

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA, GENÉTICA Y EVOLUCIÓN



**Estudio de la filopatría diferenciada por sexos en el Macá
Tobiano (*Podiceps gallardoï*), en las mesetas del oeste de
la provincia de Santa Cruz, Argentina**

Roxana Falconer

Director: Dr. Ignacio Carlos Roesler
Directora asistente: Dra. Bettina Mahler

Laboratorio de Ecología y Comportamiento Animal
(LEyCA)

Tesis de Licenciatura
Junio 2023



Pintura realizada por la artista Mónica Ciurria. Técnica mixta (año 2023).

Dedicado a mis abuelos José, Ester y Nelly. A mi familia humana y no humana. A los que ya no están.

A Juancri por el amor y apoyo.

A mi mamá que me bancó en las noches de estudio.

A mi papá que me inculcó el amor por la ciencia y, sobre todas las cosas, el amor por la curiosidad.

Índice

Resumen	2
Introducción	3
Objetivos e hipótesis.....	6
Materiales y Métodos.....	7
Área de estudio	7
Técnica de obtención de muestras y anillado	9
Análisis de filopatría	11
<i>Fidelidad a las mesetas</i>	11
<i>Fidelidad a las lagunas</i>	12
Puesta a punto del sexado molecular.....	12
Resultados.....	14
Fidelidad a las mesetas.....	14
Fidelidad a las lagunas.....	15
Sexado molecular	16
Discusión y conclusiones	17
Referencias bibliográficas.....	20
Agradecimientos	24

Resumen

El Macá Tobiano (*Podiceps gallardo*) es un ave acuática del orden Podicipediformes endémica de la Provincia de Santa Cruz, Argentina. Esta ave amenazada se reproduce en las lagunas de las mesetas basálticas precordilleranas y migra a los estuarios de la costa atlántica en invierno. Un número relativamente constante de individuos en cada una de las mesetas a lo largo de las temporadas reproductivas sugiere un comportamiento filopátrico a las mesetas. El objetivo de esta tesis fue estudiar la existencia de filopatría del Macá Tobiano a las mesetas donde reproduce, identificando diferencias entre los sexos en este comportamiento. Se utilizó un método de captura y recaptura, y se trabajó con una base de datos de individuos marcados y re-observados desde el año 2013 hasta el año 2022. Los resultados mostraron un comportamiento filopátrico del Macá Tobiano a las mesetas reproductivas, aunque la filopatría no fue total. En todas las mesetas se re-observaron individuos provenientes de otras mesetas y la proporción de estos individuos varió con las mesetas. No se pudo confirmar la filopatría diferencial por sexos debido a que no se pudieron realizar los sexados moleculares de forma exitosa. Por otro lado, se encontró que el Macá Tobiano no siempre repite las lagunas donde nidifica a lo largo de las temporadas, sino que esto depende de la disponibilidad de condiciones favorables para la nidificación. Los resultados sugieren que aunque existe una tendencia de los macáes a volver a la misma meseta en temporadas reproductivas subsiguientes, la filopatría no es estricta y probablemente dependa de las condiciones climáticas y ambientales que impactan en la disponibilidad de lagunas, alimento y plantas con las que construyen los nidos, condicionando la supervivencia y la reproducción.

Introducción

El Macá Tobiano (*Podiceps gallardoi*) es un ave acuática del orden Podicipediformes, un grupo monofilético de la clase Aves (Hackett et al. 2008). Fue descrita en 1974 a partir de un individuo colectado en la laguna de Los Escarchados, meseta de Las Vizcachas, en el extremo suroeste de Patagonia continental Argentina (Rumboll 1974). Durante los años 70's y 80's se exploraron otras mesetas del oeste de Santa Cruz, dando lugar a una estimación de la población global de entre 3.000 y 5.000 individuos (Fjeldsá 1986; Beltrán et al. 1992). Al suponerse poca alteración del hábitat y un gran número de individuos, se catalogó a la especie como casi amenazada / riesgo bajo desde 1994 hasta 2008 (BirdLife International 2023). Sin embargo, en base a un trabajo reciente (Roesler et al. 2012a), el Macá Tobiano fue recategorizado como En Peligro Crítico (BirdLife International 2023). Este trabajo mostró que entre 1985 y 2010 la población de Macá Tobiano había disminuido en un 80%.

Las amenazas que podrían explicar el declive del Macá Tobiano son múltiples. Por un lado, está afectado por factores bióticos como el aumento poblacional de la Gaviota Cocinera (*Larus dominicanus*), que ha expandido su distribución desde el litoral marino hacia la zona cordillerana y depreda tanto sus huevos como pichones (Erize 1983), la introducción en al menos 40 lagunas de la Meseta del Lago Strobel de un pez exótico como la Trucha Arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*), que compite directamente por el alimento y altera el ambiente (Lancelotti et al. 2016), la depredación de huevos, pichones, juveniles y adultos por el Visón Americano (*Neovison vison*) (Roesler et al. 2012b), y la competencia o interferencia con otras aves acuáticas en los sitios de anidación (Roesler et al. 2012a). Por otro lado, diversos factores abióticos también parecen impactar en las tendencias poblacionales del Macá Tobiano. Se ha observado un aumento en la temperatura máxima superior respecto de la media histórica, principalmente durante el verano, y una alta variabilidad en el número de días con viento fuerte que podrían representar una causa sustancial de pérdida de agua en las lagunas (Lancelotti et al. 2020). Esto trae como consecuencia una reducción significativa del hábitat reproductivo, forzando al Macá Tobiano a utilizar ambientes sub-óptimos, como lagunas con poco alimento, poca cobertura de plantas macrófitas y menor protección contra el viento, incrementando la pérdida de nidos construidos, que son derribados por las ráfagas (Roesler 2016).

