a la que fue construido el nido (media ± error estándar). Se comparan nidos naturales parasitados por *Molothrus bonariensis* exitosos (ya sea que produjeran pichones del parásito y/o del hospedador) y fallidos mediante la prueba t de Student. ** = diferencia altamente significativa (p < 0,01), * = diferencia significativa (p < 0,05), ns = diferencia no significativa (p > 0,05).

Un total de doscientos nidos fueron analizados con el programa MARK. El modelo que ofreció el mejor ajuste incluye el efecto del avance de la estación reproductiva (Estación) (Tabla 13). Los valores de supervivencia diaria de los nidos (DSR) resultan máximos al comienzo de la temporada (0,9603), disminuyendo hacia el final (0,9186). Para el modelo con DSR constante, la tasa diaria de supervivencia es de 0,9443 con un EE = 0,0047.

Modelo	AICc	Δ AICc	w	K	Desvío
Estación	679,2670	0,0000	0,2698	2	675,2614
B0 (DSR cte.)	679,9492	0,6822	0,1918	1	677,9473

Tabla 13. Comparación del modelo nulo (DSR constante) con el modelo que incorpora el efecto del avance de la estación reproductiva (Estación) para los nidos de todas las especies de aves de pastizal monitoreados entre 2005 y 2008 (n= 200). Los modelos están ordenados de acuerdo al menor valor según el Criterio de Información de Akaike (AICc). w : probabilidad de que un determinado modelo sea el de mejor ajuste, K: número de parámetros. Tamaño de muestra efectiva: 2139. Los cálculos fueron realizados con el programa MARK (White & Burnham 1999).

El análisis de los nidos durante las tres temporadas, excluyendo a *Hymenops perspicillatus*, reveló que el mejor modelo es el que considera una tasa diaria de supervivencia constante (DSR= 0,9427; EE= 0,0062; Tabla 14).

Modelo	AICc	Δ AICc	w	K	Desvío
B0 (DSR cte.)	417,1161	0,0000	0,7259	1	415,1129
Estación	419,0646	1,9485	0,2740	2	415,0552

Tabla 14. Comparación del modelo nulo (DSR constante) con el modelo que incorpora el efecto del avance de la estación reproductiva (Estación) para los nidos de todas las especies de aves de pastizal monitoreados entre 2005 y 2008, excluyendo los nidos de *Hymenops perspicillatus* (n= 130). Los modelos están ordenados de acuerdo al menor valor según el Criterio de Información de Akaike (AICc). w : probabilidad de que un determinado modelo sea el de mejor ajuste, K: número de parámetros. Tamaño de muestra efectiva: 1281. Los cálculos fueron realizados con el programa MARK (White & Burnham 1999).

En el caso de los análisis por temporada, se observó que el modelo de mejor ajuste para los nidos de 2005/2006 y 2006/2007 es el que supone una tasa de supervivencia constante (Tablas 15 y 16, respectivamente). Para la primera temporada, la tasa de

supervivencia diaria también fue constante de acuerdo con el análisis, con un DSR= 0,9406 (n= 28; EE= 0,0139), sin embargo se percibe un leve efecto del avance de la estación reproductiva ($\Delta AICc= 2,02$) que parece indicar que la supervivencia aumenta a medida que progresa el ciclo, pasando de un DSR= 0,9379 (EE= 0,0326), hasta un valor de DSR= 0,9439 (EE= 0,0365) al final del periodo. El valor de la tasa de supervivencia diaria constante en la temporada 2006/2007 fue de DSR= 0,9483 (n= 74, EE= 0,0076), mientras que el efecto de la estación presentó un $\Delta AICc= 1,83$, mayor que el correspondiente al modelo nulo, al igual que en la primera temporada.

Modelo	AICc	$\Delta AICc$	w	K	Desvío
B0 (DSR cte.)	89,5924	0,0000	0,7332	1	87,5770
Estación	91,6145	2,0221	0,2667	2	87,5684

Tabla 15. Comparación del modelo nulo (DSR constante) con el modelo que incorpora el efecto del avance de la estación reproductiva (Estación) para los nidos de la temporada 2005/2006 (n= 28). Los modelos están ordenados de acuerdo al menor valor según el Criterio de Información de Akaike (AICc). w : probabilidad de que un determinado modelo sea el de mejor ajuste, K: número de parámetros. Tamaño de muestra efectiva: 263. Los cálculos fueron realizados con el programa MARK (White & Burnham 1999).

Modelo	AICc	$\Delta AICc$	w	K	Desvío
B0 (DSR cte.)	235,6137	0,0000	0,4164	1	233,6085
Estación	237,4489	1,8352	0,1663	2	233,4334

Tabla 16. Comparación del modelo nulo (DSR constante) con el modelo que incorpora el efecto del avance de la estación reproductiva (Estación) para los nidos de la temporada 2006/2007 (n= 74). Los modelos están ordenados de acuerdo al menor valor según el Criterio de Información de Akaike (AICc). w : probabilidad de que un determinado modelo sea el de mejor ajuste, K: número de parámetros. Tamaño de muestra efectiva: 777. Los cálculos fueron realizados con el programa MARK (White & Burnham 1999).

El mismo análisis para la última temporada (2007/08) mostró un mejor ajuste para el modelo que incluye el efecto del avance de la estación reproductiva (Tabla 17). La tasa de supervivencia diaria en este periodo disminuyó marcadamente a lo largo del ciclo reproductivo desde DSR= 0,9737 (EE= 0,0094) hasta DSR= 0,8838 (EE= 0,0323) al finalizar la temporada (n= 98).

Modelo	AICc	Δ AICc	w	K	Desvío
Estación	353,8143	0,0000	0,8283	2	349,8034
B0 (DSR cte.)	358,3482	4,5339	0,0858	1	356,3446

Tabla 17. Comparación del modelo nulo (DSR constante) con el modelo que incorpora el efecto del avance de la estación reproductiva (Estación) para los nidos de la temporada 2007/2008 (n= 98). Los modelos están ordenados de acuerdo al menor valor según el Criterio de Información de Akaike (AICc). w: probabilidad de que un determinado modelo sea el de mejor ajuste, K: número de parámetros. Tamaño de muestra efectiva: 1099. Los cálculos fueron realizados con el programa MARK (White & Burnham 1999).

El análisis del éxito reproductivo del total de nidos para las tres temporadas (n= 188) seleccionó como variables explicativas la ubicación del nido en flechillar o pajonal, la visibilidad media del nido y la cobertura de cortadera, de vegetación de los estratos de altura de 0 a 15 cm y superior a los 30 cm y de suelo desnudo en la escala de 0,5 m² (Tabla 18). Cinco modelos presentaron valores de Δ AICc \leq 2 y la suma de los pesos de Akaike fue de 87,70 %. Todos estos modelos incluyeron la variable visibilidad media de los nidos. Los valores de beta para esta variable son negativos, sugiriendo que al aumentar la visibilidad de los nidos disminuye su tasa de supervivencia diaria. Los nidos ubicados en ambientes de flechillar, con alta cobertura de suelo desnudo y del estrato de vegetación de 0 a 15 cm, tienen valores de beta negativos, contrastando con los nidos asociados a pajonales y con coberturas inmediatas superiores a los 30 cm de altura. Es decir, aquellos nidos construidos en pajonales y asociados a vegetación alta exhiben mayores tasas de supervivencia. En todos los modelos se observa también una disminución de la tasa de supervivencia diaria con el avance del periodo reproductivo.

Modelo	AICc	Δ AICc	w	K	Desvío
Estación + 30 + visibilidad + flechillar	613,7534	0,0000	0,2633	5	603,7229
Estación + SD + 0-15 + visibilidad	614,1383	0,3849	0,2172	5	604,1079
Estación + 0-15 + 30 + visibilidad + flechillar	614,6166	0,8632	0,1710	6	602,5740
Estación + 30 + cortadera + visibilidad + flechillar	615,2652	1,5118	0,1236	6	603,2226
Estación + 0-15 + visibilidad + pajonal	615,6559	1,9025	0,1017	5	605,6255
Estación + 30 + visibilidad + pajonal	616,0404	2,2870	0,0839	5	606,0100
Estación + 30 + visibilidad + altura + pajonal	617,5749	3,8215	0,0389	6	605,5323
Estación	629,9631	16,2097	0,0000	2	625,9570
B0 (DSR cte.)	630,3188	16,5654	0,0000	1	628,3167

Tabla 18. Comparación de modelos para asignar posibles efectos del avance de la temporada reproductiva (Estación), visibilidad media del nido, altura del nido, ambiente (pajonal o flechillar) y cobertura de cortadera, de suelo desnudo (SD) y de vegetación en estratos de altura (0 a 15 cm, 15 a 30 cm o más de 30 cm) en la parcela de 0,5 m², para los nidos de las tres temporadas (n= 188). Los modelos están ordenados de acuerdo al menor valor según el Criterio de Información de Akaike (AICc). w : probabilidad de que un determinado modelo sea el de mejor ajuste, K: número de parámetros. Tamaño de muestra efectiva: 1978. Los cálculos fueron realizados con el programa MARK (White & Burnham 1999).

El mismo análisis para la totalidad de los nidos, pero tomando, además de las variables de visibilidad media del nido, la altura del nido y el tipo de ambiente (pajonal o flechillar), las estimaciones de cobertura en la parcela de 16 m², de cortadera, de paja colorada, de falsa carda, de suelo desnudo y de vegetación en los tres estratos de altura, arrojó resultados similares (Tabla 19). La visibilidad resulta la variable explicativa común a todos los modelos. Al igual que en la parcela menor, los valores de beta son negativos para esta variable junto con la cobertura de suelo desnudo y del estrato más bajo de vegetación y con la asociación a ambientes de flechillar. La cobertura del estrato superior de vegetación, de falsa carda y de paja colorada se corresponden con valores de beta positivos, por lo que estarían asociados a mayores tasas de supervivencia. Las diferencias entre las probabilidades w son muy leves en los dos mejores modelos, insinuando que ambos explicarían de manera adecuada la supervivencia diaria en los nidos de las tres temporadas (n= 188). La suma de los pesos de Akaike (w) para los siete modelos con $\Delta AICc \leq 2$ es del 92,35 %.

Modelo	AICc	Δ AICc	w	K	Desvío
Estación + SD + 0-15 + visibilidad	612,9886	0,0000	0,2074	5	602,9582
Estación + 0-15 + visibilidad + flechillar	613,1197	0,1311	0,1943	5	603,0892
Estación + 30 + visibilidad + flechillar	614,2429	1,2543	0,1108	5	604,2125
Estación + 0-15 + 30 + falsa carda + visibilidad + flechillar	614,2513	1,2627	0,1103	7	600,1945
Estación + 0-15 + 30 + altura + visibilidad + flechillar	614,3728	1,3842	0,1038	7	600,3160
Estación + 30 + paja colorada + visibilidad	614,3779	1,3893	0,1035	5	604,3475
Estación + 0-15 + visibilidad + pajonal	614,5838	1,5952	0,0934	5	604,5534
Estación + 30 + cortadera + visibilidad	614,9937	2,0051	0,0761	5	604,9633
Estación	629,7338	16,7452	0,0000	2	625,7277
B0 (DSR cte.)	630,3188	17,3302	0,0000	1	628,3167

Tabla 19. Comparación de modelos para asignar posibles efectos del avance de la temporada reproductiva (Estación), visibilidad media del nido, altura del nido, ambiente (pajonal o flechillar) y cobertura de cortadera, paja colorada, falsa carda, suelo desnudo (SD) y vegetación en estratos de altura (0 a 15 cm, 15 a 30 cm o 30 cm) en la parcela de 16 m², para los nidos de las tres temporadas (n= 188). Los modelos están ordenados de acuerdo al menor valor según el Criterio de Información de Akaike (AICc). w: probabilidad de que un determinado modelo sea el de mejor ajuste, K: número de parámetros. Tamaño de muestra efectiva: 1978. Los cálculos fueron realizados con el programa MARK (White & Burnham 1999).

Como se indicó anteriormente, de las doce especies para las que se hallaron nidos durante las tres temporadas de estudio, sólo tres estuvieron representadas por más de 20 nidos. La especie con mayor número de nidos fue *Hymenops perspicillatus* con 64 registros de anidación que incluyen los datos requeridos para el análisis de MARK. Le siguen en abundancia *Sicalis luteola*, con 54 nidos y *Pseudoleistes virescens*, con 23.

El análisis enfocado en *Hymenops perspicillatus* y basado en las características de la parcela de 0,5 m², reveló una fuerte asociación del éxito de cría con la cobertura del estrato de vegetación superior a los 30 cm y con la cobertura de paja colorada. Estas dos variables están presentes en todos los modelos que mostraron buenos ajustes (Tabla 20). La suma de los pesos de Akaike (w) para los modelos con $\Delta AICc \leq 2$ fue 84 %. El mismo análisis para las variables estimadas en la parcela de 16 m² se muestra en la Tabla 21. En este caso también el mejor modelo es el que incluye los efectos de la cobertura vegetal del estrato superior y de paja colorada, agregándose la visibilidad media y la altura del nido en los modelos de buen ajuste. Los siete mejores modelos suman un 82 % de los pesos de Akaike. En ambos resultados existe un efecto de la estación, según el cual la supervivencia diaria de los nidos disminuye a medida que avanza el periodo reproductivo desde DSR= 0,9789 hasta 0,8518, lo que equivaldría a cambios en el éxito reproductivo de entre 0,5743 ($0,9789^{26}$) al comienzo y 0,0154 ($0,8518^{26}$) al final de la estación, considerando según los resultados de esta tesis que el ciclo reproductivo de esta especie es de alrededor de 26 días (Capítulo 1, Tabla 7). Este análisis incluyó 64 nidos y el tamaño de muestra efectivo fue de 745.

Modelo	AICc	Δ AICc	w	K	Desvío
Estación + 30 + paja colorada	224,2111	0,0000	0,2932	4	216,1571
Estación + 15-30 + 30 + paja colorada	225,6032	1,3921	0,1462	5	215,5220
Estación + 30 + paja colorada + altura	225,7589	1,5478	0,1352	5	215,6777
Estación + SD + 0-15 + 30 + paja colorada	225,7971	1,5860	0,1327	6	213,6833
Estación + 30 + paja colorada + pajonal	225,7984	1,5873	0,1326	5	215,7172
Estación + paja colorada	227,1823	2,9712	0,0663	3	221,1499
Estación + 15-30 + 30 + paja colorada + altura	227,2273	3,0162	0,0649	6	215,1135
Estación + 30 + visibilidad	228,9316	4,7205	0,0276	4	220,8776
B0 (DSR cte)	235,7176	11,5065	0,0009	1	233,7123

Tabla 20. Comparación de modelos para asignar posibles efectos del avance de la temporada reproductiva (Estación), visibilidad media del nido, altura del nido, ambiente (pajonal o flechillar) y cobertura de paja colorada, de suelo desnudo (SD) y de vegetación en estratos de altura (0 a 15 cm, 15 a 30 cm o superior a 30 cm) en la parcela de 0,5 m², para los nidos de *Hymenops perspicillatus* de las tres temporadas (n= 64). Los modelos están ordenados de acuerdo al menor valor según el Criterio de Información de Akaike (AICc). w: probabilidad de que un determinado modelo sea el de mejor ajuste, K: número de parámetros. Tamaño de muestra efectiva: 745. Los cálculos fueron realizados con el programa MARK (White & Burnham 1999).

Modelo	AICc	Δ AICc	w	K	Desvío
Estación + 30 + paja colorada	224,1635	0,0000	0,2158	4	216,1094
Estación + 30 + paja colorada + visibilidad + altura	225,0149	0,8514	0,1410	6	212,9011
Estación + 30 + paja colorada + visibilidad + flechillar	225,3463	1,1828	0,1194	6	213,2325
Estación + SD + 30 + paja colorada	225,7555	1,5920	0,0973	5	215,6743
Estación + 0-15 + 30 + paja colorada + flechillar	226,0691	1,9056	0,0832	6	213,9553
Estación + 30 + paja colorada + altura	226,0893	1,9258	0,0824	5	216,0081
Estación + 15-30 + 30 + paja colorada	226,1327	1,9692	0,0806	5	216,0515
Estación + SD + 0-15 + 30 + paja colorada	226,8314	2,6679	0,0568	6	214,7176
Estación + paja colorada + visibilidad + flechillar	226,8505	2,6870	0,0563	5	216,7693
Estación + paja colorada + visibilidad + flechillar + pajonal	227,7617	3,5982	0,0357	6	215,6479
Estación + 15-30 + 30 + paja colorada + altura	228,0747	3,9112	0,0305	6	215,9609
B0 (DSR cte.)	235,7176	11,5065	0,0006	1	233,7123

Tabla 21. Comparación de modelos para asignar posibles efectos del avance de la temporada reproductiva (Estación), visibilidad media del nido, altura del nido, ambiente (pajonal o flechillar) y cobertura de paja colorada, de suelo desnudo (SD) y de vegetación en estratos de altura (0 a 15 cm, 15 a 30 cm o superior a 30 cm) en la parcela de 16 m², para los nidos de *Hymenops perspicillatus* de las tres temporadas (n= 64). Los modelos están ordenados de acuerdo al menor valor según el Criterio de Información de Akaike (AICc). w: probabilidad de que un determinado modelo sea el de mejor ajuste, K: número de parámetros. Tamaño de muestra efectiva: 745. Los cálculos fueron realizados con el programa MARK (White & Burnham 1999).

El análisis de los nidos de *Sicalis luteola* muestra que la tasa de supervivencia diaria de esta especie parece responder al modelo de supervivencia constante, sin mostrar variaciones durante la estación reproductiva, ya que los modelos con mejor ajuste fueron los que incluyeron al modelo nulo, mientras el efecto de la estación mostró un $\Delta AICc > 4$. A nivel de la parcela menor, la visibilidad del nido parece tener un marcado efecto sobre la tasa de supervivencia diaria, mientras en la parcela mayor se vuelve más importante la cobertura del estrato de 0 a 15 cm (Tablas 22 y 23). En ambos casos estas variables tienen valores de beta negativos que indican que la supervivencia disminuye a mayor visibilidad y a mayor cobertura del estrato más bajo. La suma de los pesos de Akaike para los modelos con $\Delta AICc \leq 2$ fue de 84 % en la parcela de 0,5 m² y de 88,90 % en la de 16 m². La tasa de supervivencia diaria fue de 0,9613, llegando a un éxito reproductivo de 0,4196 considerando una duración del ciclo reproductivo de aproximadamente 22 días (Capítulo 1, Tabla 7, de la Peña 2005).

Modelo	AICc	Δ AICc	w	K	Desvío
B0 + 0-15 + visibilidad	152,0663	0,0000	0,1972	3	146,0270
B0 + SD + visibilidad	152,7678	0,7015	0,1388	3	146,7286
B0 + visibilidad	152,9115	0,8452	0,1292	2	148,8919
B0 + SD + 30 + flechillar	153,1178	1,0515	0,1165	4	145,0524
B0 + SD + 30 + visibilidad	153,4968	1,4305	0,0964	4	145,4313
B0 + flechillar	153,7653	1,6990	0,0843	2	149,7457
B0 + 30 + visibilidad	153,8984	1,8321	0,0789	3	147,8592
B0 + 0-15 + 30 + visibilidad	154,0888	2,0225	0,0717	4	146,0233
B0 (DSR cte.)	154,4248	2,3585	0,0606	1	152,4183
Estación	156,1114	4,0451	0,0260	2	152,0918

Tabla 22. Comparación de modelos para asignar posibles efectos del avance de la temporada reproductiva (Estación), visibilidad media del nido, altura del nido, ambiente (pajonal o flechillar) y cobertura de paja colorada, de suelo desnudo (SD) y de vegetación en estratos de altura (0 a 15 cm, 15 a 30 cm o superior a 30 cm) en la parcela de 0,5 m², para los nidos de *Sicalis luteola* de las tres temporadas (n= 54). Los modelos están ordenados de acuerdo al menor valor según el Criterio de Información de Akaike (AICc). w : probabilidad de que un determinado modelo sea el de mejor ajuste, K: número de parámetros. Tamaño de muestra efectiva: 616. Los cálculos fueron realizados con el programa MARK (White & Burnham 1999).

Modelo	AICc	Δ AICc	w	K	Desvío
B0 + 0-15	146,9500	0,0000	0,1531	2	142,9304
B0 + 0-15 + paja colorada	146,9764	0,0264	0,1511	3	140,9372
B0 + 0-15 + 30	147,3188	0,3688	0,1273	3	141,2796
B0 + SD + 0-15	147,5477	0,5977	0,1135	3	141,5085
B0 + 0-15 + pajonal	147,9184	0,9684	0,0943	3	141,8792
Estación + 0-15	147,9646	1,0146	0,0922	3	141,9253
B0 + 0-15 + visibilidad	148,2272	1,2772	0,0808	3	142,1880
B0 + 0-15 + 30 + visibilidad	148,3417	1,3917	0,0763	4	140,2762
B0 + 30	149,0097	2,0597	0,0546	2	144,9901
B0 + 30 + visibilidad	149,1435	2,1935	0,0511	3	143,1043
B0 (DSR cte.)	154,4248	7,4748	0,0036	1	152,4183
Estación	156,1025	9,1525	0,0015	2	152,0829

Tabla 23. Comparación de modelos para asignar posibles efectos del avance de la temporada reproductiva (Estación), visibilidad media del nido, altura del nido, ambiente (pajonal o flechillar) y cobertura de paja colorada, de suelo desnudo (SD) y de vegetación en estratos de altura (0 a 15 cm, 15 a 30 cm o superior a 30 cm) en la parcela de 16 m², para los nidos de *Sicalis luteola* de las tres temporadas (n= 54). Los modelos están ordenados de acuerdo al menor valor según el Criterio de Información de Akaike (AICc). w: probabilidad de que un determinado modelo sea el de mejor ajuste, K: número de parámetros. Tamaño de muestra efectiva: 616. Los cálculos fueron realizados con el programa MARK (White & Burnham 1999).

El análisis del éxito de cría de *Pseudoleistes virescens* se realizó sobre la base de un total de 23 nidos. El modelo que considera una tasa de supervivencia diaria constante muestra un mejor ajuste que la alternativa de cambios en función del avance de la temporada reproductiva (Estación) (Tablas 24 y 25). En la parcela menor se observa un efecto de la cobertura vegetal del estrato más alto, que se manifiesta en todos los modelos y resulta negativo. El porcentaje de cobertura de paja colorada presenta valores de beta positivos indicando que la tasa de supervivencia aumenta al incrementarse la cobertura de esta especie. La cobertura de cortadera y la asociación al ambiente de

pajonal, por su parte, se correspondieron con valores negativos de beta. El análisis en la parcela mayor revela un efecto del porcentaje de cobertura del estrato intermedio, de cortadera y del ambiente de pajonal. Estas tres variables también muestran valores de beta negativos. La cobertura del estrato más alto de vegetación tiene un efecto reducido sobre los modelos analizados. Los modelos con $\Delta AICc \leq 2$ suman el 65,45 % de los pesos de Akaike en la parcela menor y el 69,65 % en la mayor. La tasa de supervivencia diaria sería de 0,9391, llegando a un éxito reproductivo de 0,2357 si se toma como duración del ciclo reproductivo 23 días (Capítulo 1, Tabla 7, Mermoz & Reboreda 1998).

Modelo	AICc	$\Delta AICc$	w	K	Desvío
B0 + 30	80,9607	0,0000	0,2795	2	76,9083
B0 + 30 + paja colorada	82,3631	1,4024	0,1386	3	76,2578
B0 + 30 + cortadera	82,5484	1,5877	0,1263	3	76,4431
B0 + 30 + pajonal	82,8249	1,8642	0,1100	3	76,7197
B0 + 30 + altura	83,0000	2,0393	0,1008	3	76,8948
B0 + 30 + paja colorada + pajonal	83,6234	2,6627	0,0738	4	75,4472
B0 + 0-15 + 30 + cortadera	83,9591	2,9984	0,0624	4	75,7829
B0 + 30 + cortadera + visibilidad	84,1158	3,1551	0,0577	4	75,9396
B0 (DSR cte.)	85,0290	4,0683	0,0365	1	83,0116
Estación	86,9611	6,0004	0,0139	2	82,9087

Tabla 24. Comparación de modelos para asignar posibles efectos del avance de la temporada reproductiva (Estación), visibilidad media del nido, altura del nido, ambiente (pajonal o flechillar) y cobertura de paja colorada, cortadera, de suelo desnudo (SD) y de vegetación en estratos de altura (0 a 15 cm, 15 a 30 cm o superior a 30 cm) en la parcela de 0,5 m², para los nidos de *Pseudoleistes virescens* de las tres temporadas (n= 23). Los modelos están ordenados de acuerdo al menor valor según el Criterio de Información de Akaike (AICc). w : probabilidad de que un determinado modelo sea el de mejor ajuste, K: número de parámetros. Tamaño de muestra efectiva: 232. Los cálculos fueron realizados con el programa MARK (White & Burnham 1999).

Modelo	AICc	Δ AICc	w	K	Desvío
B0 + 15-30 + cortadera + pajonal	82,1399	0,0000	0,2251	4	73,9637
B0 + 15-30 + cortadera	82,9820	0,8421	0,1477	3	76,8768
B0 + 15-30 + cortadera + altura	83,3519	1,2120	0,1228	4	75,1757
B0 + 0-15 + 15-30 + cortadera	83,4812	1,3413	0,1151	4	75,3050
B0 + 15-30 + cortadera + altura + pajonal	84,0705	1,9306	0,0857	5	73,8050
B0 + 15-30 + 30 + cortadera	84,2175	2,0776	0,0796	4	76,0413
B0 + 15-30 + cortadera + paja colorada + pajonal	84,2242	2,0843	0,0794	5	73,9587
B0 + 15-30 + cortadera + visibilidad	84,4594	2,3195	0,0706	4	76,2832
B0 (DSR cte.)	85,0290	2,8891	0,0531	1	83,0116
Estación	86,9326	4,7927	0,0205	2	82,8802

Tabla 25. Comparación de modelos para asignar posibles efectos del avance de la temporada reproductiva (Estación), visibilidad media del nido, altura del nido, ambiente (pajonal o flechillar) y cobertura de paja colorada, de cortadera, de suelo desnudo (SD) y de vegetación en estratos de altura (0 a 15 cm, 15 a 30 cm o superior a 30 cm) en la parcela de 16 m², para los nidos de *Pseudoleistes virescens* de las tres temporadas (n= 23). Los modelos están ordenados de acuerdo al menor valor según el Criterio de Información de Akaike (AICc). w : probabilidad de que un determinado modelo sea el de mejor ajuste, K: número de parámetros. Tamaño de muestra efectiva: 232. Los cálculos fueron realizados con el programa MARK (White & Burnham 1999).

DISCUSIÓN

Como se mencionó en la introducción de este capítulo, los estudios de éxito de cría de comunidades de aves de pastizal son escasos (Warren 2001, Nack 2002, Azpiroz 2008). En esta tesis hallamos 12 especies de aves anidando, lo que se corresponde con la riqueza específica que nidifica en campos de Uruguay (Azpiroz 2008), en el Monte desértico de Argentina (Mezquida & Marone 2001) y en los pastizales de Norte América (Cody 1985), mostrando una vez más la baja riqueza de especies que alberga este ambiente.

El valor global de éxito aparente de cría hallado en este estudio (38,30 %) es inferior al reportado por Martin (1995) para más de 70 especies que anidan en el suelo en gramíneas o arbustos en sabanas de América del Norte, donde alcanza el 44 %. Sin embargo supera los valores encontrados por Azpiroz (2008) para aves que anidan en el suelo en pastizales de Uruguay (26 %) y el 24 % reportado por Aguilar y colaboradores (2008) para *Volatinia jacarina* (Emberizidae) en la sabana central de Brasil. El bajo éxito reproductivo de las aves de pastizal se atribuye principalmente a la mayor exposición de los nidos, a diferencia de las aves que anidan en huecos que suelen tener tasas de éxito que superan el 80 % (Ricklefs 1969, Martin 1995). La mayor causa de pérdida de nidos en los pastizales del Parque Tornquist se debe también a la depredación, como ya fuera postulado por Ricklefs (1969). En esta tesis se reporta una tasa de depredación del 48,15 %, similar al 48,8 % expuesto en la revisión de Martin (1993b) para aves de pastizal de Norte América y cercana al 53 % hallado por Azpiroz (2008).

El porcentaje de nidos abandonados coincide con el 11 % hallado para Uruguay (Azpiroz 2008) y está un poco por debajo de la tasa de abandono del 15,8 % reportada para nidos de *Pseudoleistes virescens* en General Lavalle, Provincia de Buenos Aires (Mermoz & Reboreda 1998). En el caso del abandono de nidos resulta interesante analizar la posibilidad de que este fenómeno resulte, al menos parte, influenciado por la actividad del investigador. La mayor proporción de nidos abandonados hallados en este estudio corresponden a *Nothura maculosa* y a *Cistothorus platensis*. La inambú común podría ser particularmente sensible a las visitas de seguimiento de nidos. En algunos casos, luego de descubrir el nido no se volvió a observar al adulto en la zona, a pesar del

cuidado por minimizar la interferencia con la actividad de cría. Castellanos (1931) relata que la especie parece ser muy sensible a la presencia humana, de manera que resulta importante tener en cuenta esta aparente sensibilidad para estudios futuros y tomar medidas al respecto, como aumentar el tiempo entre visitas a los nidos. Para la ratona aperdizada, sin embargo, este alto valor de abandono pudo haber sido casual ya que se hallaron muy pocos registros de nidificación de esta especie ($n= 3$) y sólo uno fue abandonado. Es interesante destacar que el abandono ocurrió en la etapa de construcción, cuando la decisión de abandonar el nido suele ser más frecuente ante un mínimo disturbio, ya que aún es poca la energía invertida. A medida que el ciclo reproductivo avanza, la tasa de abandono disminuye (Ricklefs 1969, Maddox & Weatherhead 2006).

El porcentaje de pérdida de nidos por causas climáticas debido a sorpresivas tormentas frías con granizo o también a un incendio ocurrido en enero del 2008, se corresponden con el valor del 4 % de los nidos que fracasaron por inundaciones en Uruguay (Azpiroz 2008). Ricklefs (1969) afirma que, si bien cuantitativamente la depredación tiene mayor incidencia en el éxito de cría, el efecto de las inclemencias climáticas resulta semejante en cuanto a su capacidad de destruir nidadas completas y de afectar la actividad reproductiva en cualquier momento del ciclo, a diferencia del parasitismo que ocurre entre la puesta y la incubación de los huevos o del abandono del nido que suele ser en etapas tempranas.

El seguimiento de nidos naturales no permitió detectar huevos o pichones pisados por caballos cimarrones u otros herbívoros, a diferencia de lo reportado por Temple y colaboradores (1999) quienes resaltan que gran parte de las pérdidas de nidos de aves que anidan en el suelo se debieron al pisoteo o al abandono del nido luego de que la vegetación que lo protegía fuera comida por el ganado.

Los valores de porcentajes de éxito de cría por especie abarcan un rango que va desde 0 hasta más del 60 %. Si bien los valores normales para aves de pastizal suelen ser menores al 30 % (Gochfeld 1979, Fraga 1983, Mermoz & Reboreda 1998, Haupt et al. 2008), varias especies superaron holgadamente este número, como es el caso de *Sicalis luteola*, con un porcentaje de éxito similar al 45,90 % hallado por Salvador y Salvador (1986) en Córdoba y muy por encima del 14 % hallado en pastizales de Uruguay

(Azpiroz 2008). Es interesante destacar que en este último sitio, los nidos de *Sicalis luteola* no estaban contruidos en pajonales de *Paspalum quadrifarium* como la mayoría de los hallados en esta tesis, sino que se encontraban sobre matas menos densas. *Nothura maculosa*, a pesar de su baja densidad de nidos, tuvo un éxito un poco superior al hallado por Azpiroz (2008). Poco se puede decir en el caso de *Embernagra platensis*, *Zenaida auriculata* o *Anthus correndera* que superaron también el 30 % de éxito pero con un número muy reducido de nidos hallados (n= 6, 4 y 5 respectivamente). La baja densidad de nidos de *Ammodramus humeralis* es similar a lo reportado por Azpiroz (2008) quien encontró seis nidos y ninguno resultó exitoso. Resulta extraño el bajo éxito reproductivo de *Zonotrichia capensis*, que contrasta con la aparente abundancia de la especie en la zona, sin embargo coincide con el 12,33 % hallado por Fraga (1983). El porcentaje de supervivencia de *Pseudoleistes virescens* se encuentra por encima de lo expuesto por Mermoz y Reboreda (1998) mientras que el éxito reproductivo de *Sturnella loyca* es comparable con los datos obtenidos por Azpiroz (2008) trabajando con dos congéneres, *S. defilippii* y *S. superciliaris*, ambas con éxitos de alrededor del 20 %. Gochfeld (1979) reporta apenas un 8 % de éxito de cría para esta especie en cercanías de Bahía Blanca, pero atribuye este alto nivel de fracaso a la interferencia de las actividades de monitoreo de nidos. Por otro lado, Cozzani y colaboradores (2004) reportan un 50 % de éxito para *S. defilippii* en pastizales a 30 km de la ciudad de Bahía Blanca.

La tasa de parasitismo hallada en este trabajo, coincide con los resultados de Freeman y colaboradores (1990) quienes encuentran una tasa del 7,7 % de parasitismo en otro ictérico (*Agelaius phoeniceus*) y también con Peer y colaboradores (2000) quienes reportan una tasa menor al 10 % para aves de pastizal en Illinois, ambos trabajando con *Molothrus ater* (tordo de cabeza marrón). Desde hace varios años *Molothrus bonariensis* ha ampliado su rango de distribución llegando hasta Norte América donde preocupa el impacto que podría tener sobre las aves endémicas (Ridgely & Tudor 1994, Kluza 1998). En Argentina, su éxito de cría no suele ser muy alto, excepto en el caso reportado por King (1973) quien encontró un 65 % de éxito en Tucumán. Fraga (1983) halló un 5,56 % de éxito en nidos de *Zonotrichia capensis* y Salvador (1984) un 6,45 % en un estudio con calandria grande (*Mimus saturninus*). Los nidos de *Zonotrichia capensis* y *Sturnella loyca* parasitados registrados en esta tesis fueron todos depredados, probablemente por ser especies asociadas al flechillar y tener sus nidos en sectores más

expuestos. De los tres nidos de *Sicalis luteola* parasitados, dos fueron depredados y en uno el pichón de *Molothrus bonariensis* murió en el nido mientras tres pichones de *Sicalis luteola* salieron exitosamente. Esta situación podría deberse a una alimentación inapropiada, posiblemente por diferencias en la dieta de su hospedador, que alimenta mayormente a sus pichones con semillas en vez de invertebrados (Salvador & Salvador 1986). Esto podría explicar también la menor tasa de parasitismo para esta especie, comparada con la frecuencia de parasitismo en *Zonotrichia capensis*, *Mimus saturninus* y *Pseudoleistes virescens* (Fraga 1983, Salvador 1984, Mermoz & Reboresda 1998). En esta última especie, se observó que el parasitismo por *Molothrus bonariensis* tiene una incidencia negativa sobre el éxito de cría, ya que los nidos parasitados produjeron menos pichones (Duré Ruiz et al. 2008). Sin embargo, trabajando con la misma especie, Mermoz y Reboresda (1998) observaron que si bien el 65 % de los nidos de *Pseudoleistes virescens* eran parasitados, su éxito no variaba con respecto a los nidos no parasitados por *Molothrus bonariensis*.

Es interesante destacar que la especie que presentó mayor cantidad de nidos (74) no fue parasitada. *Hymenops perspicillatus* ubica sus nidos en sitios similares a los utilizados por *Sicalis luteola* y por *Pseudoleistes virescens* (que sí fueron parasitados) y alimenta a sus pichones con insectos, como también requiere el parásito. Se conocen al menos 13 especies de la familia Tyrannidae que son parasitadas por *Molothrus bonariensis* en Argentina (de la Peña 2005) y unas 37 especies en América (Lowther 2009). Este último registro incluye una cita que reporta parasitismo de *Molothrus bonariensis* en *Hymenops perspicillatus* (Friedmann & Kiff 1985). Es posible que *Molothrus bonariensis* tenga dificultad para hallar los nidos de aves de pastizal debido a la estructura de la vegetación y al comportamiento críptico de las especies que allí nidifican. Por otro lado, el bajo valor de éxito reproductivo de los tordos podría deberse a que ciertas aves de pastizal reconocen los huevos del parásito y los remueven del nido rápidamente. Esto dependerá en parte de si ambas especies (tordo-hospedador) han tenido una larga historia evolutiva juntas que podría haberles permitido ser selectivas y reconocer los huevos propios de los ajenos (Peer et al. 2000). Es importante tener en cuenta, que el intervalo entre visitas a los nidos (cada tres días aproximadamente) pudo haber enmascarado algún evento de parasitismo que fuera descubierto y neutralizado tempranamente por los hospedadores. Finalmente, la relevancia del efecto del parasitismo por *Molothrus bonariensis* sobre las aves de pastizal resulta un punto de

discusión interesante. Fraga (1983) considera bajos valores de parasitismo comparables a los hallados en esta tesis, sin embargo sus efectos podrían resultar significativos en el caso de especies poco abundantes, sobre todo si ocurren en combinación con otros factores que reduzcan el éxito de cría.

Los resultados del análisis de la totalidad de los nidos mostraron que los nidos fallidos se diferenciaban de los exitosos por encontrarse en los sitios con mayor cobertura de suelo desnudo y del estrato menor de vegetación. Esto resulta en una mayor exposición de los nidos, que además tuvieron un valor de visibilidad tres veces superior al de los nidos exitosos. Se propone que la selección del sitio donde anidar no es aleatoria (Martin 1998, Clark & Shutler 1999, Chase 2002, Davis 2005) sino que está influenciada en gran parte por la posibilidad de ocultar el nido (Weidinger 2002) para no exponerlo a los depredadores (Schmidt et al. 2001a). Muchos autores han intentado determinar la clave que conduce al éxito de nidificación (Nack 2002, Stephens et al. 2003, Britschgi et al. 2006, Khoury et al. 2009) y Martin (1995) postuló que esta clave es el sitio donde se construye el nido, aún por encima de la disponibilidad de alimento. Esto se corresponde con lo observado por Aguilar y colaboradores (2008) en el centro de Brasil, donde los nidos de un embericido de pastizal se ubican preferentemente en sitios complejos, con mayor altura de la vegetación circundante y mayores chances de pasar inadvertidos. Martin (1998) reporta que los nidos exitosos se ubican en microhábitats seleccionados más que lo esperado por azar y postula que la decisión del sitio de anidación es el resultado de procesos de selección natural. Otros autores (Chase 2002, Khoury et al. 2009) coinciden en que la preferencia actual de ciertos microhábitats para anidar es el resultado de la selección natural mediada por la depredación de nidos.

En cuanto al posible patrón de éxito o fracaso de los nidos parasitados, si bien el número de nidos fue escaso ($n=17$), se observó que su éxito se asocia principalmente a la estructura de la vegetación donde se construyó el nido, estando los nidos exitosos en los sitios más protegidos, a mayor altura y con mayor cobertura de vegetación del estrato superior a los 30 cm y de *Paspalum quadrifarium*. Mermoz y Rebores (1998) observaron que la falla de los nidos también estaba asociada a la estructura vegetal seleccionada para construirlo. Estos autores reportan que los nidos realizados sobre cardos exóticos (*Cynara cardunculus* y *Carduus* spp.) tuvieron una supervivencia tres

veces menor que los nidos construidos sobre vegetación nativa como *Cortaderia selloana* y *Juncus acutus*.

El análisis de supervivencia de todos los nidos para las tres temporadas consideradas en esta tesis mostró que existe un efecto del avance de la estación reproductiva que resulta en una disminución del éxito de cría a medida que progresa la temporada de nidificación (Verhulst et al. 1995). Este menor éxito hacia el final de la temporada ya había sido observado en aves del Monte desértico en la provincia de Mendoza por Mezquida y Marone (2001). El análisis sin los nidos de *Hymenops perspicillatus*, sin embargo, mostró un mejor ajuste para un modelo de supervivencia constante, por lo que esta especie podría ser particularmente sensible al efecto de estación. Mezquida y Marone (2001) explican el cambio temporal en la tasa de depredación de los nidos postulando que podría existir una vulnerabilidad especial de ciertas especies a los depredadores y a la variación en el ensamble de aves que anidan al comienzo y al final de la temporada. En los pastizales del Parque Tornquist no se observa un recambio evidente entre especies que nidifican en distintos momentos de la temporada reproductiva. Esta variación en la supervivencia podría explicarse, alternativamente, por una disminución de la disponibilidad de alimento hacia los meses de verano (Hochachka 1990) que afectaría las necesidades de comida de los adultos y de los pichones que aún son alimentados por sus padres. De todos modos, es probable que la principal causa de la variación en la supervivencia durante la temporada de cría tenga que ver con un aumento en la densidad y/o en la actividad de depredadores como zorros, zorrinos, hurones y peludos, cuya época de parición coincide con la temporada de cría de las aves (Canevari & Vaccaro 2007) al igual que con la abundancia de los ofidios, que nacen entre diciembre y marzo aproximadamente (Giambelluca 2001). Cuando este análisis se realizó para cada temporada por separado, sólo los nidos del último año (2007-2008) mostraron un fuerte efecto de estación, mientras las dos primeras temporadas parecen asociarse a una tasa de supervivencia constante. Teniendo en cuenta que para la última temporada la densidad de caballos cimarrones en el área de estudio se había reducido significativamente como resultado de acciones de manejo, es probable que esta situación refleje el efecto de una recuperación incipiente de la vegetación que implicara la reducción en la visibilidad de los nidos hacia el final de la temporada, luego de las lluvias de verano.

Las variables más frecuentemente asociadas a la variación en la supervivencia de los nidos fueron la visibilidad promedio, el tipo de ambiente en que se hallaban (pajonal o flechillar), el porcentaje de cobertura de suelo desnudo y del estrato más bajo de vegetación. Los nidos fallidos se hallaban fundamentalmente en flechillares y en sitios de alta visibilidad y predominio de vegetación baja y de suelo desnudo. Comparativamente resultaba mucho más seguro anidar en pajonales con alta cobertura del estrato superior de vegetación. Como se dijo anteriormente, los sitios con mayor densidad herbácea brindan un ambiente más protegido, cubriendo al nido no sólo de los depredadores sino también de las inclemencias climáticas (Paton 1994). Warren (2001) reporta que los nidos de aves de pastizal en Virginia también se ubican en sitios con escasa cobertura de suelo desnudo y mayor densidad vertical de la vegetación, sin embargo la autora no encontró diferencias significativas en el éxito de cría en función de estas variables.

En el caso particular de *Hymenops perspicillatus*, la supervivencia de nidos se asoció principalmente a la cobertura del estrato más alto de vegetación y de paja colorada, y también a la visibilidad media del nido, siendo éstas las principales variables con efectos sobre la supervivencia de huevos y pichones. Sólo esta especie mostró un efecto de estación, con una disminución del éxito de cría al avanzar la temporada reproductiva, mientras que *Sicalis luteola* y *Pseudoleistes virescens* tuvieron un mejor ajuste con una tasa de supervivencia constante. Esta diferencia puede haber surgido en *Pseudoleistes virescens* a causa de los pocos nidos incluidos en el análisis (n= 23). En el caso de *Sicalis luteola*, es probable que al alimentar a los pichones principalmente con semillas (Salvador & Salvador 1986) no se vea afectado por una disminución en la disponibilidad de alimento sobre el final de la estación reproductiva (Hochachka 1990), además esta fue una de las especies con menor tasa de depredación. Continuando con el patrón observado para la generalidad de los nidos, *Sicalis luteola* mostró una asociación negativa de la supervivencia de nidos con la cobertura del estrato menor de vegetación y con la visibilidad media y una asociación positiva con la cobertura del estrato superior y de paja colorada (Isacch & Martínez 2001). Las asociaciones negativas entre el éxito de cría y la cobertura de los estratos más altos de vegetación y de cortadera mostradas en el análisis de *Pseudoleistes virescens* y que parecen contradecir el patrón general detectado en esta tesis podrían responder a que el porcentaje de cobertura del estrato superior resultó prácticamente igual en los nidos exitosos y fallidos (70,62 % y 71 %

con n= 8 y 15 respectivamente). Comparatore y colaboradores (1996) reportan el mismo comportamiento para el pico de plata, el misto y el pecho amarillo, afirmando que anidan en pastizales altos de paja colorada y se alimentan en pastizales altos, bajos o en zonas palustres. En el área de estudio, las tres especies seleccionaron los pajonales cercanos a los arroyos. Según la clasificación de Vickery y colaboradores (1999a), sólo *Sicalis luteola* sería una especie obligada de pastizal, mientras *Hymenops perspicillatus* y *Pseudoleistes virescens* deberían considerarse especies facultativas. Sin embargo, Comparatore y colaboradores (1996) definen a estas tres especies como ecotonales, ya que utilizan pastizales altos para anidar, descansar y refugiarse y parches de pastos cortos para alimentarse, resaltando la mayor plasticidad de *Sicalis luteola* que ocasionalmente se alimentaba en campos cultivados (Salvador & Salvador 1986). Lo mismo ocurrió en los pastizales del norte de Uruguay (Azpiroz & Blake 2009) donde esta especie fue registrada en cuatro ambientes diferentes: pastizal nativo pastoreado principalmente por venado de las pampas (*Ozotoceros bezoarticus*), pastizal nativo con pastoreo por ovejas, pasturas implantadas y campos cultivados, estando presente en estos últimos en menor proporción (Azpiroz & Blake 2009). Probablemente habría que revisar la condición de esta especie en el resto de su amplia distribución para confirmar si se trataría de una especie estricta de pastizal o si debería clasificársela entre las aves facultativas, es decir, aquellas que no dependen completamente de este ambiente (Vickery et al. 1999a).

Es interesante observar que las especies con mayor abundancia de nidos y con tasas de supervivencia exitosas como *Hymenops perspicillatus* y *Sicalis luteola* se encuentran asociadas a los pajonales de *Paspalum quadrifarium*. Estos manchones de pajonal que bordean los arroyos se encuentran tanto en sectores pastoreados como en sitios donde prácticamente no ingresa el ganado, debido a que no se trata de una gramínea elegida por los herbívoros. Estas especies podrían así mantener niveles saludables de éxito de cría independientemente del grado de pastoreo a su alrededor, aunque restaría confirmar el posible efecto del entorno sobre la supervivencia de los pichones una vez que abandonan el nido.