El Macá Tobiano es considerado endémico nidificante de la Argentina donde pasa la época reproductiva, de primavera a comienzos de otoño, en lagos de las altas mesetas basálticas del oeste de Santa Cruz. Al llegar el otoño migra y pasa la época

de invernada en la costa atlántica, principalmente en los estuarios de los ríos Coyle y Gallegos, con uso accidental de la bahía San Julián y la desembocadura del río Santa Cruz, y como visitante marginal en Chile (Roesler 2015). Los datos de censos simultáneos en los ríos durante la invernada indicarían que casi la totalidad de la población de la especie se concentra en los estuarios (Roesler 2016).

La migración es una respuesta adaptativa a los entornos estacionales, que permite a los animales aprovechar la variación espacial en la fluctuación estacional de los recursos (Gauthreaux 1982). La decisión de cuándo y a dónde moverse es de suma importancia para la vida de las aves migratorias, y afecta desde la adquisición de alimentos y la evitación de condiciones climáticas adversas, hasta la formación de parejas, y es, por lo tanto, un determinante importante de la aptitud individual (Swingland y Greenwood 1983; Sharma et al. 2009). La capacidad de tomar decisiones migratorias óptimas debería, en consecuencia, estar sujeta a fuertes fuerzas selectivas (Prop et al. 2003). Frecuentemente estos movimientos son altamente predecibles, ya que los individuos de la población regresan a los mismos sitios siendo este fenómeno conocido como fidelidad al sitio o filopatría (Newton 2008). La fidelidad a los sitios o estrategias migratorias son una característica de los individuos, no de las poblaciones, y el grado de fidelidad puede variar entre las clases de edad, los sexos y las personalidades de cada ave (Clausen et al. 2017).

Estudios previos con especies de aves acuáticas han mostrado que se caracterizan por altos niveles de filopatría sesgada hacia las hembras, y que es probable que los machos sigan a las hembras después de haber formado pareja (Rohwer y Anderson 1988). Los machos pueden no aparearse con la misma hembra cada año y, por lo tanto, los machos individuales pueden reproducirse en lugares distantes de un año a otro (Anderson et al. 1992). Se ha hipotetizado que las diferencias entre sexos en este comportamiento están asociadas a la probabilidad de dispersión y a la distancia recorrida, que determinan cómo se distribuyen los miembros de una población en el tiempo y el espacio. Factores como el potencial para adquirir y defender territorios, las parejas disponibles y la evitación de la consanguinidad o la competencia entre padres e hijos modelan estos comportamientos (Waser y Jones 1983).

La filopatría puede generar la subdivisión en subpoblaciones reproductivas a pesar de la alta movilidad de las especies migratorias (Esler 2000), donde las diferencias entre sexos en el nivel de filopatría pueden desempeñar un papel en el grado de estructura genética observado (Sonsthagen et al. 2009). Con el tiempo, la

dispersión de machos contribuye a altos niveles de flujo génico en la población, mientras que la filopatría de las hembras genera una estructuración a nivel de ADN mitocondrial, de herencia materna (Sonsthagen et al. 2009). En un estudio reciente se ha encontrado una diferenciación genética en el ADN mitocondrial entre los individuos de Macá Tobiano de diferentes mesetas, lo que podría indicar un comportamiento filopátrico de los macáes a estas mesetas (Roesler 2016). Sin embargo, estas diferencias no se vieron reflejadas en el ADN nuclear, de herencia biparental (Mahler et al. 2019). Estas discrepancias podrían deberse a diferencias entre los sexos en los movimientos de dispersión (Greenwood y Harvey 1982).

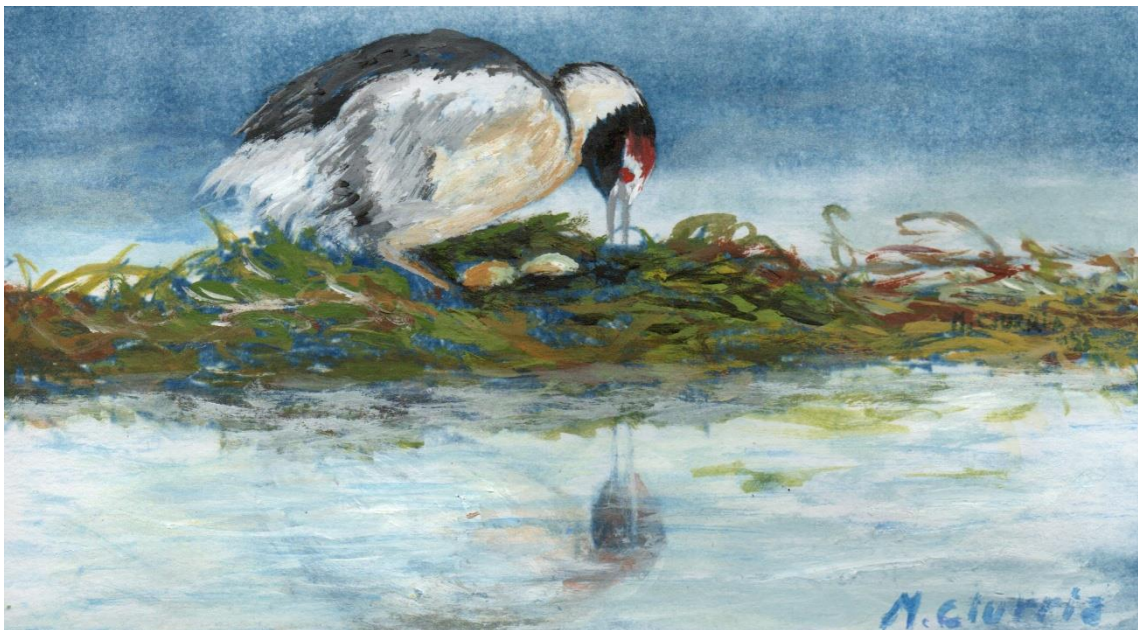
Las mesetas de altura son sitios puntuales, aislados y perfectamente delimitados (Fjeldså 1986). En el marco de la conservación de una especie críticamente amenazada como el Macá Tobiano es fundamental explorar las posibles subdivisiones poblacionales y, por lo tanto, ayudar a proteger aquellas poblaciones genéticamente diferentes (Frankham et al. 2004), conservando así el potencial adaptativo de la especie (Allendorf y Luikart 2007). La identificación de subpoblaciones genéticamente estructuradas permite definir unidades de manejo (Moritz 1994), cruciales para tomar medidas de conservación efectivas para la especie. Para una mejor comprensión del comportamiento migratorio del Macá Tobiano, se estudió la filopatría de los individuos mediante un método de marcado y recaptura.