Otro conjunto de especies fueron detectadas en densidades reproductivas tan bajas que no permitieron analizar su éxito individual, resultando su escasez un signo de advertencia en sí mismo. En estos casos es importante determinar si lo reducido de su

abundancia es natural o si representan un síntoma de procesos de retracción poblacional. Este es el caso de algunas especies obligadas de pastizal como *Nothura maculosa*, *Cistothorus platensis*, *Anthus correndera*, *Ammodramus humeralis*, *Embernagra platensis*, *Sicalis lebruni* y *Sturnella loyca*, todas con menos de diez nidos registrados durante tres temporadas. Distinta resulta la situación de las especies facultativas de pastizal como *Hymenops perspicillatus*, *Zonotrichia capensis*, *Molothrus bonariensis* y *Pseudoleistes virescens*, de las cuales se hallaron entre 17 y 74 nidos durante este estudio y cuya situación de conservación podría resultar menos comprometida en función de su capacidad de aprovechar múltiples recursos de hábitat, como ocurre con el chingolo o el pecho amarillo (Zalba 2001).

Los resultados obtenidos hasta aquí refuerzan la idea de que la depredación resulta la principal causa de fracaso en los nidos de aves de pastizal y arbustal, como ya había sido señalado por numerosos autores (Martin 1993a, Mezquida & Marone 2001, Nack 2002, Azpiroz 2008) y que la estructura de la vegetación asociada a los nidos determina la magnitud de este impacto. Así los parches sometidos a pastoreo intensivo serían los más afectados por modificar la estructura vegetal y dejar los nidos más vulnerables (Ammon & Stacey 1997, Temple et al. 1999). Por otro lado, se sabe que los sectores de borde generan ambientes propicios para la actividad de depredadores oportunistas (Gates & Gysel 1978). En el próximo capítulo se analizan variaciones en el éxito de cría en sectores sujetos a distinta intensidad de pastoreo y se evalúa el efecto de borde desde áreas sobrepastoreadas hacia pastizales en mejor estado de conservación.

CAPÍTULO 3

EFECTO BORDE Y DEPREDACIÓN DE NIDOS

INTRODUCCIÓN

Diversos autores proponen que gran parte de la declinación poblacional que han sufrido las especies de aves neotropicales se debe principalmente a la pérdida y fragmentación del hábitat original (Vickery et al. 1999a, Askins 2007). La depredación de nidos parece ser uno de los mecanismos más importantes de mortalidad asociados a estos cambios en el ambiente (Ricklefs 1969, Martin 1993a). Es conocido el efecto del pastoreo sobre la dinámica de poblaciones de aves de pastizal. Bowles (1993) postula que el efecto del pastoreo sobre la estructura vertical y horizontal de la vegetación determinará la selección de hábitats, la abundancia y distribución de las aves de pastizal. Ammon y Stacey (1997), por ejemplo, muestran que la actividad del ganado disminuye los sitios disponibles para anidar y aumenta el riesgo de depredación por exponer más los nidos y modificar la estructura vegetal y con ello a la comunidad de depredadores. Por otro lado, las unidades de vegetación natural de las que dependen numerosas especies de aves al momento de la reproducción se encuentran expuestas a intensos procesos de fragmentación que resultan en relictos rodeados por una matriz de actividades productivas. Los efectos negativos del pastoreo podrían extenderse más allá de las áreas destinadas a la ganadería, permeando al interior de remanentes contiguos de pastizales en buen estado de conservación y condicionando de este modo su valor para la conservación de las comunidades de aves asociadas.

Distintos estudios indican que el impacto de la depredación resulta más intenso en los bordes de los fragmentos (Gates & Gysel 1978) y podría explicar la disminución particularmente marcada de las especies de aves que crían en paisajes fragmentados (Chalfoun et al. 2002a).

Los bordes han sido definidos por Gates y Gysel (1978) como los sectores donde ocurre un cambio abrupto en la estructura vegetal entre hábitats adyacentes, o según Faaborg y colaboradores (1995) como los sitios de unión entre dos ambientes diferentes. Se ha postulado que el hábitat de borde alberga una mayor abundancia y riqueza de depredadores de nidos, además de mayores tasas de parasitismo de cría (Gates & Gysel 1978, Johnson & Temple 1990, Chalfoun et al. 2002a). El término “efecto de borde” se utiliza de manera genérica para hacer referencia al impacto negativo asociado a estos ambientes. Su intensidad depende en gran medida de las características de los bordes, es

decir, de la magnitud del contraste entre uno y otro lado, y del paisaje que lo rodea (Saracco & Collazo 1999, Chalfoun et al. 2002b). No se han observado cambios significativos en la tasa de depredación de nidos ubicados en los bordes entre ambientes naturales, por ejemplo: río-bosque o dos bosques con diferentes especies de árboles dominantes (Saracco & Collazo 1999). Distinto es lo que ocurre en el caso de los contrastes más notables producidos por el hombre, como por ejemplo en el límite entre un bosque y un campo cultivado o una pastura, donde la reducción del éxito de cría en la zona de borde resulta altamente significativa (Petrini et al. 1997, Winter et al. 2000, Willson et al. 2001, Estrada et al. 2002, Hoover et al. 2006).

El efecto de borde se extiende distancias variables hacia el interior de los fragmentos, de manera tal que su impacto global sobre la depredación de nidos en un remanente de vegetación dependerá además del tamaño de dicha unidad de paisaje. En consonancia con esto, numerosos estudios han mostrado que los parches pequeños albergan menor densidad de aves y que éstas exhiben menor éxito reproductivo cuando se los compara con parches mayores o con áreas continuas (Wilcove 1985, Andrén 1992, Paton 1994, Wilson et al. 1998, Yahner & Mahan 1999, Herkert et al. 2003).

La mayoría de los estudios sobre fragmentación y efecto de borde se refieren a ecosistemas forestales (Andrén 1992, Paton 1994, Donovan et al. 1997, Saracco & Collazo 1999, Söderström 1999, Chalfoun et al. 2002b, Githiru et al. 2005, Hoover et al. 2006), siendo escasos los trabajos que evalúan los efectos de este fenómeno sobre pastizales (Herkert et al. 2003, Renfrew et al. 2005). Sin embargo, las características relictuales de los pastizales naturales refuerzan la necesidad de considerar el impacto potencial del contacto de estos remanentes de vegetación natural con áreas transformadas para la agricultura, la ganadería o la urbanización.

La identidad de los depredadores que utilizan la zona de borde y su capacidad de movimiento dentro de los parches resultan determinantes de la intensidad de su efecto sobre las tasas de depredación de nidos (Andrén 1992, Chalfoun et al. 2002a). Los depredadores de nidos varían entre hábitats y cada especie puede tomar más o menos importancia dependiendo del ambiente donde se encuentre (Donovan et al. 1997). Willson y colaboradores (2001) observaron en Chile que en las zonas de pasturas el principal depredador de nidos artificiales era *Milvago chimango*, mientras los roedores

depredaban principalmente en el interior de bosques. En el Monte mendocino Mezquida y Marone (2002) atribuyen la mayoría de las pérdidas de nidos a las aves. Otros autores encuentran que la mayoría de los eventos de depredación en zonas de pastizales de Estados Unidos son debidos a mamíferos como el zorrino (*Mephitis mephitis*), el zorro colorado (*Vulpes vulpes*), el mapache (*Procyon lotor*), la ardilla de trece líneas (*Spermophilus tridecemlineatus*) y algunos le adjudican las depredaciones de nidos también a las víboras (Bergin et al. 1997, Winter et al. 2000, Renfrew & Ribic 2003, Renfrew et al. 2005). En general, los estudios sobre depredadores se han realizado en Norte América, siendo especies diferentes a las que habitan nuestros pastizales. Sin embargo, su cercanía taxonómica con especies locales nos lleva a suponer que algunas de las especies, como zorros, zorrinos, comadrejas, etc., podrían estar jugando roles similares en los pastizales pampeanos.

Con frecuencia se asume que los sitios que muestran una mayor abundancia de aves son los hábitats preferidos y por este motivo deberían ser de buena calidad (Cody 1985). Sin embargo, la densidad de aves puede no reflejar una preferencia por ese sitio o la aptitud de un cierto lugar (Martin 1998) y así, un remanente de pastizal en buen estado de conservación, aún cuando estuviera asociado a un ensamble de aves abundante y rico en especies, podría tener un bajo valor de conservación en función del efecto de borde desde la matriz que lo rodea. Gates y Gysel (1978) introducen el término “trampa ecológica” para referirse a sectores que *a priori* aparecen como aptos para la sobrevivencia de poblaciones de aves. Las especies percibirían estos sitios como apropiados para anidar, sin embargo, la acción de depredadores oportunistas asociados a los bordes podría volverlos poco seguros convirtiéndolos en áreas sumidero con altas tasas de mortalidad (Gates & Gysel 1978, Johnson & Temple 1990). El estudio del alcance y la intensidad del efecto de borde sobre el éxito de cría de las aves de pastizal permitiría avanzar en el conocimiento de las áreas mínimas necesarias para su efectiva conservación.

En este capítulo se comparan las tasas de depredación de nidos en zonas con diferentes intensidades de herbivoría, desde pastoreo intenso hasta pastoreo moderado o nulo y cambios en la depredación en respuesta al retiro de caballos cimarrones, los principales herbívoros presentes en la reserva, tomando como referencia datos históricos correspondientes a situaciones de máxima densidad de caballos (Cozzani 2002). Se

estudia también el posible efecto de borde desde áreas intensamente pastoreadas hacia pastizales adyacentes en mejor estado de conservación y se avanza en la identificación de los principales grupos de depredadores involucrados.

Hipótesis y predicciones

H₁. La tasa de nidos artificiales no depredados es mayor en sectores sin herbivoría o con baja densidad de caballos.

P₁. El porcentaje de nidos artificiales depredados será mayor en las zonas de pastoreo intenso.

H₂. La tasa de depredación de nidos artificiales en zonas no pastoreadas aumenta con la proximidad a sectores sometidos a actividad ganadera.

P₂. El porcentaje de huevos artificiales rotos, marcados o ausentes será mayor en proximidad de zonas pastoreadas.

MÉTODOS

Depredación de nidos en pastizales en buen estado vs. zonas pastoreadas

Se seleccionaron para estos muestreos dos sectores con pastoreo intensivo (PI I y PI II) y dos sectores con pastizal en buen estado (PM y Clausura). Se dispusieron dos transectas de 100 m al azar en cada sector, colocando sobre cada una de ellas ocho huevos de codorniz (*Coturnix coturnix japonicus*) y dos de plastilina cada 10 m, totalizando diez nidos artificiales por transecta. Los huevos se manipulaban con guantes de látex y se disponían debajo de matas o de arbustos imitando puestas de nidos de aves de pastizal (Figura 13). Los huevos de codorniz han sido utilizados en ensayos con nidos artificiales en la zona de muestreo por considerarlos buenos modelos para reflejar lo que sucede con las aves de pastizal dado que sus dimensiones se asemejan a las de los huevos de aves que nidifican en el PPET (Zalba & Cozzani 2004, de la Peña 2005). Los huevos de plastilina se utilizaron para detectar las marcas de posibles depredadores y se moldearon utilizando guantes de látex para no impregnarlos con olores que pudieran modificar el comportamiento de los depredadores. Para simular el color de los huevos de aves que nidifican en el suelo se seleccionó plastilina de color crema y marrón mezcladas para dar una coloración marmolada.



Figura 13. Nidos artificiales ubicados en la zona de clausura (izquierda) y de pastoreo intensivo (derecha). En cada uno de ellos se colocó un huevo de codorniz o de plastilina debajo de matas o arbustos de modo de simular la disposición de los nidos de aves que anidan en el suelo.

Las transectas se recorrían cada tres o cuatro días para registrar el número de huevos rotos o removidos, hasta totalizar unos 15 días, que es aproximadamente el tiempo de incubación en nidos de aves de pastizal (de la Peña 2005, Capítulo 1 de esta tesis). Se asumió que un nido había sido depredado cuando se hallaron restos de huevos de codorniz, marcas en los huevos de plastilina o el nido vacío. Los huevos de plastilina se colectaron para comparar las marcas dejadas por los depredadores con otras provocadas sobre huevos similares mediante el uso de cráneos de mamíferos. Lo mismo se hizo con los restos de cáscaras, cuyas marcas fueron comparadas con las de una colección de referencia tal como se describe más adelante en esta sección.

Se caracterizó la vegetación circundante a cada nido mediante la estimación del porcentaje de cobertura en tres estratos: de 0 a 15 cm, de 15 a 30 cm y a más de 30 cm de altura sobre el suelo; el porcentaje de cobertura de especies leñosas (*Mimosa rocae* y *Discaria americana*, principalmente) y el porcentaje de cobertura de suelo desnudo. Estas variables se estimaron en dos parcelas de 0,5 y 16 m², centradas en cada huevo. Los datos se tomaron luego de los 15 días que duró el ensayo de manera de minimizar el impacto del observador en el sitio donde se encontraba el nido.

El porcentaje de nidos no depredados se comparó mediante un análisis de varianza de dos factores (Sokal & Rohlf 1981) considerando las zonas y los años de muestreo. Se agruparon los datos de las temporadas 2006 y 2007 para contrastarlos con valores correspondientes al año 2000, cuando la densidad de caballos en el área resultaba casi la máxima (Cozzani 2002). Las zonas también fueron agrupadas, tomando los datos de los dos sectores de PI por un lado y de Clausura junto con PM por el otro. Con respecto a los datos de vegetación, se realizaron contrastes de Scheffé con aquellas variables que cumplieron el supuesto de homocedasticidad de Bartlett y cuyos análisis de varianza arrojaron resultados significativos. Las variables no homocedásticas se analizaron con el test de Kruskal-Wallis para datos no paramétricos (Sokal & Rohlf 1981).

Efecto borde desde zonas pastoreadas hacia flechillares

Para estudiar el efecto de borde desde las zonas pastoreadas hacia el interior del pastizal se llevaron a cabo experimentos con nidos artificiales de manera de estimar la tasa de

depredación de huevos a diferentes distancias de los sitios pastoreados. Estos muestreos se realizaron durante los meses de octubre de 2005, 2006 y 2007.

En el año 2005 el ensayo se realizó en una zona clausurada a los caballos cimarrones y en la zona de pastoreo moderado (PM), ambas separadas por alambrados de ambientes intensamente pastoreados (PI). En los años siguientes los muestreos se realizaron en un sector del PPET conocido como La Toma, ya que allí se daba un contraste más notorio entre las zonas pastoreadas y el pastizal natural (Figura 14). La descripción detallada de todas las zonas de trabajo se presenta en la sección Área de Estudio de esta tesis. En el año 2005, en la zona libre de herbívoros y en la de pastoreo moderado se dispusieron sendas series de transectas a 5, 15, 50, 100 y 150 m del borde con los sectores intensamente pastoreados. En el año 2006 y 2007 se agregó una transecta más a 1 m de distancia del borde, totalizando así seis transectas por serie. Las transectas tenían una longitud de 100 m y cada 10 m se colocó un huevo de codorniz o de plastilina (ocho de codorniz y dos moldeados con plastilina).



Figura 14. Sector de borde en el lote La Toma (PPET) donde se observa el marcado contraste entre la zona pastoreada y el pastizal natural a cada lado del alambrado que limita el parque con un campo vecino.

Se siguió el mismo procedimiento explicado en la sección anterior para el monitoreo de los nidos artificiales. Se estimó además la visibilidad de los huevos colocados en las transectas caminando desde los cuatro puntos cardinales hacia el nido y tomando la

medida desde la cual el huevo podía ser visto con nitidez. Estos cuatro valores fueron promediados para obtener un único valor de visibilidad para cada huevo.

Mediante análisis de Kruskal-Wallis se evaluó si existían diferencias en los porcentajes de depredación entre las zonas. Se calculó el porcentaje de huevos depredados por transecta y se realizaron análisis de regresión simple para evaluar cambios en la tasa de depredación en función de la distancia desde el borde. Mediante pruebas t de diferencia de medias se compararon los valores de visibilidad de los nidos artificiales no depredados y depredados por transecta para todas las zonas. Por otro lado, los datos de cobertura vegetal, de suelo desnudo y de especies leñosas se compararon entre nidos no depredados y depredados mediante pruebas t para todas las zonas agrupadas en ambas escalas de estudio.

Efecto borde desde zonas pastoreadas hacia pajonales

En octubre de 2007 se realizaron ensayos de depredación de nidos artificiales en pajonales de borde de arroyo rodeados por áreas de pastizal bajo pastoreo intensivo para evaluar el posible efecto de borde sobre estos ambientes dominados por *Paspalum quadrifarium*. Se seleccionaron para eso tres arroyos y en cada uno de ellos se colocaron dos series de tres transectas paralelas: una en el sector pastoreado y las otras dos a 50 cm y 2 m hacia el interior del pajonal, en dirección al arroyo. Las transectas tenían una longitud de 70 m, y sobre cada una de ellas se colocaron seis huevos de codorniz y uno de plastilina, separados por distancias de 10 m. Los huevos de la zona pastoreada se colocaron en el suelo, bajo alguna mata de pasto o arbusto, simulando un nido natural de aves que anidan en el suelo. Para simular nidos en las matas altas de paja colorada se utilizaron copas de plástico transparente del tamaño y forma de copas de sidra tapizadas con pajitas y en cada una se colocó un huevo de codorniz o de plastilina. Cada nido se dispuso en el centro de la mata de paja colorada (Figura 15). Las transectas se recorrieron en intervalos de dos a cuatro días, estimando el porcentaje de remoción o rotura de huevos. Transcurridos los 15 días de duración del ensayo se registraron los datos del porcentaje de cobertura vegetal a alturas de 0 a 15 cm, entre 15 y 30 cm y por encima de los 30 cm, el porcentaje de cobertura de especies leñosas, de paja colorada, falsa carda y cortadera y el porcentaje de cobertura de suelo desnudo y estiércol, en parcelas de 0,5 m² centradas en los nidos artificiales. Se realizó una prueba

t para evaluar las diferencias en las tasas de depredación entre el sector pastoreado y el pajonal. Mediante análisis de varianza se compararon las tasas de depredación entre las transectas ubicadas a distintas distancias del borde. Se utilizaron análisis de varianza también para comparar las transectas en términos de las variables de hábitat medidas. Los valores de algunas variables debieron ser transformados para cumplir con el supuesto de homocedasticidad y aquellas que no cumplieron con este requerimiento se analizaron mediante el test no paramétrico de Kruskal-Wallis.



Figura 15. Huevo de plastilina (izquierda) y de codorniz (derecha) colocados sobre una copa cubierta de pastos para simular nidos de aves de pastizal en matas altas de paja colorada (*Paspalum quadrifarium*).

Identificación de depredadores de nidos

Con el objetivo de identificar las especies de depredadores responsables de la remoción de huevos se preparó una colección de referencia a partir de las marcas dejadas sobre huevos de codorniz ofrecidos a ejemplares en cautiverio en el Zoológico Municipal de Bahía Blanca. Las especies seleccionadas fueron aquellas cuya distribución natural abarca el PPET, como es el caso del zorro gris (*Lycalopex gymnocercus*), el zorrino común (*Conepatus chinga*), el hurón menor (*Galictis cuja*) y aves rapaces como chimangos (*Milvago chimango*) y caranchos (*Polyborus plancus*). La colección de referencia se completó con restos de huevos de codorniz ofrecidos a ejemplares de peludo (*Chaetophractus villosus*) criados en el Bioterio del Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia de la Universidad Nacional del Sur. Todos estos ensayos se realizaron durante los meses de invierno del año 2005. Se tomaron fotografías de los

restos de cáscara de huevo dejados por los distintos depredadores para compararlos con las evidencias halladas en el campo (Figura 16).



Figura 16. Hurón menor (A) y zorrino común (B) comiendo huevos de codorniz entregados en el Zoológico Municipal de Bahía Blanca. C y D: huevos de codorniz luego de ser consumidos por estos mamíferos, respectivamente.

El análisis de las marcas y de los restos de cáscara de los huevos de las transectas permitió agrupar a los posibles depredadores en macromamíferos, micromamíferos, aves, ofidios y depredadores no identificados. En ocasiones la rotura se atribuyó a causas distintas de la depredación, como el pisoteo. Los huevos no hallados se clasificaron como ausentes. Se comparó la importancia relativa de los distintos grupos de depredadores para cada zona y cada año de muestreo mediante análisis de componentes principales (Legendre & Legendre 1998). Para este análisis, los valores de porcentajes de depredación por transecta se transformaron aplicando el arcoseno de la raíz cuadrada.

RESULTADOS

Depredación de nidos en pastizales en buen estado vs. zonas pastoreadas

A diferencia de los antecedentes conocidos para la zona en el año 2000 (Zalba & Cozzani 2004), no se registraron durante las temporadas reproductivas de 2006 ni de 2007 diferencias significativas en la tasa de depredación de nidos artificiales en sectores sometidos a pastoreo intensivo respecto de áreas con pastoreo moderado o nulo ($F=3,98$; $p>0,09$) (Tabla 26).

Nidos no depredados (%)		
2000	Clausura	87,5
	PI	30
2006	Clausura	70
	PM	25
	PI I	85
	PI II	70
2007	Clausura	85
	PM	90
	PI I	80
	PI II	65

Tabla 26. Porcentajes de nidos no depredados en zonas sujetas a distinta intensidad de pastoreo durante los años 2000 (tomado de Cozzani & Zalba 2003), 2006 y 2007 (resultados de esta tesis). PI: zona de pastoreo intensivo en el año 2000; PI I y PI II: zonas de pastoreo intensivo y en los dos sitios de muestreo (I y II) en los dos años (2006 y 2007); PM: zona de pastoreo moderado.

El análisis de varianza de dos factores entre las zonas y los años comparados para el número de nidos no depredados, mostró una interacción altamente significativa ($F=16,85$; $p<0,01$), por lo que se realizaron dos análisis simples separados por zona. La diferencia entre el número de nidos no depredados en las zonas de clausura y pastoreo moderado resultó marginalmente significativa ($F=5$; $p<0,066$) siendo menor en el ensayo del año 2006. Al realizar esta comparación para los sectores de pastoreo intensivo, la diferencia resultó altamente significativa ($F=11,85$; $p<0,01$) mostrando una mayor tasa de nidos no depredados en los últimos dos años.

Los análisis de varianza de dos factores (zonas y años) con los datos de porcentaje de cobertura vegetal y de suelo desnudo muestran en todos los casos una interacción significativa ($p < 0,02$) por lo que se debieron tratar por separado los efectos de las zonas y del tiempo. Debido a esto se realizaron análisis particulares para las dos zonas definidas (PI vs. Clausura y PM) en cada uno de los años considerados (2000, 2006 y 2007). Los análisis para los valores promedio de porcentaje de cobertura vegetal del estrato de 0 a 15 cm muestran diferencias entre los años, tanto en las zonas de clausura y pastoreo moderado ($F = 78,05$; $p < 0,001$) como en los sectores de pastoreo intensivo ($F = 13,35$; $p < 0,001$) (Tablas 27 y 28). El porcentaje de cobertura vegetal del estrato de 15 a 30 cm resultó no homocedástico en ambas zonas, aún luego de la transformación, por lo que estos datos se analizaron con el test no paramétrico de Kruskal-Wallis. Con este análisis, la clausura y la zona de pastoreo moderado así como las zonas de pastoreo intensivo mostraron diferencias altamente significativas para los tres años en este estrato de altura ($X^2 = 12,642$; $p < 0,002$ y $X^2 = 16,578$; $p < 0,001$ respectivamente). Los valores de cobertura vegetal del estrato superior en el área de clausura y pastoreo moderado debieron transformarse a la raíz cuadrada para que cumplan con el supuesto de homocedasticidad de Bartlett. Luego de dicha transformación, se realizó un anova simple para estas zonas que reveló diferencias altamente significativas ($F = 130,45$; $p < 0,001$) mostrando que existen diferencias entre los años 2000, 2006 y 2007 en la cobertura del estrato superior a los 30 cm. El porcentaje de cobertura de este estrato en las zonas de pastoreo intensivo mostró una diferencia altamente significativa entre años ($X^2 = 23,94$; $p < 0,001$). El análisis de la cobertura de suelo desnudo mediante el test de Kruskal-Wallis en las zonas de clausura y de pastoreo moderado así como en las de pastoreo intensivo arrojó diferencias altamente significativas entre los tres años de estudio ($X^2 = 31,27$; $p < 0,001$ y $X^2 = 38,11$; $p < 0,001$ respectivamente) (Tablas 27 y 28).

	% de cobertura vegetal en estratos de altura (cm)			Suelo desnudo
	<15	15-30	>30	
2000	17,22	16,18	64,41	2,09
2006	61,75	26,88	5,25	6,25
2007	42,13	28,00	20,88	10,63
Estadístico	F= 78,05**	X ² = 12,64**	F= 130,45**	X ² = 31,27**

Tabla 27. Valores promedio del porcentaje de cobertura vegetal y de suelo desnudo en parcelas de 16 m² en los años 2006 y 2007 y de 4 m² en el año 2000, en las zonas de clausura y de pastoreo moderado.

	% de cobertura vegetal en estratos de altura (cm)			Suelo desnudo
	<15	15-30	>30	
2000	80,88	8,53	7,47	3,09
2006	82,88	4,13	2,13	11,75
2007	66,00	9,88	11,88	16,13
Estadístico	F= 13,35**	X ² = 16,58**	X ² = 23,94**	X ² = 38,11**

Tabla 28. Valores promedio del porcentaje de cobertura vegetal y de suelo desnudo en parcelas de 16 m² en los años 2006 y 2007 y de 4 m² en el año 2000, en las zonas de pastoreo intensivo. **: diferencias altamente significativas (p< 0,01).

Se realizaron contrastes de Scheffé a posteriori para los porcentajes de cobertura del estrato inferior en zonas de pastizal en buen estado y de pastoreo intensivo y el estrato superior en la zona de clausura y pastoreo moderado. El porcentaje de cobertura del estrato de 0 a 15 cm en la zona de clausura mostró diferencias altamente significativas (p< 0,001) entre los contrastes de los promedios de cobertura para todos los años (Tabla 29) siendo el año 2000 el de menor cobertura promedio (17,22 %) y el año 2006 el de mayor porcentaje de cobertura (61,75 %). Cuando se analizaron los cambios en el porcentaje de cobertura de este estrato en las zonas de pastoreo intensivo se observó que los valores correspondientes al año 2007 resultaban significativamente menores a los de 2000 y 2006 (F= 16,13; p< 0,03 y F= 23,28; p< 0,03; respectivamente), sin que la comparación de los valores de 2000 y 2006 entre sí arrojara diferencias significativas (F= 0,65; p> 0,99) (Tabla 30). Los contrastes de Scheffé para el porcentaje de cobertura del estrato superior en las zonas de clausura y de pastoreo moderado revelaron diferencias altamente significativas entre todos los años (p< 0,001), resultando la representación del nivel más alto de vegetación máxima en el año 2000 (64,41 %) y mínima en 2006 (5,25 %) (Tabla 31).

Porcentaje de cobertura vegetal de 0 a 15 cm de altura en zonas de clausura y pastoreo moderado			
	2000	2006	2007
2000	-	-	-
2006	F=151,37; p<0,001	-	-
2007	F=48,62; p<0,001	F=30,16; p<0,001	-

Tabla 29. Resultados de contrastes de Scheffé para los valores promedio del porcentaje de cobertura vegetal del estrato de 0 a 15 cm en las zonas de clausura y pastoreo moderado entre los años 2000, 2006 y 2007.

Porcentaje de cobertura vegetal de 0 a 15 cm de altura en zonas de pastoreo intenso			
	2000	2006	2007
2000	-	-	-
2006	F=0,65; p>0,99	-	-
2007	F=16,13; p<0,03	F=23,28; p<0,03	-

Tabla 30. Resultados de contrastes de Scheffé para los valores promedio del porcentaje de cobertura vegetal del estrato de 0 a 15 cm en las zonas de pastoreo intenso entre los años 2000, 2006 y 2007.

Porcentaje de cobertura vegetal superior a los 30 cm de altura en zonas de clausura y pastoreo moderado			
	2000	2006	2007
2000	-	-	-
2006	F=258,31; p<0,001	-	-
2007	F=88,9; p<0,001	F=44,13; p<0,001	-

Tabla 31. Resultados de contrastes de Scheffé para los valores promedio del porcentaje de cobertura vegetal del estrato superior a los 30 cm en las zonas de clausura y pastoreo moderado entre los años 2000, 2006 y 2007.

Efecto borde desde zonas pastoreadas hacia flechillares

Las tasas de nidos artificiales no depredados en las distintas zonas de estudio resultaron en general elevadas, superando el 70 %, excepto en el sector de pastoreo moderado (PM) durante el año 2005, cuando el porcentaje de nidos no depredados alcanzó apenas el 14 %, significativamente por debajo del resto de los valores calculados ($X^2= 17,22$; $p < 0,01$). Al excluir del análisis de Kruskal-Wallis los datos correspondientes a esta área, las cinco zonas restantes no mostraron diferencias significativas en los porcentajes de nidos artificiales no depredados ($X^2= 5,80$; $p > 0,21$; Figura 17).

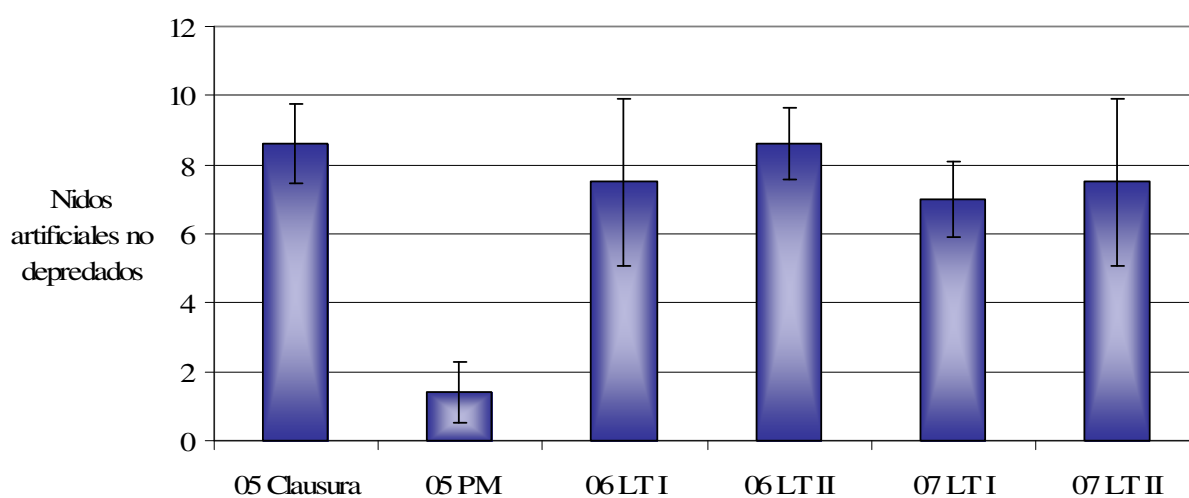


Figura 17. Promedio de nidos artificiales no depredados por año y por zona de estudio. Las barras de error corresponden al desvío estándar. PM: Pastoreo Moderado; LT: La Toma en los dos sitios de muestreo (I y II) en los dos años (2006 y 2007).

Las transectas de depredación de huevos colocadas en el área de clausura exhibieron una disminución en la tasa de depredación a distancias crecientes del borde pastoreado ($R^2= 0,83$; $p < 0,03$; Figura 18). En las restantes zonas, las regresiones no arrojaron resultados significativos ($p > 0,46$).

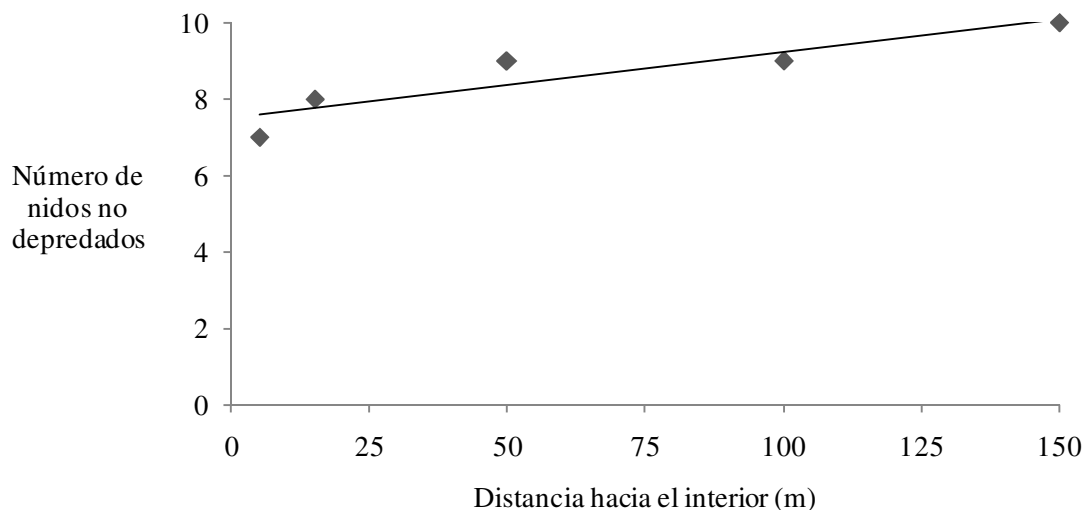


Figura 18. Regresión simple entre el número de nidos artificiales no depredados y las distancias desde el borde para la zona de clausura en el año 2005.

Esta tendencia a la reducción en la tasa de depredación a distancias crecientes del borde no se manifiesta al agrupar los datos correspondientes a la totalidad de las zonas de muestreo durante los tres años de estudio (Figura 19).

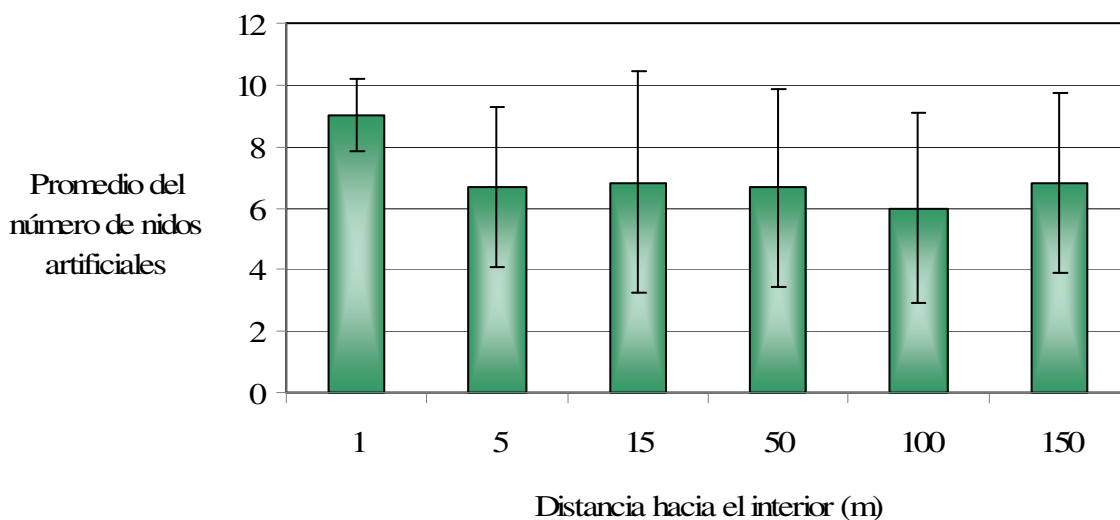


Figura 19. Promedio del número de nidos no depredados en transectas ubicadas a distintas distancias desde el borde pastoreado hacia el flechillar, para todas las zonas en los tres años de estudio. Las barras de error corresponden al desvío estándar.

Los nidos no depredados en su conjunto resultaron significativamente menos visibles (distancia de detección promedio de 30 cm) respecto de los fallidos (49,50 cm; $t = -5,32$;

$p < 0,001$). Esta diferencia se mantuvo al analizar los valores de visibilidad entre nidos no depredados y depredados dentro de las transectas ubicadas a la misma distancia de los bordes, excepto en el caso de las transectas ubicadas a 1 y a 15 m (Tabla 32).

Transecta	Visibilidad (media \pm error estándar)		t
	No depredados	Depredados	
T0 (1 m)	24,55 \pm 2,70 n= 36	26,90 \pm 9,10 n= 4	-0,27 ns
T1 (5 m)	29,03 \pm 3,98 n= 40	49,80 \pm 11,15 n= 20	-2,15*
T2 (15 m)	31,55 \pm 3,90 n= 41	23,70 \pm 12,80 n= 19	0,75 ns
T3 (50 m)	35,80 \pm 4,65 n= 40	53,80 \pm 11,83 n= 20	-1,70*
T4 (100 m)	29,80 \pm 3,67 n= 36	42,70 \pm 7,29 n= 24	-1,75*
T5 (150 m)	28,50 \pm 3,90 n= 41	47,10 \pm 8,95 n= 19	-2,20*

Tabla 32. Valores de visibilidad promedio (cm) para nidos no depredados y depredados por transecta para todas las zonas en los tres años de estudio. Se muestra el error estándar y el número de nidos artificiales exitosos o depredados por transecta. * = diferencia significativa entre las medias ($p < 0,05$); ns= diferencia no significativa.

El test t comparando los promedios del porcentaje de cobertura vegetal, de suelo desnudo y de especies leñosas entre la totalidad de nidos no depredados y fracasados para los tres años de muestreo se muestra en las tablas 33 y 34. Tanto en el caso de la parcela menor como en la de 16 m² se observa que los nidos no depredados están asociados a mayores coberturas de los estratos más altos de vegetación (entre 15 y 30 cm y superior a los 30 cm) y los nidos que fallaron se encuentran en sitios con mayores coberturas del estrato inferior, de suelo desnudo y de especies leñosas, resultando todas estas diferencias altamente significativas.

VARIABLES AMBIENTALES en 0,5 m ²	No depredados (n=234)	Depredados (n=106)	t
0-15 cm	38,48 ± 1,35	53,30 ± 1,50	-5,89**
15-30 cm	24,27 ± 1,31	17,97 ± 1,10	2,80**
30 cm	36,47 ± 1,70	23,11 ± 1,57	4,47**
Suelo desnudo	2,75 ± 0,61	6,27 ± 0,71	-3,01**
Especies leñosas	1,13 ± 0,36	10,75 ± 1,50	-6,00**

Tabla 33. Valores promedios del porcentaje de cobertura vegetal de los tres estratos de altura, de suelo desnudo y de especies leñosas en parcelas de 0,5 m² centradas en nidos artificiales durante los tres años de estudio (media ± error estándar). Se comparan aquellos nidos artificiales exitosos y depredados mediante la prueba t de Student. ** = diferencia altamente significativa entre las medias (p < 0,01).

VARIABLES AMBIENTALES en 16 m ²	No depredados (n=234)	Depredados (n=106)	t
0-15 cm	22,31 ± 0,78	40,09 ± 1,34	-9,98**
15-30 cm	23,41 ± 1,02	17,83 ± 0,68	3,35**
30 cm	53,99 ± 1,50	35,80 ± 1,72	6,43**
Suelo desnudo	3,22 ± 0,53	8,11 ± 0,66	-4,72**
Especies leñosas	2,64 ± 0,54	12,83 ± 1,41	-6,25**

Tabla 34. Valores promedios del porcentaje de cobertura vegetal de los tres estratos de altura, de suelo desnudo y de especies leñosas en las parcelas de 16 m² centradas en nidos artificiales durante los tres años de estudio (media ± error estándar). Se comparan aquellos nidos artificiales exitosos y depredados mediante la prueba t de Student. ** = diferencia altamente significativa entre las medias (p < 0,01).

Efecto borde desde zonas pastoreadas hacia pajonales

Para el total de 126 nidos artificiales utilizados en los ensayos de depredación en áreas de pajonales, se observó que el número promedio de nidos depredados por transecta dentro de los pajonales (0,5 nidos depredados; DE= 0,79) resultó significativamente menor que el correspondiente a los pastizales adyacentes (2,83 nidos depredados; DE= 1,94; t= -3,67; p < 0,01). El valor promedio de los porcentajes de depredación por transecta en la zona pastoreada fue de 40,50 %, mientras sólo un promedio de 7,15 %

fue depredado tanto en las transectas a 50 cm del borde como en aquellas ubicadas 2 m hacia el interior del pajonal. El análisis de varianza resultó marginalmente significativo, detectando diferencias en los valores medios de depredación de las tres transectas para los tres arroyos estudiados ($F= 5,14$; $p < 0,062$).

Los análisis de varianza y de Kruskal-Wallis a la escala de $0,5 \text{ m}^2$ para cada una de las variables de hábitat se muestran en la tabla 35. El análisis de varianza para los valores de cobertura vegetal de 0 a 15 cm y de 15 a 30 cm resultó altamente significativo mostrando que las transectas del sector pastoreado tienen mayor cobertura de estos estratos inferiores que resultan mucho menos representados en la transecta interna del pajonal. El resultado de Kruskal-Wallis para el porcentaje de cobertura vegetal superior a los 30 cm de altura y de *Paspalum quadrifarium* revela una cobertura significativamente mayor de ambas variables en las transectas de pajonal, en contraste con las transectas de los sitios pastoreados. Lo inverso ocurre con el porcentaje de suelo desnudo que resultó máximo en la zona sometida a pastoreo, siendo esta diferencia altamente significativa. El porcentaje de cobertura de especies leñosas, de *Eryngium* sp. y de estiércol resultaron importantes para algunas transectas, pero mostraron numerosos ceros en el resto por lo que no fue posible realizar análisis estadísticos comparativos (Tabla 35).

VARIABLES AMBIENTALES en 0,5 m ²	T1 (2 m)	T2 (50 cm)	T3 (pastoreo)	Estadístico
<15 cm	7,98	10,95	63,84	F= 204,87**
15-30 cm	2,14	4,52	5,58	F= 6,02*
>30 cm	97,98	94,17	12,12	X ² = 93,70**
Suelo desnudo	0,12	0,83	17,81	X ² = 108,29**
<i>Paspalum quadrifarium</i>	99,17	97,14	8,45	X ² = 103,37**
Leñosas	0,00	0,12	31,33	
<i>Mimosa rocae</i>	0,00	0,00	27,26	
Arbustos	0,00	0,12	4,31	
<i>Eryngium</i> sp.	0,48	0,00	0,33	
Estiércol	0,00	0,60	1,33	

Tabla 35. Comparación entre las variables ambientales estimadas en las parcelas de 0,5 m² en las transectas de los sectores de pajonal (T1 y T2) y en las zonas pastoreadas (T3), para los tres arroyos analizados. Las medias se compararon mediante análisis de varianza (F) en el estrato de 0 a 15 cm y de 15 a 30 cm de altura y con el test de Kruskal-Wallis (X²) para el estrato superior a los 30 cm, los valores de cobertura de suelo desnudo y de *Paspalum quadrifarium*. *: diferencia significativa (p< 0,05). **: diferencia altamente significativa (p< 0,01).

Identificación de depredadores de nidos

El 27,5 % del total de 612 huevos (de codorniz y de plastilina) colocados en los tres años de muestreo para todas las zonas fracasó por diferentes motivos. El análisis de los restos de cáscaras y de las marcas sobre huevos de plastilina y su comparación con las evidencias dejadas por los animales en el zoológico de Bahía Blanca, sumado a observaciones de rastros en el campo, permitieron asignar una porción de estos huevos depredados a una de las seis causas posibles de fracaso definidas:

- ✓ Depredación por macromamíferos: huevos de codorniz o plastilina con señales de mordidas de tamaño mediano a grande. En el caso de los huevos de codorniz, en general se hallaban “limpios” por haber sido lamidos (Figura 20). Los huevos de plastilina presentan marcas de molares y profundas mordidas (Figura 21). En

el zoológico se observó que los zorrinos suelen hacer un pequeño pozo en el suelo antes de comer el huevo y en algunas oportunidades lo entierran allí. En ocasiones se ha encontrado este tipo de pocitos, también realizados por peludos, a escasos centímetros del sitio donde se encontraba el huevo, indicando que el depredador podría haber sido un macromamífero. En el bioterio se observó que en algunos casos los peludos comían absolutamente todo el huevo (incluyendo la cáscara), mientras que otras veces dejaban pequeños trozos de cáscara luego de haber lamido todo el contenido. Los principales animales dentro del grupo de macromamíferos en el PPET incluyen al zorro gris (*Lycalopex gymnocercus*), gato montés (*Oncifelis geoffroyi*), zorrino común (*Conepatus chinga*), hurón menor (*Galictis cuja*), peludo (*Chaetophractus villosus*) y mulita pampeana (*Dasyus hybridus*).



Figura 20. Huevos de codorniz depredados por macromamíferos. Se observa la marca de la mordedura en forma de herradura.



Figura 21. Huevos de plastilina depredados por macromamíferos. Se observan marcas de molares en el trozo grande (izquierda) y de posibles caninos en los trozos pequeños (derecha).

- ✓ Depredación por micromamíferos: huevos de plastilina con marca de incisivos y/o huellas de uñas pequeñas (Figura 22). En los huevos de codorniz no se detectó un patrón que responda a la depredación por micromamíferos. Entre los posibles depredadores en el PPET se encuentran el cuis común (*Galea musteloides*) y el colicorto pampeano (*Monodelphis dimidiata*).



Figura 22. Huevos de plastilina con marcas de micromamíferos, ya sea uñas (izquierda) o incisivos (derecha).

- ✓ Depredación por aves: huevos de codorniz que presentaban un agujero a causa de la picadura, en general con gran parte del contenido del huevo adentro o derramado en el suelo (Figura 23). Las especies capaces de depredar huevos en el PPET son principalmente chimangos (*Milvago chimango*), caranchos (*Polyborus plancus*), teros (*Vanellus chilensis*) y benteveos (*Pitangus sulphuratus*). No se hallaron huevos de plastilina con señales de intentos de depredación por aves.



Figura 23. Huevos de codorniz depredados por aves. Se observa un agujero y parte del contenido del huevo.

- ✓ Depredación por ofidios: huevos de plastilina con marcas de colmillos separadas por distancias aproximadas entre 0,95 y 1,55 cm (Figura 24), en concordancia con los colmillos de víboras y culebras de la zona. Las culebras que estarían comiendo nidos en el Parque Tornquist son: la culebra ratonera (*Philodryas patagoniensis*), la culebra verde y negra (*Liophis poecilogyrus*) y la culebra elegante (*Liophis elegantissimus*), principalmente. Entre las víboras la yarará grande o víbora de la cruz (*Bothrops alternatus*).



Figura 24. Huevo de plastilina marcado por un ofidio.