Objetivos e hipótesis

El objetivo general de esta Tesis es estudiar la existencia de comportamiento filopátrico del Macá Tobiano a las mesetas reproductivas, identificando diferencias entre los sexos en este comportamiento. Se plantean las siguientes hipótesis:

- 1) Los macáes son filopátricos a las mesetas.
- 2) Únicamente las hembras son filopátricas a las mesetas.
- 3) Los macáes son filopátricos a las lagunas

Para poner a prueba estas hipótesis se utilizará un método de captura y recaptura, y se evaluará si las re-observaciones ocurren en la meseta de origen (i.e. meseta de captura). En presencia de comportamiento filopátrico, se espera un mayor número de individuos re-observados en la meseta de origen que fuera de origen. Además, se evaluará si estas re-observaciones ocurren en las mismas lagunas en las que los individuos fueron marcados.



Pintura realizada por la artista Mónica Ciurria. Técnica mixta (año 2023).

Materiales y Métodos

Área de estudio

El estudio se realizó en el ambiente reproductivo del Macá Tobiano, donde nidifica formando colonias en lagunas de mesetas de altura del oeste de Santa Cruz, ubicadas en paralelo a la cordillera de los Andes desde los 47°S hasta los 51°S. De norte a sur, las mesetas son las del Lago Buenos Aires, del Asador, del Lago Strobel, Cerro Ventana, El Moro, de La Siberia o Lago San Martín, del Lago Viedma, Mata Amarilla y de Las Vizcachas Aires (Figura 1). Tienen una variación altitudinal de entre 500 y 1500 msnm y una superficie que varía entre 30 y 2900 km². Contienen un número variable de lagos y lagunas de origen basálticos y depresiones sedimentarias, mayormente endorreicas, que acumulan agua del deshielo (Roesler et al. 2012a). La meseta del Lago Strobel posee el mayor número de cuerpos de agua, con ~1100 lagos y lagunas (Lancelotti 2009), mientras que las mesetas Las Vizcachas, El Moro y Mata Amarilla (en orden decreciente) poseen apenas unas pocas decenas de lagunas. El resto de las mesetas tiene un número generalmente mayor a las 100 lagunas (Johnson 1997). Estudios previos indican que la dinámica de este sistema lacustre está controlada principalmente por las precipitaciones en forma de nieve (Lancelotti et al. 2009), con una precipitación media anual de <300 mm.

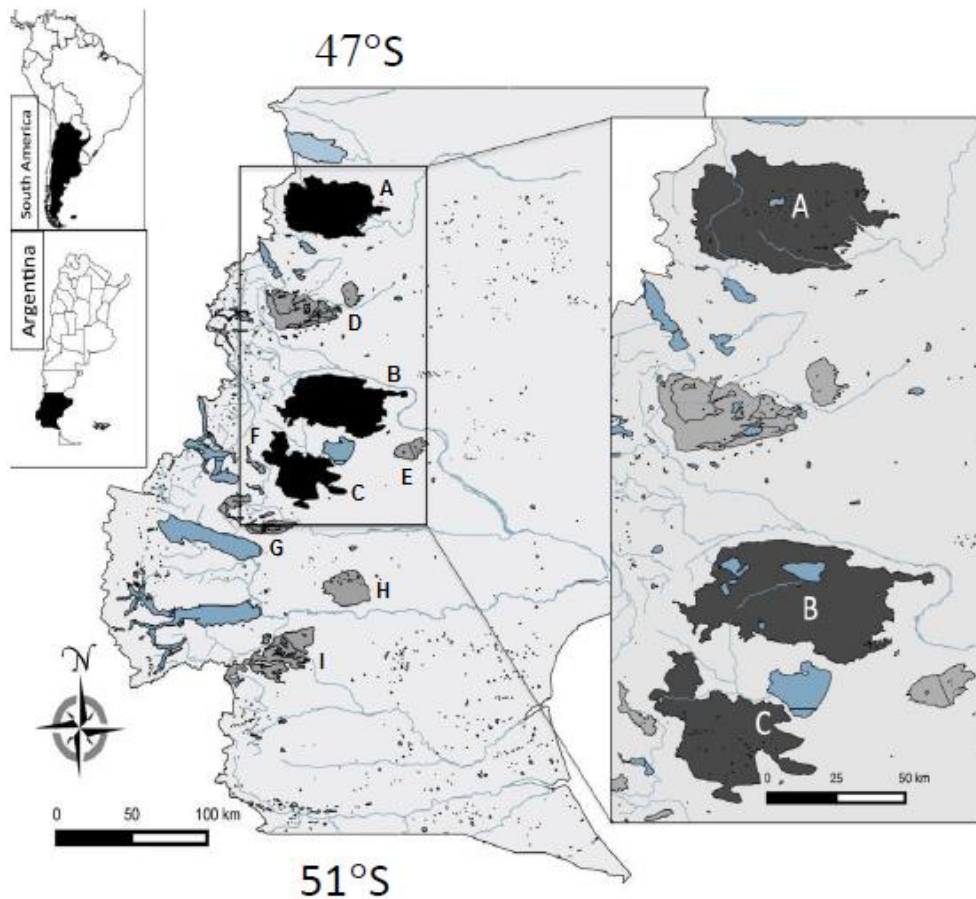


Figura 1: Mapa de la ubicación de las mesetas de altura del oeste de la provincia de Santa Cruz, resaltando aquellas donde se realizó la captura y recaptura: A) del Lago Buenos Aires; B) del Lago Strobel; C) La Siberia o San Martín; D) del Asador; E) Cerro Ventana; F) El Moro; G) del Lago Viedma; H) Mata Amarilla; I) de Las Vizcachas. Imagen extraída de Roesler (2016).

Las características fisicoquímicas del agua de las lagunas están determinadas principalmente por la composición del lecho rocoso subyacente, que da como resultado una amplia diversidad de características limnológicas (Lancelotti et al. 2009). El Macá Tobiano nidifica en lagos con características específicas; se mostró una clara asociación de esta especie con lagos de tamaño mediano (0,05 - 0,7 km²), con una combinación de plantas macrófitas emergentes adyacentes a áreas de aguas abiertas y de baja conductividad. Esta preferencia de hábitat específico responde a los requisitos de reproducción y alimentación (Lancelotti et al. 2009). Las plantas macrófitas se constituyen en su mayoría por vinagrilla (*Myriophyllum quitense*), material estructural con el que el Macá Tobiano construye el nido sobre la densa alfombra de vegetación (Fjeldsá 1986). La aparición de macrófitas depende fuertemente de los niveles de agua, que fluctúan mucho en la región. El Macá Tobiano muestra una

adaptabilidad dinámica a estas fluctuaciones, al seleccionar lagos con condiciones adecuadas de macrófitas para las colonias (Lancelotti et al. 2009). La región se caracteriza por su clima extremo, con tormentas de viento dominantes del oeste con velocidades de hasta 150 km/h (Paruelo et al. 1998) que provocan que las macrófitas y los nidos sean frecuentemente barridos en los lagos desprovistos de protección (Roesler et al. 2012a).

Debido a que muchas de estas lagunas tienen cantidades excepcionalmente grandes de especies de aves coloniales y albergan cantidades significativas de Macá Tobiano, algunas mesetas (del Lago Buenos Aires, Asador y del Lago Strobel) se consideran Áreas Importantes para las Aves (IBA; Imberti 2005).



Figura 2: Campamento del trabajo en la laguna Rodríguez 16, Meseta del Lago Strobel, marzo de 2021. Foto: Tamara Zalewski.

Técnica de obtención de muestras y anillado

Desde el año 2013 hasta el 2022, se realizaron las capturas de individuos para su marcado y para la toma de datos morfológicos (peso y tamaño) y muestras de sangre para los estudios genéticos (Figura 3), y los censos poblacionales. Las capturas para el marcado de individuos de Macá Tobiano se llevaron a cabo en las lagunas de la meseta del Lago Strobel, del Lago Buenos Aires y La Siberia (Figura 1), donde albergan la mayor parte de la población. En los meses de marzo y abril, previo a la migración a los estuarios, se siguió el protocolo propuesto por Roesler (2016)

(Figura 3). Se requirió un bote inflable a remo para dos personas para aproximarse a los macáes, un reflector potente para encandilarlos y una red de mano (tipo copo de pesca) para capturarlos. Se trabajó durante las noches sin luna para evitar la claridad y reflejo de la luz que ésta provoca en los trajes secos de neopreno. Con el fin de evitar estrés en los animales, se realizaron hasta tres intentos de captura (ingresiones a la laguna) de alrededor de 20 min, por un lapso no mayor a 3 hs en total por noche. Normalmente se capturaron 1 o 2 individuos por intento y se los colocó en una bolsa de tela limpia y seca para protegerlos. Luego de ser capturados, los individuos fueron llevados a la costa donde se realizó el marcado y la toma de datos y muestras. Para el marcado (anillado) fueron colocados anillos plásticos coloreados en tibia-tarso (Figura 3B), siguiendo un código de colores por meseta: amarillo (del Lago Buenos Aires), verde (del Lago Strobel) y blanco (La Siberia). Si los individuos eran adultos se anillaba la pata derecha y si eran juveniles, la pata izquierda. Cada anillo posee un código de identificación individual.

Durante la manipulación de los individuos, se tomó una pequeña muestra de sangre (aprox. 50 μ l) mediante punción en la arteria braquial con una aguja 31G (siguiendo a Owen 2011). La sangre se recogió con un tubo capilar heparinizado (Figura 3C), se mezcló inmediatamente en buffer de lisis (100 mM TRIS, 100 mM EDTA, 10 mM NaCl, 2% SDS) y se almacenó a temperatura ambiente hasta el análisis en laboratorio. Se cuenta con 41 muestras de sangre de individuos de Macá Tobiano de dos mesetas reproductivas: del Lago Strobel (n=19) y del Lago Buenos Aires (n=22). No se cuenta con muestras de sangre para individuos que se anillaron en la meseta La Siberia.

Los censos se realizaron durante la temporada reproductiva, de diciembre a abril. Se censaron varias lagunas por día y a cada una de ellas se la monitoreó desde distintos puntos estratégicos para cubrir toda la superficie utilizando binoculares (10x42) y telescopios monoculares (20-60x). Se observó el número de individuos total presente en la laguna, se buscaron individuos marcados y una vez detectados, se anotó color, ubicación en el ave (pata izquierda/derecha) y número del anillo. Durante la temporada 2020-2021, participé de los censos poblacionales (Figura 2), anillado y toma de muestras.



Figura 3: Tareas realizadas durante la manipulación de los macáes. A) Toma del peso con una pesola mientras el individuo permanece dentro de una bolsa de tela; B) Marcado con anillo plástico en tibia-tarso; C) Punción en la arteria braquial y recolección de la sangre con un capilar heparinizado; D) Trabajo en equipo durante la noche. Fotos: Tamara Zalewski y Pablo Hernández.