- ✓ Depredadores no identificados: huevos cuyas marcas o restos no pudieron ser asignados a ninguna de las categorías descriptas.
- ✓ Huevos ausentes: huevos que no fueron encontrados en proximidades del nido y de los que no se encontró ningún fragmento.
- ✓ Huevos pisoteados: el pisoteo de huevos artificiales habría ocurrido principalmente por caballos cimarrones, aunque también por ganado vacuno que ingresa al área de reserva desde los campos vecinos (Figura 25).



Figura 25. Huevo pisado en la zona de pastoreo intensivo.

La mayoría de los huevos que fracasaron no fueron hallados y entraron entonces en la categoría de “ausentes” (38,10 %), seguidos por los huevos depredados por macromamíferos (25,60 %) y por micromamíferos (19,64 %). Las aves afectaron al 7,14 % de los nidos y el ítem de ofidios aparece como el menos importante (0,60 %), aunque este resultado podría reflejar una subestimación por faltar los huevos tragados enteros por estos animales. El pisoteo (5,36 %) afectó a los huevos tanto en zonas de pastoreo intensivo como en sectores de clausura, donde el ganado de estancias vecinas ingresaba circunstancialmente. Para el 3,56 % de los nidos, los depredadores no pudieron ser identificados (Figura 26).

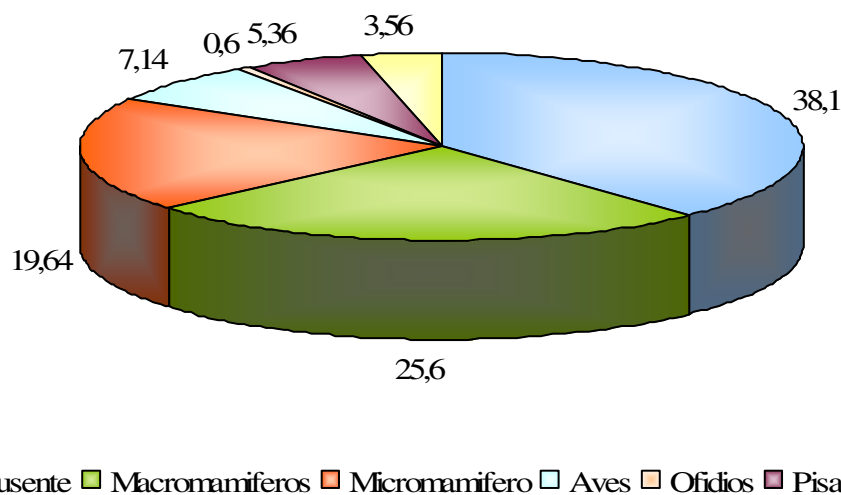


Figura 26. Causas posibles de depredación de nidos artificiales en el PPET. n= 168 nidos artificiales depredados. NI: Depredador no identificado.

Al comparar la importancia relativa de los distintos grupos de depredadores en cada zona se observa que las aves son más frecuentes en el área de clausura, donde el efecto de los macromamíferos es mucho menor. En contraste, en la zona de pastoreo moderado (PM) predomina el efecto de los macromamíferos, aunque también se registró allí una gran cantidad de huevos ausentes. Los huevos ubicados en zonas de pastoreo intensivo sufrieron el efecto de todos los grupos de depredadores en proporciones aproximadamente similares. En el sector de La Toma, la mayor depredación se atribuyó a los micromamíferos, también con altos porcentajes de huevos ausentes, posiblemente por efecto de víboras yarará que fueron observadas allí durante los muestreos (Tabla 36).

	Nidos fracasados	Macro Mamíferos	Micro Mamíferos	Aves	Ofidios	NI	Ausente	Pisado	N
Clausura 2005	14,00	0,00	28,57	42,86	0,00	0,00	0,00	28,57	50
PM 2005	86,00	58,14	0,00	0,00	0,00	0,00	41,86	0,00	50
Clausura 2006	30,00	0,00	16,67	16,67	0,00	16,67	16,67	33,33	20
PM 2006	75,00	20,00	13,33	0,00	0,00	0,00	66,67	0,00	20
PI 2006 I	15,00	0,00	0,00	66,67	0,00	0,00	33,33	0,00	20
PI 2006 II	30,00	33,33	0,00	0,00	0,00	0,00	33,33	33,33	20
LT I 2006	25,00	13,33	26,67	0,00	6,67	13,33	40,00	0,00	60
LT II 2006	13,33	0,00	50,00	12,50	0,00	0,00	37,50	0,00	60
Clausura 2007	15,00	33,33	33,33	33,33	0,00	0,00	0,00	0,00	20
PM 2007	10,00	50,00	50,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	20
PI 2007 I	20,00	25,00	50,00	0,00	0,00	0,00	0,00	25,00	20
PI 2007 II	35,00	42,86	0,00	28,57	0,00	0,00	28,57	0,00	20
LT I 2007	30,00	5,56	33,33	0,00	0,00	0,00	61,11	0,00	60
LT II 2007	25,00	6,67	46,67	0,00	0,00	6,67	40,00	0,00	60
Arroyos 2007 (a)	14,29	2,68	2,68	1,79	0,00	1,79	3,57	1,79	112
Todas las zonas	27,45	25,60	19,64	7,14	0,60	3,57	38,10	5,36	612

Tabla 36. Porcentajes de nidos artificiales fallidos en cada zona durante las tres temporadas de estudio (n= 612) y posibles causas de fracaso. NI: Depredador no identificado, N: Número de huevos artificiales (codorniz y plastilina) colocados en cada zona, PM: Zona de pastoreo moderado, PI: Zona de pastoreo intensivo, LT: lote La Toma. (a): los valores corresponden al promedio de los tres arroyos estudiados.

El análisis de componentes principales desarrollado a partir de los porcentajes de depredación por los distintos grupos de depredadores en cada zona y año de estudio se presenta en la figura 27. Para este análisis se excluyó al ítem “ofidios” por aparecer en un escaso número de muestras, quedando entonces seis variables dentro del análisis que representan los porcentajes de depredación atribuidos a macromamíferos, micromamíferos y aves, el porcentaje de huevos afectados por depredadores no identificados, y los porcentajes de huevos ausentes y pisados. La primera componente principal explica un 27 % de la varianza total, mientras que la segunda explica un 26 %. El primer eje separa las transectas con altos valores de depredación por

macromamíferos y con una elevada representación de huevos ausentes y está asociado a las muestras de la zona de pastoreo moderado (PM) durante los años 2005 y 2006. Las transectas del área de Clausura (C), en cambio, se encuentran principalmente en el segundo cuadrante, asociadas a altos porcentajes de depredación por aves. Las transectas de La Toma (LT) muestran una dispersión mayor, sin embargo algunas de ellas se relacionan con el grupo de pequeños mamíferos y con los depredadores no identificados. Más del 70 % de las transectas de la zona de pastoreo intensivo (PI) se concentra en el primer cuadrante, en oposición a los efectos de los micromamíferos. Sólo una muestra de este sector presentó una fuerte asociación con la depredación por aves. Las transectas de pajonales asociados a arroyos (AJ I y AJ II) se relacionaron con la depredación por micromamíferos y por animales no identificados, aunque esta tendencia resulta demasiado débil como para interpretar confiablemente este resultado. Finalmente, las muestras del sector pastoreado inmediato a los pajonales (AP) se ubicaron en el segundo cuadrante, junto a los nidos pisados y depredados por aves.

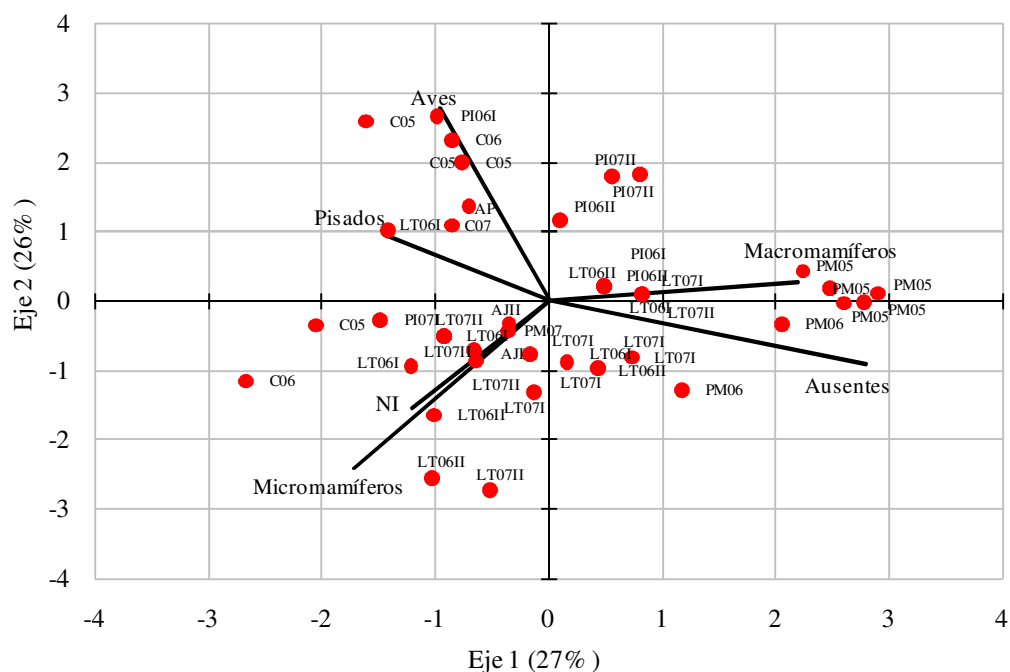


Figura 27. Transectas definidas a partir de los porcentajes de depredación por zonas y por año, para cada una de las categorías de posibles causas de fracaso de los nidos en el espacio de las dos primeras componentes principales. NI: Depredadores no identificados; C05, C06, C07: Clausura en cada año (2005, 2006 y 2007); PM05, PM06, PM07: Zona de pastoreo moderado en cada año (2005, 2006 y 2007); LT06I, LT06II, LT07I, LT07II: Lote La toma en los dos sitios de muestreo (I y II) en los dos años (2006 y 2007); PI06I, PI06II, PI07I, PI07II: Zona de pastoreo intenso en los dos sitios de muestreo (I y II) en los dos años (2006 y 2007); AJI: transectas en el interior del pajonal, a 2 m del sector pastoreado; AJII: transectas en el pajonal, a 50 cm del sector pastoreado; AP: transectas en el sector pastoreado cercano al pajonal.

El Anexo muestra una lista detallada de los posibles depredadores de nidos cuya distribución alcanza el PPET.

DISCUSIÓN

Los resultados de este capítulo de la tesis destacan el efecto negativo de los cambios en la estructura de la vegetación asociados al pastoreo, sobre el éxito reproductivo de aves de pastizal, como había sido señalado en trabajos desarrollados en ambientes similares. En Estados Unidos, por ejemplo, Ammon y Stacey (1997) hallaron mayores tasas de depredación de nidos naturales y artificiales en sectores pastoreados, con respecto a áreas ribereñas sin pastoreo. Estos autores postulan que las diferencias en intensidad de depredación responden a un aumento en la detectabilidad de los nidos y a cambios en el ensamble de depredadores como consecuencia de las modificaciones en la vegetación que derivan del pastoreo. La densidad de grandes herbívoros sería así un factor clave en la regulación del éxito de cría de las aves de pastizal y en última instancia de la diversidad de especies.

A pesar de esta tendencia general, el trabajo de esta tesis falló en detectar diferencias en la depredación de nidos artificiales asociados a zonas con distinta intensidad de pastoreo durante los años 2006 y 2007, situación que sí había sido registrada seis años antes en la misma área, cuando la depredación en un sector clausurado a los herbívoros fue del 12,5 %, mientras en la zona de pastoreo intensivo llegó al 70 % (Zalba & Cozzani 2004). La abundancia de caballos cimarrones había alcanzado en ese entonces una densidad de casi 35 animales/km² (Scorolli 2007) y la falta de diferencia en la depredación de nidos artificiales en épocas más recientes podría tener su explicación en las acciones de manejo de caballos cimarrones implementadas en la reserva. En abril de 2006 el área de clausura se utilizó como corral para concentrar caballos cimarrones antes de su remoción. Esta situación se extendió hasta mediados del 2007, cuando las acciones de control redujeron la densidad de estos herbívoros a 10 individuos/km². La clausura nunca volvió a cerrarse completamente y quedó expuesta a cierto grado de herbivoría, mientras los sectores de pastoreo intenso se vieron en parte “aliviados” por la disminución de la carga de equinos. Es posible que, como consecuencia de este manejo, los sectores históricamente más pastoreados tendieran a parecerse a las zonas que se encontraban tradicionalmente en mejor estado de conservación, como señalan estudios florísticos desarrollados en el área (de Villalobos & Zalba inédito). Los cambios en la estructura de la vegetación durante los periodos considerados en esta tesis apoyan esta idea. Así, mientras en el año 2000 el área de clausura estaba claramente dominada por

vegetación alta, el mismo sector se caracterizaba por un predominio de los niveles inferiores en 2006, cuando alojó los caballos antes de su extracción. A partir de 2007, cuando el área históricamente clausurada se deja de utilizar para el encierro de los caballos, se observa un aumento en la cobertura del estrato superior, aunque todavía predomina la vegetación más baja. Un cambio similar se observó en el área de pastoreo intensivo a partir de la disminución en la abundancia de los caballos. Estos cambios revelarían cierta recuperación de la estructura de la vegetación ante la disminución de la densidad de caballos en ambos sectores. Junto con esto, las tasas de depredación en los últimos años resultaron menores en las zonas pastoreadas, luego de la remoción de gran parte de la población de caballos cimarrones, lo que implica que la recuperación en la vegetación se vería reflejada también en mayores tasas de éxito. Los cambios florísticos y estructurales podrían haber reducido las diferencias en la visibilidad y, en definitiva, en la tasa de depredación de los nidos artificiales.

Los cambios en la estructura de la vegetación y en las tasas de depredación asociadas indicarían que, dado el tiempo suficiente, la extracción gradual de herbívoros exóticos permite la recuperación del pastizal y con ello un aumento en el éxito de cría de las especies de aves asociadas. Sin embargo la restauración del ensamble de aves de pastizal a estados previos a la presencia de los herbívoros exóticos podría requerir períodos más prolongados. Ammon y Stacey (1997) alertan que aún luego de la extracción del ganado, el nuevo patrón de depredación puede no restaurarse inmediatamente y que la variación en la estructura vegetal y en el ensamble de depredadores podría continuar condicionando el éxito de cría aún en ausencia de herbivoría. Complementariamente, García y colaboradores (2008), proponen que en las áreas donde los grandes herbívoros nativos estén extintos, la remoción del ganado exótico debería evaluarse cuidadosamente ya que su presencia en baja densidad podría favorecer la conservación de especies asociadas a niveles intermedios o bajos de pastoreo. Este concepto está en línea con resultados previos obtenidos en el área de estudio que indican que los sitios sujetos a niveles intermedios de pastoreo por caballos cimarrones exhiben una riqueza específica mayor que las áreas de clausura, posiblemente por favorecer la movilidad y las actividades de alimentación de un conjunto de especies de aves (Zalba & Cozzani 2004). Desde el punto de vista de la conservación de biodiversidad resultaría muy interesante evaluar el balance entre ese potencial efecto positivo de la presencia de los herbívoros exóticos y su impacto como

facilitadores de la acción de depredadores oportunistas, determinando umbrales de densidad de caballos que no generen cambios difíciles de revertir en las comunidades de aves de pastizal.

No debe perderse de vista, sin embargo, que la relación entre la visibilidad de los nidos y el riesgo de depredación aún genera cierta polémica. Según Githiru y colaboradores (2005), por ejemplo, ni el índice de ocultamiento ni el sitio donde se encuentra un nido son variables que afectan el éxito de cría, postulando que la depredación de nidos es un evento fortuito, es decir, que los depredadores encontrarían los huevos de manera accidental. Otros autores apoyan esta idea al reportar la independencia entre la visibilidad de los nidos y el riesgo de depredación (Donovan et al. 1997, Yahner & Piergallini 1998, Zanette & Jenkins 2000). Sin embargo, la idea que propone la importancia del grado de ocultamiento para el éxito de cría parece tener más respaldo (Dion et al. 2000, Willson et al. 2001, Estrada et al. 2002, Renfrew 2002). Los resultados de esta tesis confirmarían la segunda postura para el área de estudio. Así, en los pastizales del sur de la Provincia Pampeana, las características del ambiente donde se encuentra un nido aparecen como una variable altamente asociada al riesgo al que éste se halla expuesto. Las variables de hábitat estimadas a las dos escalas de estudio confirmaron que los nidos exitosos se asocian a ambientes dominados por vegetación más alta, mientras que los depredados están rodeados por una cubierta vegetal predominantemente inferior a los 15 cm de altura y por mayores coberturas de suelo desnudo y de especies leñosas. Tanto Willson y colaboradores (2001) como Vander Haegen y colaboradores (2002) también hallaron mayores tasas de depredación de nidos artificiales en sitios con menor densidad de pastos. Las matas densas de vegetación actuarían generando una barrera visual y olfatoria que disminuiría la eficiencia de forrajeo de los depredadores, de modo tal que, al menos en cierto grado, la depredación no es un evento casual (Rickelfs 1969). Vander Haegen y colaboradores (2002) no pudieron detectar un efecto borde en nidos artificiales, pero sí observaron tasas de depredación nueve veces mayores en paisajes fragmentados respecto de aquellas de ambientes continuos. Renfrew (2002) trabajando con nidos naturales de una especie de pastizal halló que el mejor predictor de supervivencia era la altura y densidad de la vegetación inmediata al nido, incluso antes que la distancia a los bordes, lo cual se corresponde en parte con lo observado en este capítulo. Otros autores, tampoco

observaron un efecto de borde en nidos naturales (Hanski et al. 1996, Brua 1999, Morrison et al. 2004, Boukhriss et al. 2009).

Los pajonales de *Paspalum quadrifarium* que bordean arroyos y lagunas son un caso particularmente interesante al momento de evaluar su valor como hábitats de cría. En esta tesis se observa que las variables ambientales asociadas a las transectas de pajonal y a los sectores adyacentes bajo pastoreo reflejan las mismas diferencias observadas entre sectores pastoreados y no pastoreados, sólo que en este caso el límite no está marcado por un alambrado sino por el cambio natural en la vegetación: de flechillar bajo por efecto de los herbívoros a pajonal cerrado. El primero dominado por pastos bajos y por suelo desnudo y el segundo asociado a una mayor cobertura de pastos altos, en particular de paja colorada. Son muchas las especies de aves pampeanas que se asocian a los pajonales (Comparatore et al. 1996, Isacch & Martínez 2001) e incluso algunas especies raras dependen en gran parte de este ambiente, como es el caso de *Spartonoica maluroides* (espartillero enano) y *Asthenes hudsoni* (espartillero pampeano) (Chebez 2009). En el capítulo 1 de esta tesis, se determinó que la mayoría de los nidos hallados se encontraban asociados a la vegetación dominada por paja colorada y luego, en el capítulo 2, se demostró que la relación con este ambiente favorece el éxito reproductivo de aves de pastizal. En coincidencia con esto último, la tasa de depredación de nidos artificiales en sectores de pajonal resultó en valores del 7,5 %, significativamente por debajo del porcentaje correspondiente a zonas aledañas visiblemente pastoreadas (40,5 % en promedio). Esta relación de 5,6 veces mayor depredación en los sitios pastoreados con respecto a los pajonales coincide con la diferencia observada en el año 2000 entre el área de clausura y las zonas sometidas a pastoreo intenso. Posiblemente en ese año, la mayor cobertura y altura del flechillar de la clausura cumplía un rol de protección de nidos comparable con el que prestan los pajonales rodeados por áreas intensamente pastoreadas. Los resultados de este capítulo refuerzan lo hallado en el capítulo 2 de la tesis acerca de la vulnerabilidad diferencial de las aves asociadas a pajonales y flechillares. Según Isacch y Martínez (2001), el pastoreo no afectaría demasiado la presencia de especies de aves de pastizales altos mientras se mantengan parches de pajonal y no se excluya completamente este ambiente, como sí ocurre en el caso de la implantación de cultivos. Sin embargo, hay que tener en cuenta que existen otras especies de aves que no utilizan los pajonales y dependen de áreas de flechillar para alimentarse y reproducirse, como es el caso de *Anthus* spp. (Comparatore et al. 1996).

Por lo tanto, si bien los pajonales aparecen aquí como áreas seguras y en general exitosas para la reproducción, incluso en inmediaciones de sectores intensamente pastoreados, es importante recordar que la conservación de las aves de pastizal necesita de un mosaico de diferentes especies vegetales (Marino 2008) que brinden refugio, alimento y sitios donde anidar para especies con distintos requerimientos ecológicos (Ribic et al. 2009).

Es importante destacar que el comportamiento peculiar de algunas zonas, por ejemplo las altas tasas de depredación en el sector de pastoreo moderado durante el año 2006, que alcanzaron el 75 % de los huevos, podría responder a la distribución de las áreas de acción de ejemplares individuales de depredadores. La zona citada, que mostró una importancia relativamente alta de depredación por macromamíferos, coincide con los registros radiotelemétricos de un ejemplar de zorrino común (Castillo D., Grupo Huellas, Universidad Nacional del Sur, com. pers.). Esta situación condiciona la interpretación de algunos de los resultados del trabajo, pero es muy difícil de superar considerando el tamaño reducido de la reserva donde se realizaron los muestreos y la extensión del área de acción de este tipo de depredadores.

El efecto de borde desde áreas modificadas hacia ambientes naturales ha sido materia de discusión. Numerosos autores han mostrado que las mayores tasas de depredación suceden en los sitios de borde cercanos a zonas alteradas (Gates & Gysel 1978, Wilcove 1985, Donovan et al. 1997, Söderström 1999, Willson et al. 2001, Estrada et al. 2002). Sin embargo, otros estudios no observaron este patrón asociado a los bordes (Keyser et al. 1998, Sargent et al. 1998, DeGraaf et al. 1999, Vander Haegen et al. 2002). En esta tesis, se pudo detectar un efecto de borde desde sectores bajo pastoreo intensivo hacia el interior de un área de clausura, con una reducción del riesgo de depredación a distancias crecientes del área de contacto, sin que un patrón de este tipo resultara evidente en el resto de las zonas de estudio. Estas diferencias en la manifestación del efecto de borde podrían estar relacionadas con las características de la vegetación dentro de las distintas áreas consideradas. Así, por ejemplo, el efecto de borde no resultó evidente en los pajonales asociados a arroyos donde las tasas de depredación resultaron equivalentes y muy bajas a 50 cm y a dos metros del sector pastoreado, posiblemente porque la densidad de la vegetación en este ambiente resulte altamente eficiente para el ocultamiento de los huevos aún sobre el límite mismo del pajonal. Los pastizales del

lote La Toma, por su parte, resultan más densos que los de la clausura y esta situación también podría influir sobre la detectabilidad de los nidos del sector de borde, así como sobre el ensamble de depredadores asociados. En referencia a esta última situación, un sector de La Toma fue mayormente depredado por micromamíferos, que se verían beneficiados por la mayor altura de la vegetación (Comparatore et al. 1996), mientras que en el otro sector gran parte de los huevos fueron removidos por los depredadores del sitio donde habían sido colocados, sin que quedara ninguna evidencia. En el área de clausura, en cambio, predominó la depredación por aves, que en La Toma resultó prácticamente insignificante. De todos modos, debe recordarse que los ensayos reportados corresponden a nidos artificiales y que los nidos naturales ubicados en áreas de borde podrían resultar más sensibles a causa de la detección del movimiento de los padres por parte de los depredadores. Al respecto resulta interesante destacar que sobre el final de los ensayos con nidos artificiales se hallaron cinco nidos naturales de *Sicalis luteola*, *Ammodramus humeralis* y *Sturnella loyca* construidos a menos de cinco metros del borde en el área de La Toma y todos ellos fueron depredados.