Análisis de filopatría

Fidelidad a las mesetas

La proporción de individuos re-observados en cada meseta se analizó utilizando el registro de individuos identificados de acuerdo al color y número del anillo. Los individuos fueron asignados a su meseta de origen cuando eran re-observados en la misma meseta donde habían sido anillados.

Se contabilizó el número de individuos anillados re-observados acumulados en las sucesivas campañas para la Meseta del Lago Buenos Aires, del Lago Strobel y de La Siberia. Se calculó el número y porcentaje de individuos re-observados en su meseta de origen y fuera de su meseta de origen para el total de individuos y para cada una de las mesetas por separado. Para evaluar si las re-observaciones eran más

frecuentes en las mesetas de origen que lo esperado por azar se realizó una prueba de chi-cuadrado.

Fidelidad a las lagunas

Se contabilizaron el número de individuos re-observados en la laguna donde originalmente habían sido anillados y el número de individuos observados que habían sido anillados en otras lagunas. Para evaluar si los individuos eran re-observados en las lagunas de origen en mayor proporción que por azar, se realizó una prueba de chi-cuadrado.

A aquellos individuos que lograron ser identificados con el número del anillo en años consecutivos, se les hizo un seguimiento a lo largo de las campañas para ver la elección de meseta y laguna para nidificar.

Puesta a punto del sexado molecular

Se utilizaron muestras de ADN extraídas de sangre de Macá Tobiano (n=7) provenientes de animales encontrados muertos en la meseta La Siberia, que habían sido sexados previamente mediante necropsias. Para realizar el sexado molecular de los individuos se siguió el protocolo de Ellegren (1996), que consiste en la amplificación de un fragmento de ADN de los cromosomas sexuales Z y W. Los alelos de diagnóstico ligados al sexo se amplificaron probando los conjuntos de primers universales para sexado P8/P2 (Griffiths et al. 1998), F2/R2 (Quintana et al. 2003), 2718R/255F (Fridolfsson y Ellegren 1999), 1237L/1237H (Kahn et al. 1998) y 2945F/cfR/3224R (Bertellotti et al. 2002). Las amplificaciones se realizaron en volúmenes de reacción de 10 µl utilizando 50-100 ng de ADN, primers directos e inversos 10 µM, dNTPs 1 mM, MgCl₂ 50 mM y Taq-polimerasa 2.5 U/ml. Para la amplificación se utilizaron los primers en las siguientes condiciones:

A) P2/P8, F2/R2, 2718R/2550F y 1237L/1237H: se variaron distintas temperaturas de annealing. Se probaron los cuatro conjuntos de primers a 47°C, luego F2/R2, 2718R/2550F y 1237L/1237H a 50°C, y 1237L/1237H a 51°C. También se variaron las concentraciones de ADN (200-400 ng) y de primers (25 µM).

B) 2718R/2550F: se realizaron dos curvas de MgCl₂, la primera de 4/ 5/ 6.5/ 8 mM con una temperatura de annealing de 50°C y la segunda de 6.5/ 8/ 10/ 12.5 mM con una temperatura de annealing de 40°C. Se variaron las concentraciones de ADN (200-400 ng) y de primers a 25 µM.

Para los casos A y B el protocolo de amplificación se configuró de la siguiente forma: un paso de desnaturalización inicial de 95°C durante 5 min. Luego se realizaron 35 ciclos con desnaturalización a 95°C durante 30 seg, temperatura de annealing dependiendo de cada caso durante 30 seg y extensión a 72°C durante 40 seg, seguido de una extensión final de 15 min a 72°C.

C) 2945F/cfR/3224R: el protocolo aplicado fue un paso de desnaturalización inicial de 94 °C durante 2 min. Luego un ciclo de desnaturalización a 94°C durante 2 min, annealing de 55°C durante 30 seg y extensión a 72°C durante 1 min, seguido de 34 ciclos de desnaturalización a 92°C durante 30 seg, annealing a 50°C durante 30 seg y extensión a 72 °C durante 40 seg, seguido de una extensión final de 5 min a 72°C.

Todos los productos de amplificación se separaron en geles de agarosa al 3% teñidos con GelRed®. La presencia de una banda indica machos (ZZ), mientras que dos bandas indican hembras (ZW).

Resultados

Desde el año 2012 hasta diciembre de 2022 se lograron anillar 82 individuos en total, de los cuales 43 fueron anillados en la meseta del Lago Strobel (MLS), 31 en la meseta del Lago Buenos Aires (MLBA) y 8 en la meseta La Siberia (MSi) (Tabla 1). De la totalidad de individuos anillados, se re-observaron 44 individuos (53,65%) en temporadas reproductivas posteriores al anillado.

Tabla 1. Número de individuos anillados acumulados para las mesetas del Lago Buenos Aires, del Lago Strobel y La Siberia.

Meseta	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022
Del Lago Buenos Aires	8	8	15	24	24	31	31	31	31	31	31
Del Lago Strobel	0	0	3	5	5	21	33	33	33	43	43
La Siberia	0	0	0	0	0	0	8	8	8	8	8

Fidelidad a las mesetas

La re-observación de individuos anillados en sus mesetas de origen fue mayor a lo esperado por azar ($X^2 = 20.45$, $p < 0.001$, Tabla 2). Al analizar las mesetas por separado, se observó que las re-observaciones en la MLS (35/43, Tabla 3) fueron más frecuentes que en la MLBA (9/31, Tabla 4). No se re-observaron individuos anillados en la MSi (0/8). Los individuos re-observados en la MLS fueron anillados mayoritariamente en esa meseta (32/35, $X^2 = 24.03$, $p < 0.001$, Tabla 4). Hubo tres registros de individuos fuera de origen: uno anillado originalmente en la MLBA y dos en la MSi. De los individuos re-observados en la MLBA no hubo una mayor probabilidad de provenir de esa meseta (5/9, $X^2 = 0.31$, $p = 0.58$, Tabla 4). Los cuatro individuos observados fuera de origen habían sido anillados en la MLS.