Debe tenerse en cuenta, por otro lado, que el efecto de borde podría verse enmascarado si los parches son tan pequeños que la influencia de la matriz que los rodea resulta un factor preponderante en toda su superficie (Renfrew et al. 2005). Este podría ser el caso de muchos de los fragmentos estudiados en esta tesis, cuya superficie varía en un rango de cinco a 20 hectáreas aproximadamente. Es posible que por ser lotes pequeños el efecto de los depredadores se extienda en toda su superficie, ya que ningún punto quedaría fuera de su alcance. Numerosos autores han reportado este patrón de mayores tasas de depredación en áreas de entre tres y 100 ha (Wilcove 1985, Keyser et al. 1998, Herkert et al. 2003, Horn et al. 2005). Sin embargo, Zanette y Jenkins (2000) no encuentran evidencias de que las tasas de depredación dependan del área de los fragmentos. En Brasil, Melo y Marini (1997) trabajando con nidos artificiales no encuentran diferencias en la tasa de depredación entre fragmentos grandes y chicos, ni entre bordes e interior y postulan que el condicionante principal para el éxito de nidificación en ese caso serían la abundancia y diversidad de depredadores y las características de la vegetación. Para Winter y colaboradores (2000), en cambio, el efecto de borde resulta más importante que el efecto del área de los fragmentos. Herkert y colaboradores (2003) consideran que las aves de pradera requerirían fragmentos de tamaño superior a 1000 ha para garantizar la productividad y continuidad de sus

poblaciones. Sin embargo, debido a la importante reducción que han sufrido los pastizales naturales, resulta difícil encontrar en nuestro país áreas tan grandes bien conservadas (Bertonatti & Corcuera 2000), con la excepción de pocas reservas como el Parque Provincial E. Tornquist, cuyo valor queda particularmente de manifiesto frente a estos resultados.

Es importante señalar que los resultados de este capítulo corresponden a nidos artificiales, cuyo uso para simular nidos naturales ha sido criticado por distintos autores (Paton 1994, Haskell 1995, Zanette 2002). Moore y Robinson (2004), por ejemplo, opinan que las diferencias entre tasas de depredación en nidos naturales y artificiales son impredecibles, pudiendo tomar cualquier valor en respuesta a un conjunto de variables. Aún bajo este nivel de incertidumbre los nidos artificiales presentan ventajas para detectar patrones generales cuando las muestras de nidos reales son escasas (Donovan et al. 1997), especialmente en el caso de aves que nidifican en matas o en el suelo, cuyos nidos resultan difíciles de hallar (Willebrand & Marcström 1988). De este modo se consigue manejar un número significativo de nidos y controlar su ubicación y distribución para poner a prueba hipótesis acerca de las causas asociadas a su éxito o fracaso (Moore & Robinson 2004). El análisis combinado de nidos artificiales y naturales, como se propone en esta tesis, permite reducir la incertidumbre asociada a una y otra técnica. Al comparar las tasas globales de falla de nidos artificiales y naturales, Berry y Lill (2003) observaron mayores tasas de depredación en los primeros y postulan que las chances de depredación de uno y otro tipo de nido dependerán de los depredadores involucrados. Además señalan que la ubicación que defina el investigador para simular el nido puede resultar clave, coincidiendo con el trabajo de Mezquida y Marone (2003). Wilson y colaboradores (1998) encuentran el mismo patrón y opinan que esta diferencia se debería a que los huevos de codorniz resultan más atractivos para los depredadores, los que además se ven favorecidos por la falta de defensa del nido por parte de los adultos. En contraste con esas afirmaciones, en esta tesis la tasa global de éxito de nidos artificiales (72,5 %) se encuentra muy por encima del 38,30 % hallado para nidos reales, coincidiendo con los resultados reportados por otros autores (Martin 1987, Willebrand & Marcström 1988, Dion et al. 2000, Vander Haegen et al. 2002). Es posible que los adultos, más allá de actuar eficazmente o no en la defensa del nido, alerten involuntariamente a los depredadores sobre la presencia de huevos o pichones y esto exponga más a los nidos naturales con respecto a los artificiales. Mullin y Cooper

(1998) utilizando señuelos de aves mostraron que las serpientes perciben evidencias visuales relativamente distantes y depredan nidos en árboles donde previamente observan actividad de adultos. Por otro lado, Martin (1987) opina que los nidos naturales serían detectados más fácilmente que los artificiales debido al olor inherente de las aves y que la apariencia del nido también sería una característica clave para la detección. La diferencia en la tasa de depredación de ambos tipos de nidos obtenidas en esta tesis destacan que los nidos artificiales no deberían ser usados para inferir tasas de supervivencia de nidos naturales, las que en este caso resultarían sobreestimadas, aunque sí permitirían comparar el éxito relativo entre tratamientos, zonas o temporadas reproductivas (Wilson et al. 1998, Dion et al. 2000). La clave para interpretar los resultados de esta tesis no sería tanto el qué tan bien reflejan los nidos artificiales las tasas reales de depredación, sino fundamentalmente, si responden a las variaciones ambientales, incluyendo el efecto de borde, proporcionalmente a como lo hacen los nidos reales.

Otro factor a tener en cuenta al momento de interpretar las variaciones en el éxito de nidos artificiales y naturales es el posible efecto del monitoreo por parte del investigador sobre su detectabilidad. Si bien la mayoría de los autores que se refieren a este aspecto afirman que el seguimiento de los nidos no afecta las tasas de depredación (O'Grady et al. 1996, Lloyd et al. 2000, Pärt & Wretenberg 2002) algunos alertan sobre la relevancia de este factor (Gochfeld 1979). La frecuencia de visitas a los nidos en esta tesis fue de alrededor de una cada tres días (Martin & Geupel 1993), tanto para los nidos naturales como artificiales y según Skagen y colaboradores (1999), el rastro de olor que podría dejar el investigador que monitorea los nidos no causaría una disminución en las tasas de éxito de nidos de aves de pradera, aunque recomiendan evitar el pisoteo, sobre todo en pastizales altos donde este efecto resulta más notable.

Los nidos artificiales constituyen asimismo una herramienta práctica y económica para identificar depredadores, sin embargo su análisis y resultados también deben ser tomados con precaución (Ortega et al. 1998, Wilson et al. 1998, Githiru et al. 2005). Incluso la utilidad de los nidos artificiales podría diferir dependiendo del tipo de huevo empleado y de las especies de depredadores (Martin & Li 1992). Como se observó en los resultados de esta tesis, distintos grupos de depredadores podrían actuar de manera

diferencial entre huevos de plastilina o de codorniz, lo cual es un llamado de atención ya que los niveles de depredación variarían de acuerdo a la simulación empleada.

Conocer los depredadores de nidos que reducen el éxito reproductivo es particularmente importante para aquellas especies de aves cuya conservación se ve comprometida, ya que permitiría diseñar estrategias de manejo apropiadas para cada caso (Carter et al. 2007). El ensamble de depredadores está integrado tanto por especies que prefieren los bordes como por otras de interior (Nack 2002) y las áreas que presenten gran diversidad de depredadores que actúen sobre nidos construidos en distintos microambientes vegetales ofrecerían menos sitios seguros donde anidar (Dion et al. 2000). El uso de restos de huevos como indicador de la identidad de los depredadores debe ser tomado con cautela (Marini & Melo 1998), sin embargo, las colecciones de referencia generadas en esta tesis permiten clasificar con un nivel de confianza relativamente alto a una proporción importante de los eventos de depredación.

Al analizar los restos de huevos artificiales depredados junto con la evidencia de cámaras, se ha observado gran variabilidad en los restos dejados dentro de una misma especie de depredador y a la vez gran similitud entre especies diferentes de depredadores (Hernandez et al. 1997, Pietz & Granfors 2000), lo que dificulta el análisis. En esta tesis, la mayoría de los huevos que pudieron ser asignados a algún tipo de depredador resultaron consumidos por macromamíferos. Esta situación se repite en pastizales de Wisconsin, donde el depredador más importante en ambientes fragmentados resulta el mapache (*Procyon lotor*) (Nack 2002). En Nueva Zelanda ocurre algo parecido, con un predominio del gato doméstico (*Felis catus*) y un hurón (*Mustela furo*) (Sanders & Maloney 2002). La influencia negativa de la presencia del zorro colorado (*Vulpes vulpes*) para las aves que están anidando también es conocida (Tryjanowski et al. 2002). En nuestro caso, no pudimos determinar qué especies de macromamíferos son las que más utilizan este recurso como alimento, sin embargo, estudios referidos a la densidad de carnívoros en el área señalan que el zorro gris (*Lycalopex gymnocercus*) sería la especie de carnívoro más común en la reserva, seguido por el zorrino común (*Conepatus chinga*), el hurón menor (*Galictis cuja*) y el gato montés (*Oncifelis geoffroyi*), con abundancias significativamente inferiores (Luengos Vidal 2003). Las variaciones en la densidad de los macromamíferos en distintos sectores de la reserva son consistentes con algunas diferencias halladas en su

importancia relativa como depredadores de nidos en esta tesis. Así, por ejemplo, Luengos Vidal (2003) mostró que la densidad de zorro gris en los sectores de pastoreo moderado e intensivo considerados en esta tesis es mayor que en el área de La Toma, coincidiendo con una mayor tasa de depredación por macromamíferos en los primeros. A su vez, Casanave y colaboradores (2003) han reportado que en el Parque Tornquist el peludo es más abundante que la mulita y que ambas especies prefieren concentrar sus actividades en sectores con estepa graminosa baja, lo que coincide también con los sitios donde hubo mayor depredación por macromamíferos.

Diferentes estudios asignan distinta importancia a los micromamíferos como depredadores de huevos. Schmidt y colaboradores (2001b), por ejemplo, los señalan como los principales responsables de la depredación de nidos, mientras otros reportan un impacto muy bajo debido a los roedores (Baker et al. 1999). Estas diferencias se han atribuido a las características de los ambientes donde se llevan a cabo los estudios, ya que los roedores pequeños utilizan sitios de vegetación alta (Comparatore et al. 1996) para protegerse principalmente de depredadores aéreos y por este motivo su impacto suele ser mayor en este tipo de ambientes (Dion et al. 2000, Nack 2002). Esta situación es consistente con las diferencias en la importancia relativa de los micromamíferos como depredadores detectadas en esta tesis, con un efecto mayor de este grupo en el sector de La Toma, dominado por pastizales particularmente altos y cerrados, respecto de la zona de pastoreo intensivo. Los mamíferos más grandes, en cambio, seleccionarían sitios con menor densidad de vegetación que les permiten moverse con facilidad en búsqueda de alimento (Larivière & Messier 1998, Nack 2002). El porcentaje de depredación por micromamíferos (19,64 %) detectado en este trabajo podría reflejar, al menos en parte, la dificultad que representa el consumo de un huevo de codorniz para un mamífero pequeño. Pärt y Wretenberg (2002) encuentran que los roedores consumen huevos de plastilina pero no consiguen comer los huevos de codorniz. Esta situación ha sido advertida por Haskell (1995) quien postula que pequeñas ardillas de Norte América no serían capaces de comer los huevos de codorniz pero sí huevos más pequeños de aves típicas de bosques de Nueva York. En el área de estudio, el tamaño de los huevos de codorniz y de plastilina utilizados se encuentra en el centro del rango de variación de tallas de huevos de aves de pastizal que crían en la zona (Cozzani 2002). Sin embargo, es probable que su mayor tamaño en comparación con una parte de los huevos de aves silvestres, así como su cáscara más gruesa y resistente, no permitan que los incisivos de

pequeños roedores y marsupiales que se distribuyen en el parque los rompan. Los huevos de aves de pastizal en general tienen cáscaras más débiles comparadas con las de los huevos de codorniz y se ha observado que sus huevos son depredados por este grupo (Maier & DeGraaf 2000). De este modo, es posible que la importancia relativa de los micromamíferos como depredadores en el área estuviera subestimada y que su papel pudiera llegar a ser preponderante en el caso de especies con huevos pequeños como *Anthus correndera* o *Sicalis luteola* por ejemplo.

El papel de las aves como depredadores de huevos en ambientes de pradera suele ser considerado minoritario en comparación con la importancia de los mamíferos (Skagen et al. 1999, Eriksson 2001). Sin embargo existen casos en que las aves depredadoras toman un rol preponderante (Yahner & DeLong 1992, Zanette & Jenkins 2000, Willson et al. 2001). Willson y colaboradores (2001) encuentran que el chimango (*Milvago chimango*) es el depredador más importante de nidos artificiales en zonas de pradera y que las aves y los roedores afectarían el éxito de cría principalmente en sectores de bordes donde el pastizal entra en contacto con bosques. Esta rapaz tiene una amplia distribución y es frecuente en el área de estudio de esta tesis, donde utiliza tanto las áreas de pastizal como los bosques de especies exóticas para alimentarse y reproducirse (Zalba 2001). Si bien varios estudios fueron capaces de distinguir marcas de picos de aves en huevos de cerámica, plastilina o arcilla (Yahner & DeLong 1992, Zanette & Jenkins 2000, Eriksson 2001, Willson et al. 2001) en esta tesis las aves sólo pudieron ser fácilmente identificables por las evidencias dejadas en los restos de huevos de codorniz, lo que podría resultar en una subestimación de su importancia relativa.

La depredación de nidos naturales por ofidios también ha sido reportada en numerosos trabajos (Mahan 1956, Best 1978, Thompson et al. 1999, Renfrew & Ribic 2003). Miller y Knight (1993), trabajando en campos del centro de Alaska, observaron una tasa de éxito de cría inusualmente elevado para una especie de paseriforme que anida en el suelo y atribuyen este éxito a la ausencia de serpientes en el área. Sin embargo, Eriksson (2001), trabajando en Paraguay, no identificó eventos de depredación por reptiles en ensayos con huevos de codorniz y de arcilla y lo mismo ocurrió en los estudios de Zanette y Jenkins (2000), quienes emplearon huevos de plastilina en Australia. Vander Haegen y colaboradores (2002) reconocen también que las víboras no estuvieron bien representadas en su ensayo de depredación de huevos de codorniz en Washington.

Marini y Melo (1998) realizaron ensayos con 22 especies de serpientes en cautiverio y ninguna consumió huevos de codorniz, lo que los llevó a advertir que su incidencia en las pruebas basadas en nidos artificiales podría estar subestimada. En esta tesis la importancia de los ofidios como depredadores resultó mínima, aunque algunas marcas en huevos de plastilina muestran intentos de depredación de animales de este grupo. Además se debe considerar que al menos parte de los huevos ausentes podrían haber sido depredados por ofidios. Por lo tanto, si bien no se cuenta con una buena estimación de la incidencia de la depredación por ofidios, su efecto no debería ser despreciado en función de los antecedentes que prueban su importancia (Weatherhead & Blouin-Demers 2004). Algunos autores clasifican todos los huevos ausentes como depredados por víboras (Best 1978, Kozma & Mathews 1997), sin embargo esto les atribuiría una importancia muy grande y no confirmada fehacientemente. Best y Stauffer (1980) trabajando con nidos naturales, clasifican a los nidos depredados en los que no detectan restos de huevos ni signos de haber sido disturbados, como potencialmente depredados por ofidios, pequeños mamíferos o aves.

El porcentaje de huevos ausentes hallados en esta tesis (38,10 %) coincide con el 39 % hallado por Bergin y colaboradores (1997) en Iowa quienes también decidieron clasificar a estos huevos en una categoría separada de la depredación por ofidios, ya que su ausencia podría atribuirse también prácticamente a cualquiera de los otros grupos de depredadores. En los ensayos con animales en cautiverio desarrollados en el zoológico de Bahía Blanca se observó que tanto el zorro gris como el hurón menor con frecuencia tomaban los huevos que les eran ofrecidos y los llevaban al interior de sus madrigueras, mientras que en el campo se hallaron huevos con marcas de macromamíferos hasta a 10 m de los sitios donde originalmente habían sido colocados. Del mismo modo, Hernandez y colaboradores (1997) reportaron en Texas que el zorro gris (*Urocyon cinereoargenteus*) comía los huevos artificiales a distancia superiores a 25 m del nido y citan un trabajo no publicado que indica que casi el 100 % de los huevos depredados por zorro colorado eran trasladados lejos del nido artificial (n= 454 huevos). Según los análisis de esta tesis, los peludos también podrían comer todo el huevo de codorniz sin dejar rastro alguno y las aves posiblemente también tomen el huevo con su pico y lo coman en un sitio más favorable, donde se sientan a resguardo de otros depredadores.

Un aspecto interesante surge de la comparación de las observaciones en nidos artificiales con aquellas realizadas en nidos naturales. En estos últimos, la mayoría de los fracasos por depredación están asociados a la ausencia de los huevos o pichones, sin que queden rastros que permitan determinar la importancia relativa de los distintos grupos de depredadores, como ya ha sido reportado (Pärt & Wretenberg 2002). Restaría determinar si esta diferencia en el tipo de evidencias en nidos artificiales y naturales responde a la acción diferencial de distintos grupos de depredadores en cada caso.

La tasa de pisoteo por ganado resultó la segunda causa de fracaso de nidos en el estudio de Renfrew y colaboradores (2005). En este trabajo de tesis, afectó aproximadamente al 5 % de los nidos artificiales, pero ningún nido natural mostró signos de haber sufrido este efecto. Más allá del pisoteo y de los cambios en la vegetación que resultan en una mayor exposición de los nidos, los grandes herbívoros exóticos podrían tener una influencia directa sobre el éxito de cría, ya que recientemente se ha confirmado mediante el uso de cámaras, la depredación de nidos por grandes herbívoros como vacas y ovejas (Nack & Ribic 2005, Bolton et al. 2007). En general, este efecto siempre ha sido subestimado debido al desconocimiento de los investigadores, pero este hecho no debe ser minimizado ya que su posible impacto sobre las aves dependerá de la carga de ganado.

CONCLUSIONES

CONCLUSIONES

En vista de la notable reducción que han sufrido, y que sigue afectando a los ambientes de pastizal, se necesita con urgencia conocer el impacto de los usos productivos sobre su biodiversidad y determinar los alcances de los procesos de fragmentación y del efecto de borde sobre los escasos remanentes en buen estado de conservación. En particular resulta prioritario evaluar los factores que afectan a grupos de alta vulnerabilidad como las aves de pastizal, cuyo éxito reproductivo está directamente afectado por los cambios en la estructura de la vegetación.

Esta tesis muestra la fuerte asociación que existe entre los nidos de aves de pastizal con los manchones de pajonal que bordean los arroyos, donde se concentra la mayor parte de los nidos, pertenecientes principalmente a *Hymenops perspicillatus*, *Sicalis luteola* y *Pseudoleistes virescens*. Los flechillares, en cambio, exhiben una abundancia de nidos significativamente menor a pesar de su mayor representación en la superficie de la reserva. Las aves detectadas anidando en este último ambiente no sobrepasaron en general los diez nidos por especie. Tal es el caso de *Cistothorus platensis*, *Anthus correndera*, *Ammodramus humeralis* y *Sturnella loyca*, todas especies obligadas de pastizal. Estos resultados resaltan el valor de los sectores de pajonal de *Paspalum quadrifarium* y *Cortaderia selloana*, como sitios de cría a la vez que advierten sobre la vulnerabilidad a la que estarían expuestas las aves que dependen de los flechillares, en particular cuando esos ambientes se encuentran en zonas bajo alta presión de pastoreo.

El sobrepastoreo de los caballos cimarrones modifica la estructura y la composición de las comunidades vegetales, especialmente en los sectores de flechillar. Este cambio resulta en una vegetación más baja y menos densa que aumenta la visibilidad de los nidos y los expone a los depredadores. La depredación es la principal causa de fracaso de estos nidos y los nidos fallidos se encuentran consistentemente asociados a sitios con mayor porcentaje de suelo desnudo y del estrato más bajo de vegetación, además de presentar un valor de visibilidad tres veces superior que los exitosos. Los pajonales que por su baja palatabilidad prácticamente no son afectados por la herbivoría, se asociaron a las mayores tasas de supervivencia. Las aves de pastizal serían así altamente sensibles a niveles de pastoreo que resulten en la eliminación de la vegetación de mayor altura. El

efecto del pastoreo sobre cada especie dependerá de su intensidad y de si éstas utilizan pajonales, flechillares o ambos ambientes para anidar.

El resultado obtenido al comparar las tasas de depredación de nidos artificiales en sectores con diferentes intensidades de pastoreo antes y después del manejo de los herbívoros exóticos resulta alentador. En el año 2000, cuando el Parque Tornquist presentó gran densidad de caballos cimarrones, el área de pastoreo intensivo estaba claramente dominada por vegetación baja y mostraba una alta tasa de depredación de nidos artificiales. La reducción de la población de caballos en los años 2006 y 2007 estuvo asociada a un aumento en el éxito de cría que estaría asociado a una recuperación de la estructura vegetal. La reducción gradual de la herbivoría por herbívoros exóticos y su reemplazo por herbívoros nativos como el guanaco podría mejorar significativamente el valor de esta reserva y de otras áreas similares para la conservación de aves de pastizal.

El efecto de borde desde áreas intensamente pastoreadas hacia el interior de pastizales en buen estado de conservación sólo fue evidente en una de las zonas estudiadas (Clausura 2005) pero es un aspecto a tener en cuenta al momento de planificar medidas de conservación. En particular se trata de un factor que podría condicionar el valor de pequeños relictos de pastizal para la reproducción de aves de pastizal. Sin embargo en general la depredación pareció depender más de las condiciones locales (densidad y altura de la vegetación) que de la distancia a sectores más intensamente alterados.

Quedó demostrado que los nidos más protegidos tienen menos probabilidades de ser depredados y es lógico entonces suponer que su destino dependa también de la distribución y la abundancia de los distintos tipos de depredadores en la zona de estudio. Las causas de fracaso, en orden de importancia, fueron la ausencia de los huevos, la depredación por macromamíferos, micromamíferos y aves, los huevos pisados por el ganado, el efecto de depredadores no identificados y la acción de los ofidios. Distintas zonas eran afectadas en distinta medida por diferentes depredadores, dependiendo principalmente de la estructura de la vegetación. De cualquier modo los resultados deben ser tomados con cuidado debido a las limitaciones del uso de nidos artificiales que podrían llevar a conclusiones erróneas que subestimen (o sobreestimen) determinados grupos de depredadores. La diferencia en las tasas de éxito de nidos

naturales y artificiales también advierten acerca del riesgo de utilizar los experimentos con nidos artificiales como estimaciones del éxito de cría de nidos reales, mientras que sí serían una herramienta útil para comparar tasas de depredación entre tratamientos.