Tabla 2. Número de individuos anillados re-observados en temporadas sucesivas en sus mesetas de origen y fuera de ellas.

Campañas	2014/ 2015	2016/ 2017	2017/ 2018	2018/ 2019	2019/ 2020	2020/ 2021	2021/ 2022	2022/ 2023	Total
Meseta de origen	1	3	7	8	4	7	6	1	37
Fuera de origen	0	0	0	1	0	2	3	1	7
Total	1	3	7	9	4	9	9	2	44

Tabla 3. Re-observaciones de individuos anillados en la Meseta del Lago Strobel. Se indica si los individuos fueron anillados originalmente en esa o en otras mesetas.

Campañas	2014/ 2015	2016/ 2017	2017/ 2018	2018/ 2019	2019/ 2020	2020/ 2021	2021/ 2022	2022/ 2023	Total
Meseta de origen	0	0	7	8	3	7	6	1	32
Fuera de origen	0	0	0	1	0	2	0	0	3
Total	0	0	7	9	3	9	6	1	35

Tabla 4. Re-observaciones de individuos anillados en la Meseta del Lago Buenos Aires. Se indica si los individuos fueron anillados originalmente en esa o en otras mesetas.

Campañas	2014/ 2015	2016/ 2017	2017/ 2018	2018/ 2019	2019/ 2020	2020/ 2021	2021/ 2022	2022/ 2023	Total
Meseta de origen	1	3	0	0	1	0	0	0	5
Fuera de origen	0	0	0	0	0	0	3	1	4
Total	1	3	0	0	1	0	3	1	9

Fidelidad a las lagunas

A lo largo de los años de monitoreo del Macá Tobiano, se observaron colonias reproductivas en diversas lagunas de la MLS. No hubo asociación entre las lagunas en las que los individuos anillados fueron re-observados y las lagunas en las que habían sido anillados ($X^2 = 0,03$, $p = 0.86$). Lo mismo ocurrió en la MLBA donde solamente uno de los cinco individuos re-observados en esa meseta nidificó en la misma laguna en la que se realizó la captura (Tabla 5).

Tabla 5. Re-observación de individuos nidificando en las lagunas de su meseta de origen. Se diferencia la laguna de anillado de otras lagunas de la meseta.

Campañas	2014/ 2015	2016/ 2017	2017/ 2018	2018/ 2019	2019/ 2020	2020/ 2021	2021/ 2022	2022/ 2023	Total
Lagunas de la Meseta del Lago Strobel									
Laguna de anillado	0	0	0	7	0	3	4	1	15
Otra laguna	0	0	7	1	2	4	2	0	16
Lagunas de la Meseta del Lago Buenos Aires									
Laguna de anillado	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Otra laguna	0	3	0	0	1	0	0	0	4

Este patrón general pudo registrarse detalladamente en algunos individuos que fueron re-observados durante más de dos años. Dos de ellos fueron anillados en edad adulta en la campaña 2016/17 en la laguna Rodríguez 19 (MLS) y se los encontró en las campañas 2018/19, 2020/21 y 2021/22 nidificando en la misma laguna. Un tercer individuo fue anillado en edad juvenil en la laguna Rodríguez 19 (MLS) y re-observado en las dos campañas siguientes en la misma meseta, pero nidificando en lagunas distintas cada año. Hay un único registro de un individuo adulto anillado en la MLS en

la campaña 2020/21 que luego fue visto nidificando en la MLBA en las temporadas subsiguientes en dos lagunas diferentes.

Sexado molecular

La determinación del sexo del Macá Tobiano resultó no concluyente para ninguno de los protocolos probados en la puesta a punto. Para todos los sets de primers probados, se logró amplificar únicamente un fragmento, por lo que no se pudieron discriminar machos de hembras (Figura 4). A modo de ejemplo, el gel de la figura corresponde a la amplificación de siete muestras de ADN (tres hembras y cuatro machos). El gel A corresponde al set de primers 2718R/2550F y el gel B corresponde al set de primers 1237L/1237H, en ambos casos la temperatura de *annealing* fue 50°C.

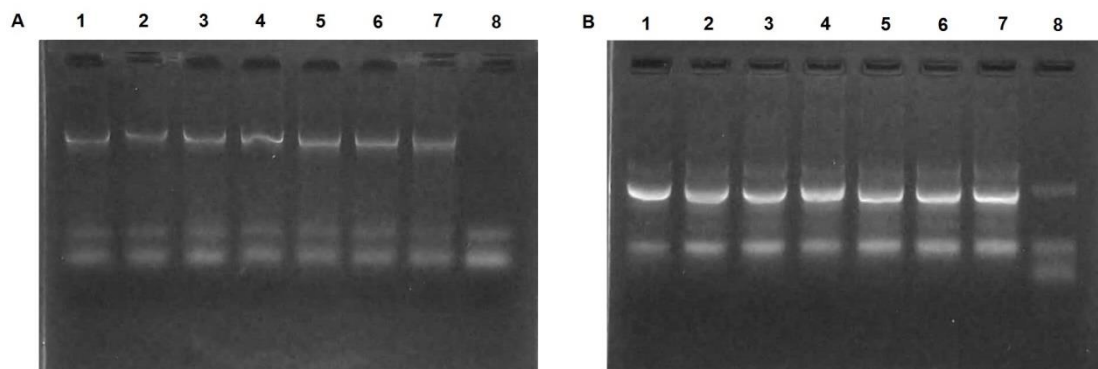


Figura 4: Amplificaciones de muestras de ADN de *P. gallardoi* obtenidas de individuos previamente sexados mediante necropsias. Set de primers utilizado: A. 2718R/2550F, B. 1237L/1237H. 1) Hembra, 2) Hembra, 3) Macho, 4) Hembra, 5) Macho, 6) Macho, 7) Macho, 8) Control.