Como conclusión final se enfatiza que los pastizales son importantes hábitats de cría, alimentación y descanso de gran cantidad de aves residentes y migratorias. La reproducción es un estadio crítico y la estructura de la vegetación es un factor clave del que depende en gran medida su éxito de cría. Las actividades humanas inadecuadamente planificadas condicionan de manera crítica el valor de estos ambientes para la conservación de la biodiversidad, lo que a su vez compromete el funcionamiento del ecosistema completo. La conservación a largo plazo de la biodiversidad pampeana dependerá de un adecuado balance y de una apropiada organización territorial de sectores destinados a distintas actividades productivas, incluyendo áreas con cargas ganaderas reducidas o nulas que provean sitios de cría seguros para las aves de pastizal. Las áreas protegidas constituyen una parte esencial de ese sistema y deben ser puestas en valor a través de acciones de manejo efectivas y de su integración con el entorno. El Parque Provincial Ernesto Tornquist, en particular, enfrenta una serie de amenazas que incluyen la presión del avance de la urbanización y la creciente demanda de tierras para aprovechamiento humano y el efecto de ungulados y plantas exóticas invasoras. La información disponible resulta suficiente para emprender acciones de manejo que estén acorde con la importancia de esta área protegida. No hay excusas para la inacción.

BIBLIOGRAFÍA

BIBLIOGRAFÍA

- Aguilar T.M., R.I. Dias, A.C. Oliveira & R.H. Macedo 2008. Nest-site selection by Blue-black Grassquits in a Neotropical savanna: do choices influence nest success? *Journal of Field Ornithology* 79(1): 24-31.
- Altesor A., G. Piñeiro, F. Lezama, R.B. Jackson, M. Sarasola & J.M. Paruelo 2006. Ecosystem changes associated with grazing in subhumid South American grasslands. *Journal of Vegetation Science* 17: 323-332.
- Ammon E.M. & P.B. Stacey 1997. Avian nest success in relation to past grazing regimes in a montane riparian system. *The Condor* 99: 7-13.
- Anderson D.R. & K.P. Burnham 2002. Avoiding pitfalls when using information-theoretic methods. *Journal of Wildlife Management* 66(3): 912-918.
- Andrén H. 1992. Corvid density and nest predation in relation to forest fragmentation: a landscape perspective. *Ecology* 73(3): 794-804.
- Askins R.A. 1993. Population trends in grassland, shrubland, and forest birds in eastern North America. *Current Ornithology* 11: 1-34.
- Askins R.A., F. Chávez-Ramírez, B.C. Dale, C.A. Haas, J.R. Herkert, F.L. Knopf & P.D. Vickery 2007. Conservation of grassland birds in North America: Understanding ecological processes in different regions. *Ornithological monographs* n° 64, *The Auk* 124: 3.
- Azpiroz A.B. 2008. Grassland Birds in Natural and Cultivated Grasslands in the Northern Campos of Uruguay: Diversity Patterns, Responses to Vegetation Structure, and Nest Survival. Ph. D. University of Missouri, Saint Louis, Missouri. 132 pp.
- Azpiroz A.B. & J.G. Blake 2009. Avian assemblages in altered and natural grasslands in the Northern Campos of Uruguay. *The Condor* 111(1): 21-35.
- Baines D. 1990. The roles of predation, food and agricultural practice in determining the breeding success of the Lapwing (*Vanellus vanellus*) on upland grasslands. *Journal of Animal Ecology* 59(3): 915-929.
- Baker B.W., T.R. Stanley & J.A. Sedgwick 1999. Predation of artificial ground nests on White-Tailed Prairie Dog colonies. *The Journal of Wildlife Management* 63(1): 270-277.

- Batáry P., A. Báldi & S. Erdős 2007. The effects of using different species conservation priority lists on the evaluation of habitat importance within Hungarian grasslands. *Bird Conservation International* 17: 35-43.
- Beever E.A. & P.E. Brussard 2000. Examining ecological consequences of feral horse grazing using exclosures. *Western North American Naturalist* 60(3): 236-254.
- Bergin T.M., L.B. Best & K.E. Freemark 1997. An experimental study of predation on artificial nests in roadsides adjacent to agricultural habitats in Iowa. *The Wilson Bulletin* 109(3): 437-448.
- Berry L. & A. Lill 2003. Do predation rates on artificial nests accurately predict predation rates on natural nests? The effects of nest type, egg type and nest-site characteristics. http://www.publish.csiro.au/?act=view_file&file_id=MU02054.pdf
Emu 103: 207-214.
- Bertonatti C. & J. Corcuera 2000. Situación Ambiental Argentina 2000. Fundación Vida Silvestre Argentina. Buenos Aires. 440 pp.
- Best L.B. 1978. Field sparrow reproductive success and nesting ecology. *The Auk* 95(1): 9-22.
- Best L.B. & D.F. Stauffer 1980. Factors affecting nesting success in riparian bird communities. *The Condor* 82: 149-158.
- Bilenca D. & F. Miñarro 2004. Identificación de áreas valiosas de pastizal (AVPs) en las pampas y campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil. Fundación Vida Silvestre Argentina. Buenos Aires. 352 pp.
- Birdlife International 2008. El estado de conservación de las aves del mundo. Cambridge, UK: BirdLife International. www.birdlife.org/sowb
- Blums P., J.D. Nichols, J.E. Hines, M.S. Lindberg & A. Mednis 2005. Individual quality, survival variation and patterns of phenotypic selection on body condition and timing of nesting in birds. *Oecologia* 143(3): 365-376.
- Bolger D.T., M.A. Patten & D.C. Bostock 2005. Avian reproductive failure in response to an extreme climatic event. *Oecologia* 142: 398-406.
- Bolton M., N. Butcher, F. Sharpe, D. Stevens & G. Fisher 2007. Remote monitoring of nests using digital camera technology. *Journal of Field Ornithology* 78(2): 213-220.
- Boukhriss J., S. Selmi & S. Nourira 2009. Bird nest predation in a southern Tunisian oasis habitat: No evidence of ‘‘edge effect’’. *Acta Oecologica* 35: 174-181.
- Bowen B.S. & A.D. Kruse 1993. Effects of grazing on nesting by upland sandpipers in southcentral North Dakota. *Journal of Wildlife Management* 57(2): 291-301.

- Bowles M. 1993. Long-term grazing effects on sand prairie and grassland bird habitat at the savanna army depot: with recommendations for management and recovery. https://www.ideals.illinois.edu/bitstream/handle/2142/10656/inhsmiscv01993i0000_0_opt.pdf?sequence=2. University of Illinois at Urbana-Champaign Library.
- Britschgi A., R. Spaar & R. Arlettaz 2006. Impact of grassland farming intensification on the breeding ecology of an indicator insectivorous passerine, the Whinchat *Saxicola rubetra*: Lessons for overall Alpine meadowland management. *Biological Conservation* 130: 193-205.
- Brooks T.M., R.A. Mittermeier, C.G. Mittermeier, G.A.B. da Fonseca, A.B. Rylands, W.R. Konstant, P. Flick, J. Pilgrim, S. Oldfield, G. Magin & C. Hilton-Taylor 2002. Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology* 16(4): 910-923.
- Brua R.B. 1999. Ruddy duck nesting succes: do nest characteristics deter nest predation? *The Condor* 101: 867-870.
- Burgos J. 1968. El clima de la provincial de Buenos Aires en relación con la vegetación natural y el suelo. En: A.L. Cabrera (ed.), *Flora de la provincia de Buenos Aires*, 4(1): 33-100. Colección científica INTA. Buenos Aires. 619 pp.
- Burhans D.E. & F.R. Thompson 1999. Habitat patch size and nesting success of Yellow-breasted chats. *The Wilson Bulletin* 111(2): 210-215.
- Cabrera A.L. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. En: L.R. Parodi (ed.), *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Ganadería*, Tomo 2, Fascículo 2. Ed. ACME. Buenos Aires.
- Cagnolo L., S.I. Molina & G.R. Valladares 2002. Diversity and guild structure of insect assemblages under grazing and exclusion regimes in a montane grassland from Central Argentina *Biodiversity and Conservation* 11: 407-420.
- Canevari M. & O. Vaccaro 2007. *Guía de Mamíferos del Sur de América del Sur*. Ed. LOLA. Buenos Aires, 413 pp.
- Carman R.L. 1989. Nidos de Chingolo en altura. *Nuestras Aves* 18: 11-12.
- Carter G.M., M.L. Legare, D.R. Breininger & D.M. Oddy 2007. Nocturnal nest predation: a potential obstacle to recovery of a Florida Scrub-Jay population. *Journal of Field Ornithology* 78(4): 390-394.
- Casanave E.B., M.C. Manfredi & E.M. Luengos Vidal 2003. Ecología comportamental de los armadillos en un pastizal serrano. En: *Anales de las Segundas Jornadas*

- Interdisciplinarias del Sudoeste Bonaerense, Tomo 3, Pp. 115-125. EdiUNS, Editorial de la Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, 646 pp.
- Casañas H.E. 1997. Sobre la presencia de la Cachirla pálida *Anthus hellmayri* en la Provincia de Córdoba, Argentina. *El Hornero* 14: 270-273.
- Castellanos A. 1931. Aves del Valle de los Reartes (Córdoba). *El Hornero* 4(4): 361-391.
- Chalfoun A.D., M.J. Ratnaswamy & F.R. Thompson 2002a. Songbird nest predators in forest-pasture edge and forest interior in a fragmented landscape. *Ecological Applications* 12(3): 858-867.
- Chalfoun A.D., F.R. Thompson & M.J. Ratnaswamy 2002b. Nest predators and fragmentation: a review and meta-analysis. *Conservation Biology* 16: 306-318.
- Chase M.K. 2002. Nest site selection and nest success in a Song Sparrow population: the significance of spatial variation. *The Condor* 104: 103-116.
- Chebez J.C. 2008. Los que se van. Fauna Argentina Amenazada. Tomo I, Ed. Albatros, Buenos Aires, 315 pp.
- Chebez J.C. 2009. Otros que se van. Fauna Argentina Amenazada. Ed. Albatros, Buenos Aires, 552 pp.
- Clark R.G. & D. Shutler 1999. Avian habitat selection: pattern from process in nest-site use by ducks? *Ecology* 80(1): 272-287.
- Cody M.L. 1985. Habitat selection in grassland and open-country birds. En: M.L. Cody (ed.), *Habitat selection in birds*. Capítulo 6: 191-226. Academic press, New York, USA.
- Comparatore V.M., N.O. Maceira & C. Busch 1991. Habitat relations in *Ctenomys talarum* (Caviomorpha, Octodontidae) in a natural grassland. *Z. Saugetierkunde. International Journal of Mammalian Biology* 56: 112-118.
- Comparatore V.M., M.M. Martínez, A.I. Vassallo, M. Barg & J.P. Isacch 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(4): 228-237.
- Costanza R., R. d'Arge, R. de Groot, S. Farber, M. Grasso, B. Hannon, K. Limburg, S. Naeem, R.V. O'Neill, J. Paruelo, R.G. Raskin, P. Sutton & M. van den Belt 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253-260.

- Cozzani N. 2002. Efectos del pastoreo por caballos cimarrones sobre comunidades de aves del pastizal pampeano. Tesina de Licenciatura en Biología, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca. 49 pp.
- Cozzani N. & S.M. Zalba 2003. Efectos de una población de caballos cimarrones sobre las aves del Parque Tornquist (Sierra de la Ventana, Buenos Aires). En: Anales de las Segundas Jornadas Interdisciplinarias del Sudoeste Bonaerense, Tomo 3, Pp. 141-157. EdiUNS, Bahía Blanca, 646 pp.
- Cozzani N., R. Sánchez & S.M. Zalba 2004. Nidificación de la loica pampeana (*Sturnella defilippii*) en la provincia de Buenos Aires. El Hornero 19: 47-52.
- Cozzani N., S.M. Zalba, E. Mattos & R. Sarria 2008. Nidificación del Jilguero Austral (*Sicalis lebruni*) en Sierra de la Ventana, provincia de Buenos Aires. Nuestras Aves 53: 21-23.
- Cozzani N., S.M. Zalba & E. Mattos 2009. Nidificación de aves de pastizal en el Parque Provincial E. Tornquist. En: N.J. Cazzaniga y H.M. Arelovich (eds.), Ambientes y recursos naturales del sudoeste bonaerense: Producción, contaminación y conservación. Pp. 457-472. EdiUNS. Bahía Blanca, 514 pp.
- Daguerre J.B. 1936. Sobre nidificación de aves de la Provincia de Buenos Aires. El Hornero 6(2): 280-288.
- Davis S.K. 2005. Nest-site selection patterns and the influence of vegetation on nest survival of mixed-grass prairie passerines. The Condor 107(3): 605-616.
- de la Peña M.R. 2005. Reproducción de las aves Argentinas (con descripción de pichones). Ed. L.O.L.A., Buenos Aires.
- De Villalobos A.E. 2009. Invasión de *Pinus halepensis* en el Parque Provincial E. Tornquist en relación con el pastoreo de los caballos cimarrones. Tesis Doctoral en Biología. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- De Villalobos A.E. & S.M. Zalba (inédito). Continuous feral horses grazing and grazing exclusion in mountain pampean grasslands in Argentina. Aceptado en Acta Oecologica.
- DeGraaf R.M., T.J. Maier & T.K. Fuller 1999. Predation of small eggs in artificial nests: effects of nest position, edge, and potential predator abundance in extensive forest. The Wilson Bulletin 111(2): 236-242.
- Di Giacomo A.S. 2005. Áreas Importantes para la Conservación de las Aves en Argentina. Sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad. Temas de

- naturaleza y conservación 5: 1-514. Aves Argentinas / Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires.
- Di Giacomo A.S., A.G. Di Giacomo & J.C. Reboresca 2009. Factores que afectan la supervivencia de nidos de Yetapá de collar (*Alectrurus risora*) en un área protegida del Chaco oriental, Formosa, Argentina. Página 75, Resúmenes XIII Reunión Argentina de Ornitología. Tafí del Valle.
- Dion N., K.A. Hobson & S. Larivière 2000. Interactive effects of vegetation and predators on the success of natural and simulated nests of grassland songbirds. *The Condor* 102: 629-634.
- Doering A. & P.G. Lorentz 1916. Recuerdos de la expedición al Río Negro 1879. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba. Tomo XXI: 301-386.
- En: Zalba S.M. 2001. Efectos de la Forestación con Especies Exóticas sobre Comunidades de Aves del Pastizal Pampeano. Tesis Doctoral en Biología. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca 175 pp.
- Doiny Cabré P.C. & R. Lejarraga 2007. Aves de Sierra de la Ventana. Edición del autor, Bahía Blanca, 128 pp.
- Donald P.F., R.E. Green & M.F. Heath 2001. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceedings of The Royal Society, Biological Sciences* 268: 25-29.
- Donovan T.M., P.W. Jones, E.M. Annand & F.R. Thompson 1997. Variation in local-scale edge effects: mechanisms and landscape context. *Ecology* 78(7): 2064-2075.
- Duré Ruiz N.M., M.E. Mermoz & G.J. Fernández 2008. Effect of cowbird parasitism on brood reduction in the Brown-and-Yellow Marshbird. *The Condor* 110(3): 507-513.
- Eriksson L.M. 2001. Nest-predation at the edge: an experimental study contrasting two types of edges in the Dry Chaco, Paraguay. *CBM:s skriftserie* 3: 39-52.
- Estrada A., A. Rivera & R. Coates-Estrada 2002. Predation of artificial nests in a fragmented landscape in the tropical region of Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 106: 199-209.
- Evans K.L. 2004. The potential for interactions between predation and habitat change to cause population declines of farmland birds. *Ibis* 146: 1-13.
- Faaborg J., M. Brittingham, T. Donovan & J. Blake 1995. Habitat fragmentation in the temperate zone. En: T. Martin & D. Finch (eds.), *Ecology and management of Neotropical migratory birds*. Pp. 357-380. Oxford University Press, New York, USA.

- Filloy J. & M.I. Bellocq 2007. Patterns of bird abundance along the agricultural gradient of the Pampean region. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 120: 291-298.
- Fiorini V.D., A.A. Astié, D.T. Tuero & J.C. Reboreda 2005. Éxito reproductivo del Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*) en hospedadores de distinto tamaño corporal. *El Hornero* 20(2): 173-182.
- Fondell T.F. & I.J. Ball 2004. Density and success of bird nests relative to grazing on western Montana grasslands. *Biological Conservation* 117: 203-213.
- Fraga R.M. 1983. Parasitismo de cría del Renegrado, *Molothrus bonariensis* sobre el Chingolo, *Zonotrichia capensis*: Nuevas observaciones y conclusiones. *El Hornero* 12 N° extraordinario: 245-255.
- Frangi J.L. & O.J. Bottino 1995. Comunidades vegetales de la Sierra de la Ventana, Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata*, 71: 93-133.
- Freeman S., D.F. Gori & S. Rohwer 1990. Red-winged Blackbirds and Brown-headed Cowbirds: some aspects of a host-parasite relationship. *The Condor* 92: 336-340.
- Friedmann H. & L.F. Kiff 1985. The parasitic cowbirds and their hosts. *Proceedings Western Foundation of Vertebrate Zoology* 2: 225-304. En: Lowther P.E. 2009. Lists of victims and hosts of the parasitic cowbirds (*Molothrus*). Field Museum. <http://fml.fieldmuseum.org/aa/Files/lowther/CBList.pdf>.
- Fuller R.J. & S.J. Gough 1999. Changes in sheep numbers in Britain: implications for bird populations. *Biological Conservation* 91: 73-89.
- Gabelli F.M., G.J. Fernandez, V. Ferretti, G. Posse, E. Coconier, H.J. Gavieiro, P.E. Llambías, P.I. Peláez, M.L. Vallés & P.L. Tubaro 2004. Range contraction in the pampas meadowlark *Sturnella defilippii* in the southern pampas grasslands of Argentina. *Oryx* 38: 164-170.
- García C., D. Renison, A.M. Cingolani & E. Fernández-Juricic 2008. Avifaunal changes as a consequence of large-scale livestock exclusion in the mountains of Central Argentina. *Journal of Applied Ecology* 45: 351-360.
- Garibaldi L.A., M. Semmartin & E.J. Chaneton 2007. Grazing-induced changes in plant composition affect litter quality and nutrient cycling in flooding Pampa grasslands. *Oecologia* 151: 650-662.
- Gates J.E. & L.W. Gysel 1978. Avian nest dispersion and fledging success in field-forest ecotones. *Ecology* 59(5): 871-873.

- Gavio H.S. 1939. Excursión al Parque Provincial de Sierra de la Ventana. *El Hornero* 7: 255-259.
- Giambelluca L.A. 2001. Guía de ofidios bonaerenses. Edición del autor, La Plata 47 pp.
- Githiru M., L. Lens & W. Cresswell 2005. Nest predation in a fragmented Afrotropical forest: evidence from natural and artificial nests. *Biological Conservation* 123: 189-196.
- Gochfeld M. 1979. Brood parasite and host coevolution: interactions between Shiny Cowbirds and two species of Meadowlarks. *The American Naturalist* 113(6): 855-870.
- Goguen C.B. & N.E. Mathews 2001. Brown-Headed Cowbird behavior and movements in relation to livestock grazing. *Ecological Applications* 11(5): 1533-1544.
- Hanski I.K., T.J. Fenske & G.J. Niemi 1996. Lack of edge effect in nesting success of breeding birds in managed forest landscapes. *The Auk* 113(3): 578-585.
- Harter E. & S. Venturi 1909. Notes Sur les Oiseaux de la République Argentine. *Novitates Zoologicae* 16: 159-267.
- Haskell D.G. 1995. Forest fragmentation and nest predation: Are experiments with Japanese Quail eggs misleading? *The Auk* 112(3): 767-770.
- Haupt C., N.M. Duré Ruiz & M.E. Mermoz 2008. Éxito reproductivo del Dragón (*Pseudoleistes virescens*): Efecto del parasitismo de cría de los tordos (*Molothrus bonariensis* y *rufocaxillaris*). Página 117, Resúmenes XII Reunión Argentina de Ornitología, San Martín de los Andes.
- Herkert J.R., D.L. Reinking, D.A. Wiedenfeld, M. Winter, J.L. Zimmerman, W.E. Jensen, E.J. Finck, R.R. Koford, D.H. Wolfe, S.K. Sherrod, M.A. Jenkins, J. Faaborg & S.K. Robinson 2003. Effects of Prairie Fragmentation on the Nest Success of Breeding Birds in the Midcontinental United States. *Conservation Biology* 17: 587-594.
- Hernandez F., D. Rollins & R. Cantu 1997. Evaluating evidence to identify ground-nesting predators in west Texas. *Wildlife Society Bulletin* 25(4): 826-831.
- Hochachka W. 1990. Seasonal decline in reproductive performance of Song Sparrows. *Ecology* 71: 1279-1288.
- Hoover J.P., T.H. Tear & M.E. Baltz 2006. Edge effects reduce the nesting success of Acadian Flycatchers in a moderately fragmented forest. *Journal of Field Ornithology* 77(4): 425-436.

- Horn D.J., M.L. Phillips, R.R. Koford, W.R. Clark, M.A. Sovada & R.J. Greenwood 2005. Landscape composition, patch size, and distance to edges: interactions affecting duck reproductive success. *Ecological Applications* 15(4): 1367-1376.
- Houston C.S. & J.K. Schmutz 1999. Changes in bird populations on canadian grasslands. *Studies in Avian Biology* 19: 87-94.
- Hudson G.E. 1974. *Aves del Plata*. Libros de Hispanoamérica, Buenos Aires, 1° Ed. 1920. 361 pp.
- Isacch J.P. & M.M. Martínez 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.
- IUCN 2008. Red List of Threatened Species. www.iucnredlist.org (visitado el 10/12 de 2008).
- Johnson R.G. & S.A. Temple 1990. Nest predation and brood parasitism of tallgrass prairie birds. *Journal of Wildlife Management* 54: 106-111.
- Kelly J.P. 1993. The effect of nest predation on habitat selection by Dusky Flycatchers in limber pine-juniper woodland. *The Condor* 92: 83-93.
- Keyser A.J., G.E. Hill & E.C. Soehren 1998. Effects of forest fragment size, nest density, and proximity to edge on the risk of predation to ground-nesting passerine birds. *Conservation Biology* 12 (5): 986-994.
- Khoury F., M. Janaydeh & A.R. Al-Hmoud 2009. Nest placement and nesting success in two finch species colonizing a recently established plantation in an arid region. *Journal of Ornithology* 150: 29-37.
- King J.R. 1973. Reproductive relationships of the Rufous-collared Sparrow and the Shiny Cowbird. *The Auk* 90: 19-34.
- Kluza D.A. 1998. First record of Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*) in Yucatán, México. *The Wilson Bulletin* 110(3): 429-430.
- Knopf F.L. 1994. Avian assemblages on altered grasslands. *Studies in Avian Biology* 15: 247-257.
- Knopf F.L. 1996. Perspectives on grazing nongame bird habitats. En: P.R. Krausman, Ed. *Rangeland Wildlife, Society for Range Management*. Pp 51-58. Denver, USA.
- Knopf F.L. & J.R. Rupert 1999. Use of cultivated fields by breeding Mountain Plovers in Colorado. *Studies in Avian Biology* 19: 81-86.

- Kozma J.M. & N.E. Mathews 1997. Breeding bird communities and nest plant selection in chihuahuan desert habitats in South-Central New Mexico. *The Wilson Bulletin* 109(3): 424-436.
- Krapovickas S. & A.S. Di Giacomo 1998. Conservation of Pampas and Campos grasslands in Argentina. *Parks* 8: 47-53.
- Kristensen M.J. & J.L. Frangi 1995. La Sierra de la Ventana: una isla de biodiversidad. *Ciencia Hoy* 5(30): 25-34.
- Larivière S. & F. Messier 1998. Effect of density and nearest neighbours on simulated waterfowl nests: can predators recognize high-density nesting patches? *Oikos* 83(1): 12-20.
- Legendre P. & L. Legendre 1998. *Numerical Ecology*. 2° Eds. Elsevier Science B.V, Amsterdam. 853 pp.
- Lloyd P., R.M. Little & T.M. Crowe 2000. Investigator effects on the nesting success of arid-zone birds. *Journal of Field Ornithology* 71(2): 227-235.
- Long M.A. & C.M. Grassini 1997. Actualización del Conocimiento Florístico del Parque Provincial Ernesto Tornquist. Informe Final Convenio Ministerio de Asuntos Agrarios - Universidad Nacional del Sur. 257 pp.
- López Lanús B., P. Grillo, E. Coconier, A. Di Giacomo & R. Banchs 2008. Categorización de las aves de la Argentina según su estado de conservación. Informe de Aves Argentinas/AOP y Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable. Buenos Aires, Argentina.
- Lowther P.E. 2009. Lists of victims and hosts of the parasitic cowbirds (*Molothrus*). <http://fml.fieldmuseum.org/aa/Files/lowther/CBList.pdf>.
- Loydi A. & S.M. Zalba 2009. Feral horses dung piles as invasion windows in natural grasslands. *Plant Ecology* 201(2): 471-480.
- Luengos Vidal E.M. 2003. Estudio comparado de metodologías de captura y de estimación de las poblaciones de zorro pampeano: *Pseudalopex gymnocercus*. Tesis de Magíster en Biología. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca. 145pp.
- Maddox J.D. & P.J Weatherhead 2006. Nests without eggs: abandonment or cryptic predation? *The Auk* 123(1): 135-140.
- Mahan H.D. 1956. Nocturnal predation on Song Sparrow eggs by Milk Snake. *The Wilson Bulletin, General Notes* 68(3): 245.
- Maier T.J. & R.M. DeGraaf 2000. Predation on Japanese quail vs. House sparrow eggs in artificial nests: small eggs reveal small predators. *The Condor* 102: 325-332.

- Marini M.A. & C. Melo 1998. Predators of quail eggs, and the evidence of the remains: implications for nest predation studies. *The Condor* 100: 395-399.
- Marino G. 2008. Buenas prácticas ganaderas para conservar la vida silvestre de las pampas: una guía para optimizar la producción y conservar la biodiversidad de los pastizales de la Bahía Samborombón. 1° Ed., Bs. As., Aves Argentinas. 104 pp.
- Martin T.E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 453-487.
- Martin T.E. & J.J. Roper 1988. Nest predation and nest-site selection of a western population of the Hermit Thrush. *The Condor* 90: 51-57.
- Martin T.E. & P. Li 1992. Life history traits of open- vs. cavity-nesting birds. *Ecology* 73: 579-592.
- Martin T.E. 1993a. Nest predation and nest sites. New perspectives on old patterns. *BioScience* 43: 523-532.
- Martin T.E. 1993b. Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the dogmas. *The American Naturalist* 141: 897-913.
- Martin T.E. & G.R. Geupel 1993. Nest-monitoring plots: methods for locating nests and monitoring success. *Journal of Field Ornithology* 64(4): 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. 1998. Are microhabitat preferences of coexisting species under selection and adaptive? *Ecology* 79(2): 656-670.
- Martínez F.A., L. Gauna Añasco, J.C. Troiano, S. Nuñez, T. Rigonatto, A. Duchene, J. Juega Sicardi & J.M. Stancato 2000. Tinamiformes del Nordeste Argentino. Estado actual. Universidad Nacional del Nordeste, Comunicaciones Científicas y Tecnológicas.
- Mattos E., N. Cozzani & S.M. Zalba 2009. Biología reproductiva del Pico de Plata, *Hymenops perspicillatus*, en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Sierra de la Ventana). Página 160, Resúmenes XIII Reunión Argentina de Ornitología. Tafí del Valle.
- Mayfield H.F. 1961. Nesting success calculated from exposure. *The Wilson Bulletin* 73(3): 255-261.
- Melo C. & M.A. Marini 1997. Predação de ninhos artificiais em fragmentos de matas do Brasil central. *Ornitología Neotropical* 8: 7-14.

- Mermoz M.E. & J.C. Reboreda 1994. Brood parasitism of the Shiny Cowbird, *Molothrus bonariensis*, on the Brown-and-yellow marshbird, *Pseudoleistes virescens*. *The Condor* 96: 716-721.
- Mermoz M.E. & J.C. Reboreda 1998. Nesting success in Brown and Yellow Marshbirds: Effects of timing, nest site and brood parasitism. *The Auk*, 115(4): 871-878.
- Mermoz M.E. & G.J. Fernández 2004. Cuidado parental en una especie con cría cooperativa: el Pecho amarillo, *Pseudoleistes virescens*. Página 146, Resúmenes II Reunión Binacional de Ecología, XXI Reunión Argentina de Ecología, XI Reunión de la Sociedad de Ecología de Chile. Mendoza.
- Mezquida E.T. & L. Marone 2001. Factors affecting nesting success of a bird assembly in the central Monte Desert, Argentina. *Journal of Avian Biology* 32: 287-296.
- Mezquida E.T. & L. Marone 2002. Microhabitat structure and avian nest predation risk in an open Argentinean woodland: an experimental study. *Acta Oecologica* 23: 313-320.
- Mezquida E.T. & L. Marone 2003. Are results of artificial nest experiments a valid indicator of success of natural nests? *The Wilson Bulletin* 115: 270-276.
- Mezquida E.T. 2004. Patrones de orientación de los nidos de Passeriformes en una zona árida del centro-oeste de Argentina. *Ornitología Neotropical* 15: 145-153.
- Miller C.K. & R.L. Knight 1993. Does predator assemblage affect reproductive success in songbirds? *The Condor* 95(3): 712-715.
- Misenhelter M.D. & J.T. Rotenberry 2000. Choices and consequences of habitat occupancy and nest site selection in Sage Sparrows. *Ecology* 81(10): 2892-2901.
- Moore R.P. & W.D. Robinson 2004. Artificial bird nests, external validity, and bias in ecological field studies. *Ecology* 85(6): 1562-1567.
- Morrison S.A, D.T. Bolger & T.S. Sillett 2004. Annual survivorship of the sedentary Rufous-Crowned Sparrow (*Aimophila ruficeps*): no detectable effects of edge or rainfall in Southern California. *The Auk*, 121(3): 904-916.
- Mullin S.J. & R.J. Cooper 1998. The foraging ecology of the Gray Rat Snake (*Elaphe obsoleta spiloides*) - visual stimuli facilitate location of arboreal prey. *The American Midland Naturalist* 140(2): 397-401.
- Murphy M.T. 2003. Avian population trends within the evolving agricultural landscape of eastern and central United States. *The Auk* 120: 20-34.

- Nack J.L. 2002. Effects of predators and cattle on ground-nesting grassland birds in southwestern Wisconsin pastures. Master of Science (Wildlife Ecology). University of Wisconsin, Madison. 106 pp.
- Nack J.L. & C.A. Ribic 2005. Apparent predation by cattle at Grassland bird nests. *The Wilson Bulletin* 117(1): 56-62.
- Narosky T., S.A. Salvador & C.A. Saibene 1984. Especies nuevas o poco citadas para la Provincia de Buenos Aires, Argentina: *Asthenes modesta*, *Agriornis montana*, *Catamenia analis* y *Sicalis lebruni*. *El Hornero* 12: 209-211.
- Narosky T. & A.G. Di Giacomo 1993. Las aves de la Provincia de Buenos Aires: distribución y estatus. Asociación Ornitológica del Plata, Vázquez Mazzini Ed. y LOLA. Buenos Aires, 127 pp.
- Newton I. 2004. The recent declines of farmland bird populations in Britain: an appraisal of causal factors and conservation actions. *Ibis* 146: 579-600.
- O'Grady D.R., D.P. Hill & R.M.R. Barclay 1996. Nest visitation by humans does not increase predation on Chestnut-collared longspur eggs and young. *Journal of Field Ornithology* 67(2): 275-280.
- Ochoa de Masramon D. 1980. Contribución al estudio de las aves de San Luis. Tercera parte. *El Hornero* 12(1): 59-68.
- Ortega C.P., J.C. Ortega, C.A. Rapp & S.A. Backensto 1998. Validating the use of artificial nests in predation experiments. *The Journal of Wildlife Management* 62(3): 925-932.
- Pärt T. & J. Wretenberg 2002. Do artificial nests reveal relative nest predation risk on real nests? *Journal of Avian Biology* 33(1): 39-46.
- Partridge W.H. 1953. Observaciones sobre aves de las provincias de Córdoba y San Luis. *El Hornero* 10(1): 23-73.
- Paton P. 1994. The effect of edge on avian nest success how strong is the evidence? *Conservation Biology* 8: 17-26.
- Peer B.D., S.K. Robinson & J.R. Herkert 2000. Egg rejection by cowbird hosts in grasslands. *The Auk* 117(4): 892-901.
- Pérez C.H.F. & C.M. Grassini 1997. Peces, anfibios y reptiles del Parque Provincial E. Tornquist y del Sistema de Ventania: Estudios preliminares en números de especies y problemas de conservación. Primeras Jornadas de Investigación y Extensión UNS-Parque Provincial E. Tornquist. Editorial de la Universidad Nacional del Sur. 43-45.

- Peterjohn B.G. & J.R. Sauer 1993. North American Breeding Bird Survey Annual Summary 1990-1991. *Bird Population* 1: 1-15.
- Peterjohn B.G. & J.R. Sauer 1999. Population status of North American grassland birds from the North American Breeding Bird Survey, 1966-1996. *Studies in Avian Biology* 19: 27-44.
- Petrini R., V. Baglione & J.L. Robles 1997. Depredación sobre nidos en el suelo: un experimento con nidos artificiales en agrosistemas cerealistas. En: Actas de las XII Jornadas Ornitológicas Españolas, Almerimar (Almería). Pp.: 201-206. Almería: Instituto de Estudios Almerienses, 305 pp.
- Pietz P.J. & D.A. Granfors 2000. Identifying predators and fates of grassland passerine nests using miniature video cameras. *Journal of Wildlife Management* 64(1): 71-87.
- Renfrew R.B. 2002. The influence of patch and landscape characteristics on grassland passerine density, nest success, and predators in southwestern Wisconsin pastures. PhD, University of Wisconsin, USA. En: Nack J.L. 2002. Effects of predators and cattle on ground-nesting grassland birds in southwestern Wisconsin pastures. Master of Science (Wildlife Ecology). University of Wisconsin, USA. 106 pp.
- Renfrew R.B. & C.A. Ribic 2003. Grassland passerine nest predators near pasture edges identified on videotape. *The Auk* 120(2): 371-383.
- Renfrew R.B., C.A. Ribic & J.L. Nack 2005. Edge avoidance by nesting grassland birds: a futile strategy in a fragmented landscape. *The Auk* 122(2): 618-636.
- Ribic C.A., M.J. Guzy & D.W. Sample 2009. Grassland bird use of remnant prairie and Conservation Reserve Program fields in an agricultural landscape in Wisconsin. *The American Midland Naturalist* 161: 110-122.
- Ricklefs R.E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology* 9: 1-48.
- Ridgely R.S. & G. Tudor 1994. *The Birds of South America. Volume I: The Oscine Passerines*. University of Texas Press, Austin.
- Rotenberry J.T. & J.A. Wiens 1989. Reproductive biology of shrubsteppe passerine birds: geographical and temporal variation in clutch size, brood size, and fledging success. *The Condor* 91: 1-14.
- Salvador S.A. 1984. Estudio de parasitismo de cría del renegrado (*Molothrus bonariensis*) en Calandria (*Mimus saturninus*), en Villa María, Córdoba. *El Hornero* 12: 141-149.

- Salvador S.A. & S. Narosky 1984. Notas sobre nidificación de aves andinas en la Argentina. *El Hornero* 12: 184-188.
- Salvador S.A. & L.A. Salvador 1986. Notas sobre la reproducción del Misto (*Sicalis luteola*) en Córdoba, Argentina. *El Hornero* 12: 274-280.
- Sanders M.D. & R.F. Maloney 2002. Causes of mortality at nests of ground-nesting birds in the Upper Waitaki Basin, South Island, New Zealand: a 5-year video study. *Biological Conservation* 106: 225-236.
- Saracco J.E. & J.A. Collazo 1999. Predation on artificial nests along three edge types in a North Carolina bottomland hardwood forest. *The Wilson Bulletin* 111(4): 541-549.
- Sargent R.A., J.C. Kilgo, B.R. Chapman & K.V. Miller 1998. Predation of artificial nests in hardwood fragments enclosed by pine and agricultural habitats. *Journal of Wildlife Management* 62(4): 1438-1442.
- Saunders D.A., R.J. Hobbs & C.R. Margules 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5: 18-32.
- Schmidt K.A., J.R. Goheen & R. Naumann 2001a. Incidental nest predation in songbirds: behavioral indicators detect ecological scales and processes. *Ecology* 82(10): 2937-2947.
- Schmidt K.A., J.R. Goheen, R. Naumann, R.S. Ostfeld, E.M. Schaubert & A. Berkowitz 2001b. Experimental removal of strong and weak predators: mice and chipmunks preying on songbird nests. *Ecology* 82(10): 2927-2936.
- Scorolli A.L. 2007. Dinámica poblacional y organización social de caballos cimarrones en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Tesis Doctoral en Biología. UNS, Bahía Blanca.
- Sedgwick J.A. & F.L. Knopf 1988. A high incidence of Brown-headed Cowbird parasitism of Willow Flycatchers. *The Condor* 90: 253-256.
- Siikamaki P. 1998. Limitation of reproductive success by food availability and breeding time in Pied Flycatchers. *Ecology* 79(5): 1789-1796.
- Skagen S.K., T.R. Stanley & M.B. Dillon 1999. Do mammalian nest predators follow human scent trails in the shortgrass prairie? *The Wilson Bulletin* 111(3): 415-420.
- Smyth C.H. 1928. Descripción de una colección de huevos de aves Argentinas. *El Hornero* 4(2): 125-152.
- Söderström B. 1999. Artificial nest predation rate in tropical and temperate forest: a review of the effects of edge and nest site. *Ecography* 22: 455-463.

- Sokal R.R. & S.J. Rohlf 1981. Biometry, 2nd ed. WH Freeman, San Francisco, 832 pp.
- Stephens S.E., D.N. Koons, J.J. Rotella & D.W. Willey 2003. Effects of habitat fragmentation on avian nesting success: a review of the evidence at multiple spatial scales. *Biological Conservation* 115: 101-110.
- Sutter G.C. 1997. Nest-site selection and nest-entrance orientation in Sprague's Pipit. *Wilson Bulletin* 109(3): 462-469.
- Tadey M. 2008. Efecto del ganado sobre los niveles de polinización en especies vegetales del monte patagónico. *Ecología Austral* 18: 89-100.
- Temple S.A., B.M. Fevold, L.K. Paine, J. Undersander & D.W. Sample 1999. Nesting birds and grazing cattle: accomodating both on midwestern pastures. *Studies in Avian Biology* 19: 196-202.
- Thompson F.R. III, W. Dijak & D.E. Burhans 1999. Video identification of predators at songbird nests in old fields. *The Auk* 116(1): 259-264.
- Tryjanowski P., B. Goldyn & A. Surmacki 2002. Influence of the red fox (*Vulpes vulpes*, Linnaeus 1758) on the distribution and number of breeding birds in an intensively used farmland. *Ecological Research* 17: 395-399.
- Tubaro P.L. & F.M. Gabelli 1999. The decline of the pampas meadowlark: difficulties of applying the IUCN criteria to neotropical grassland birds. *Studies in Avian Biology* 19: 250-257.
- Vander Haegen W.M., M.A. Schroeder & R.M. DeGraaf 2002. Predation on real and artificial nests in shrubsteppe landscapes fragmented by agriculture. *The Condor* 104: 496-506.
- Verhulst S., J.H. Van Balen & J.M. Tinbergen 1995. Seasonal decline in reproductive success of the Great Tit: variation in time or quality? *Ecology* 76(8): 2392-2403.
- Vickery P.D., P.L. Tubaro, J.M. Cardoso Da Silva, B.G. Peterjohn, J.R. Herkert & R.B. Cavalcanti 1999a. Conservation of grassland birds in the western hemisphere. *Studies in Avian Biology* 19: 2-26.
- Vickery P.D., M.L. Hunter Jr. & J.V. Wells 1999b. Effects of fire and herbicide treatment on habitat selection in grassland birds in southern Maine. *Studies in Avian Biology* 19: 149-159.
- Vickery J.A., J.R. Tallwin, R.E. Feber, E.J. Asteraki, P.W. Atkinson, R.J. Fuller & V.K. Brown 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.
- Warren K.A. 2001. Habitat use, nest success, and management recommendations for grassland birds of the Canaan Valley National Wildlife Refuge, West Virginia. PhD thesis. College of Agriculture, Forestry and Consumer Sciences at West Virginia University, Morgantown, WV. 163 pp.
- Weatherhead P.J. & G. Blouin-Demers 2004. Understanding avian nest predation: Why ornithologists should study snakes. *Journal of Avian Biology* 35(3): 185-190.
- Weidinger K. 2002. Interactive effects of concealment, parental behaviour and predators on the survival of open passerine nests. *Journal of Animal Ecology* 71(3): 424-437.
- White G.C. & K.P. Burnham 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46: 120-139.
- Wiens J.A. 1973. Pattern and process in grassland bird communities. *Ecological Monographs* 43: 237-270.
- Wilcove D.S. 1985. Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds. *Ecology* 66(4): 1211-1214.
- Willebrand T. & V. Marcström 1988. On the danger of using dummy nests to study predation. *The Auk* 105: 378-379.
- Willson M., J.L. Morrison, K.E. Sieving, T.L. De Santo, L. Santisteban & I. Díaz 2001. Patterns of predation risk and survival of birds nests in a Chilean agricultural landscape. *Conservation Biology* 15(2): 447-456.
- Wilson G.R., M.C. Brittingham & L.J. Goodrich 1998. How well do artificial nests estimate success of real nests? *The Condor* 100: 357-364.
- Winter M., D.H. Johnson & J. Faaborg 2000. Evidence for edge effects on multiple levels in tallgrass prairie. *The Condor* 102: 256-266.
- Yahner R.H. & C.A. DeLong 1992. Avian predation and parasitism on artificial nests and eggs in two fragmented landscapes. *The Wilson Bulletin* 104(1): 162-168.
- Yahner R.H. & N.H. Piergallini 1998. Effects of microsite selection on predation of artificial ground nests. *The Wilson Bulletin* 110(3): 439-442.
- Yahner R.H. & C.G. Mahan 1999. Potential for predator learning of artificial arboreal nest locations. *Wilson Bulletin* 111(4): 536-540.
- Zalba S.M. 2001. Efectos de la Forestación con Especies Exóticas sobre Comunidades de Aves del Pastizal Pampeano. Tesis Doctoral en Biología. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca 175 pp.

- Zalba S.M. & N. Cozzani 2004. The impact of feral horses on grassland bird communities. *Animal Conservation* 7: 35-44.
- Zalba S.M., R. Sánchez y N.C. Cozzani. 2008. Priorities for the conservation of an endangered grassland bird: clues from its nesting biology. *Ornitología Neotropical* 20: 35-46.
- Zanette L. & B. Jenkins 2000. Nesting success and nest predators in forest fragments: A study using real and artificial nests. *The Auk* 117(2): 445-454.
- Zanette L. 2002. What do artificial nests tells us about nest predation? *Biological Conservation* 103: 323-329.

ANEXO

Listado de posibles depredadores de nidos naturales y artificiales cuya distribución abarca el Parque Provincial Ernesto Tornquist, basado en: Giambelluca (2001), Pardiñas y colaboradores (2004), Narosky e Yzurieta (2006) y Canevari y Vaccaro (2007).

CLASE MAMMALIA

Orden Didelphimorphia

Familia Didelphidae:

Thylamys pallidior – comadrejita enana

Monodelphis dimidiata – colicorto pampeano

Didelphys albiventris – comadreja overa

Lutreolina crassicaudata – comadreja colorada

Orden Xenarthra

Familia Dasypodidae:

Dasyopus hybridus – mulita pampeana

Chaetophractus villosus – peludo

Orden Carnivora

Familia Canidae:

Lycalopex gymnocercus – zorro gris

Familia Felidae:

Oncifelis geoffroyi – gato montés

Lynchailirus pajeros – gato del pajonal

Familia Mustelidae:

Conepatus chinga – zorrino común

Lyncodon patagonicus – huroncito

Galictis cuja – hurón menor

Orden Rodentia

Familia Caviidae:

Cavia aperea – cuis grande

Galea musteloides – cuis común

Microcavia australis – cuis chico

Familia Muridae (Cricetidae)

Akodon azarae – ratón de campo

Akodon molinae

Necomys benefactus

Oxymycterus rufus – hocicudo común o rojizo

Holochilus brasiliensis

Oligoryzomys flavescens

Calomys spp. – laucha

Phyllotis xanthopygus

CLASE AVES

Orden Falconiformes:

Familia Accipitridae:

Geranoaetus melanoleucus - águila mora

Elanus leucurus – milano blanco

Circus buffoni – gavián planeador

Circus cinereus – gavián ceniciento

Buteo polyosoma – aguilucho común

Familia Falconidae:

Polyborus plancus – carancho

Milvago chimango – chimango

Falco peregrinus – halcón peregrino

Falco femoralis – halcón plumizo

Falco sparverius – halconcito colorado

Orden Charadriiformes

Familia Charadriidae:

Vanellus chilensis - tero común

Orden Strigiformes

Familia Tytonidae

Tyto alba – lechuza de campanario

Familia Strigidae

Athene cunicularia – lechucita de las vizcacheras

Asio flammeus – lechuzón de campo

Orden Piciformes

Familia Picidae

Colaptes campestris – carpintero campestre

Orden Passeriformes

Familia Tyrannidae

Pitangus sulphuratus – benteveo común

Familia Icteridae

Molothrus bonariensis – tordo renegrado

CLASE REPTILIA

Familia Colubridae

Clelia rustica – culebra ratonera o culebra marrón

Philodryas patagoniensis - culebra ratonera

Liophis anomalus – culebra listada

Liophis elegantissimus – culebra de sierra de la ventana

Liophis poecilogyrus sublineatus– culebra verde y negra

Lystrophis dorbignyi – falsa yarará ñata

Lystrophis semicinctus – falsa coral

Oxyrhopus rhombifer rhombifer – falsa coral

Familia Viperidae

Bothrops ammodytoides – yarará ñata

Bothrops alternatus – yarará grande o víbora de la cruz

Extraído de:

Canevari M. & O. Vaccaro 2007. Guía de Mamíferos del Sur de América del Sur. Ed. LOLA.

Buenos Aires, 413 pp.

Giambelluca L.A. 2001. Guía de ofidios bonaerenses. Edición del autor, La Plata 47 pp.

Narosky T. & D. Yzurieta 2006. Aves de Argentina y Uruguay: guía para la identificación.

Vázquez Mazzini 15ª Ed. Buenos Aires.

Pardiñas U.F.J., A.M. Abba & M.L. Merino 2004. Micromamíferos (Didelphimorphia y Rodentia) del sudoeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina): taxonomía y distribución. Mastozoología Neotropical 11(2): 211-232.