Dado que la puesta a punto no fue exitosa, no se procesaron las 41 muestras de sangre obtenidas desde el año 2013 hasta el 2022.

Discusión y conclusiones

La información obtenida en este trabajo a partir de las re-observaciones de individuos suma evidencias a favor del comportamiento filopátrico del Macá Tobiano a las mesetas en la época reproductiva. Sin embargo, la filopatría observada fue parcial. En todas las mesetas donde se efectuaron re-observaciones se encontraron individuos provenientes de otras mesetas.

Estudios previos que analizaron el comportamiento filopátrico a nivel molecular encontraron evidencias de diferenciación genética a nivel de ADNmt (Roesler 2016), pero no a nivel de ADN nuclear (Mahler et al. 2019) entre mesetas. Este patrón se corresponde con lo esperado para un comportamiento filopátrico en hembras, pero no en machos. Al regresar a sus mesetas de origen para nidificar, las hembras transmiten sus variantes mitocondriales (de herencia materna) a su descendencia, generando linajes mitocondriales asociados a las mesetas reproductivas. Los machos, que no poseen un comportamiento filopátrico, generan flujo génico entre mesetas, que se refleja en una ausencia de diferenciación a nivel de ADN nuclear (de herencia biparental). Esta filopatría diferencial entre sexos se observó en otras especies de aves acuáticas (Familia Anatidae) donde se observaron linajes mitocondriales diferenciados, con subdivisiones que coinciden con patrones filogeográficos (Zink y Barrowclough 2008, Peters et al. 2012).

Lamentablemente no pudimos confirmar si el comportamiento filopátrico del Macá Tobiano está sesgado hacia las hembras, dado que no se pudieron realizar los sexados moleculares de forma exitosa. En ausencia de un comportamiento filopátrico en machos, hubiéramos esperado que los individuos re-observados en una meseta distinta a su meseta de origen fueran machos. Sin embargo, la presencia de individuos en mesetas diferentes a las de origen también podría deberse a un cambio en la ruta migratoria entre años. En estudios con gansos se ha visto que los comportamientos migratorios pueden ser flexibles y dinámicos, con una alta probabilidad de que los individuos cambien de estrategia entre años, y que esto es independiente del sexo. Existiría un nivel óptimo de filopatría que probablemente se encuentre en algún punto intermedio entre lo que permite el conocimiento de áreas previamente explotadas y la flexibilidad necesaria en la elección del sitio para hacer frente a las condiciones ambientales cambiantes (Clausen et al. 2017).

Por otro lado, estudiamos la fidelidad a las lagunas reproductivas. Encontramos que el Macá Tobiano no siempre repite las lagunas en las que nidifica a lo largo de las temporadas. Esto es esperable ya que la disponibilidad de lagunas es impredecible y varía según las fluctuaciones climáticas. Durante los períodos secos se reduce el número de lagunas, su área y la calidad limnológica del agua, que se refleja en un cambio de turbidez, de la cobertura de macrófitas y de disponibilidad de invertebrados, que son el principal recurso alimenticio de los macáes (Lancelotti et al. 2010, Roesler 2016). Por otro lado, la ocurrencia de tormentas de viento no sólo incrementa la evaporación de las lagunas, sino que es una de las principales causas de la pérdida de colonias de nidificación, que con la disminución de la cobertura de macrófitas pierde aún más la protección contra los vientos (Roesler 2016). Es probable que el Macá Tobiano nidifique en aquellas lagunas que brinden las condiciones adecuadas en cada temporada, y dependa, de esta forma, del conjunto de lagunas más que de lagunas individuales (Fjeldsá 1986, Lancelotti et al. 2010). La plasticidad en la elección de lagunas sería una respuesta adaptativa frente al clima extremo y fluctuante a nivel local, influyendo así en el éxito reproductivo de la especie.

Es notable que los resultados para el sexado molecular hayan sido similares para todos los pares de primers probados. En todas las pruebas se ha obtenido un único fragmento tanto para machos como para hembras. A pesar de que los productos de amplificación se corrieron en la mayor concentración posible del gel de agarosa (3%) y un tiempo suficiente que permita la separación de fragmentos de distinto tamaño (1 hora), no se han podido identificar bandas diferentes para los cromosomas sexuales Z y W en las hembras. Es posible que las diferencias entre fragmentos sea de muy pocos pares de bases y, por ende, no detectables en el gel, aunque esto deberá confirmarse con la secuenciación de estos fragmentos.

Los resultados de individuos re-observados, sumado a la información de anteriores estudios genéticos, sugieren cierto nivel de filopatría a las mesetas reproductivas, principalmente en la Meseta del Lago Strobel. Un estudio previo en las lagunas de esta meseta mostró una reducción significativa del hábitat reproductivo, siendo éste el núcleo de su distribución y el sitio más importante en términos de abundancia y número de individuos, con una población global estimada del 70%. Es probable que estos cambios en la disponibilidad de lagunas aumenten la superposición espacial y la competencia de los macáes (Lancelotti et al. 2020) promoviendo, por lo tanto, la dispersión a otras lagunas o mesetas (Roesler 2016).

La información recopilada sugiere que es posible reconocer a las mesetas como unidades de manejo, aunque se detectan individuos migrantes provenientes de otras mesetas a lo largo de las temporadas. Por lo tanto, los esfuerzos de manejo deben apuntar a definir estrategias de conservación independientes para cada población que tiendan a incrementar la supervivencia y el éxito reproductivo en cada meseta.



Pintura realizada por la artista Mónica Ciurria. Técnica mixta (año 2023).

Referencias bibliográficas

- Allendorf, F. y Luikart, G. (2007). Conservation & the genetics of populations. Blackwell Publishing.
- Anderson, M. G., Rhymer, J. M. y Rohwer, F. C. (1992). Philopatry, dispersal, and the genetic structure of waterfowl populations. Ecology and Management of Breeding Waterfowl. University of Minnesota Press, Minneapolis, pp. 365-395.
- Beltrán, J., Bertonatti, C., Johnson, A., Serret, A. y Sutton, P. (1992). Actualizaciones sobre la distribución, biología y estado de conservación del Macá Tobiano (*Podiceps gallardoi*). El Hornero 13: 193-199.
- Bertellotti, M., Tella, J. L., Godoy, J. A., Blanco, G., Forero, M. G., Donázar, J. A. y Ceballos, O. (2002). Determining sex of magellanic penguins using molecular procedures and discriminant functions. Waterbirds 25: 479-484.
- BirdLife International (2023). Species factsheet: *Podiceps gallardoi*. Descargado de: <http://datazone.birdlife.org/species/factsheet/hooded-grebe-podiceps-gallardoi> el 25/06/2023.
- Clausen, K. K., Madsen, J., Cottaar, F., Kuijken, E. y Verscheure, C. (2017). Highly dynamic wintering strategies in migratory geese: Coping with environmental change. Global Change Biology. 2018; 24: 3214–3225.
- Ellegren, H. (1996). First gene on the avian W chromosome (CHD) provides a tag for universal sexing of non-ratite birds. Proceedings of the Royal Society of London, Series B 263:1635-1641.
- Erize, F. (1983). Observaciones sobre el Maca Tobiano. El Hornero 12: 256-268.
- Esler, D. (2000). Applying metapopulation theory to conservation of migratory birds. Conservation Biology 14: 366-372.
- Fjeldså, J. (1986). Feeding ecology and possible life history tactics of the Hooded Grebe *Podiceps gallardoi*. Ardea 74: 40-58.
- Frankham, R., Ballou, J. y Briscoe, D. (2004). Primers of conservation genetics. Cambridge University Press.
- Fridolfsson, A. K. y Ellegren, H. (1999). A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. Journal of Avian Biology 30: 116-121.

- Gauthreaux, S. A. Jr. (1982). The ecology and evolution of avian migration systems. *Avian Biology* 6: 93-168.
- Greenwood, P. J. y P. H. Harvey (1982). The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 13: 1-21.
- Griffiths, R., Double, M. C., Orr, K. y Dawson, R. J. G. (1998). A DNA test to sex most birds. *Molecular Ecology* 7: 1071-1075.
- Hackett, S. J., Kimball, R. T., Reddy, S., Bowie, R. C. K., Braun, E. L., Braun, M. J., Chojnowski, J. L., Cox, W. A., Han, K.-L., Harshman, J., Huddleston, C. J., Marks, B. D., Miglia, K. J., Moore, W. S., Sheldon, F. H., Steadman, D. W., Witt, C. C. y Yuri, T. A. (2008). Phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science* 320: 1763-1768.
- Imberti, S. (2005). Meseta Lago Strobel. En: Di Giacomo, A. S. (ed), Áreas importantes para la conservación de las aves en la Argentina. Sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad. *Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata*, pp. 415-416.
- Johnson, A. E. (1997). Distribución geográfica del Macá Tobiano (*Podiceps gallardoi*). *Boletín Técnico* 33. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, Argentina.
- Kahn, N.W., John, J. y Quinn, T. (1998). Chromosome-specific intron size differences in the Avian CHD gene provide an efficient method for sex identification in birds. *The Auk* 115: 1074-1078.
- Lancelotti, J. L., Pozzi, L. M., Yorio, P. M., Diéguez, M. C. y Pascual, M. A. (2009). Fishless shallow lakes of Southern Patagonia as habitat for waterbirds at the onset of trout aquaculture. *Aquatic Conservation Marine and Freshwater Ecosystems* 20: 497-505.
- Lancelotti, J. L., Pascual, M. A. y Gagliardini, A. (2010). A dynamic perspective of shallow lakes of arid Patagonia as habitat for waterbirds. In P. L. Meyer (ed.), *Ponds: formation characteristics and uses*. Nova Science Publishers, pp. 83-102.
- Lancelotti, J., Marinone, M. C. y Roesler, I. (2016). Rainbow trout effects on zooplankton in the reproductive area of the critically endangered hooded grebe. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 27:128-136.

- Lancelotti J. L., Pessacg N. L., Roesler I. C. y Pascual M. A. (2020). Climate variability and trends in the reproductive habitat of the critically endangered hooded grebe. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, pp. 1-11.
- Mahler, B., Giusti M. E., Lancelotti, J., Fasola, L. y Roesler, C. I. (2019). Estudio de la estructuración genética del Macá Tobiano *Podiceps gallardoi*. Libro de resúmenes de la XVIII Reunión Argentina de Ornitología (RAO), Tandil 2019, pp. 51.
- Moritz, C. (1994). Defining «evolutionarily significant units» for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 373-375.
- Newton, I. (2008). *The migration ecology of birds*. Elsevier Academic Press, London, RU.
- Owen, J. C. (2011). Collecting, processing and storing avian blood: a review. *Journal of Field Ornithology* 82: 339-354.
- Paruelo, J. M., Beltra, A., Jobaggy, E., Sala, O. E. y Golluscio, R. A. (1998). The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral* 8: 85-101.
- Peters, J. L., Bolender, K. A. y Pearce, J. M. (2012). Behavioural vs. molecular sources of conflict between nuclear and mitochondrial DNA: the role of male-biased dispersal in a Holarctic sea duck. *Molecular Ecology* 21: 3562-3575.
- Prop, J., Black, J. M. y Shimmings, P. (2003). Travel schedules to the high arctic: Barnacle geese trade-off the timing of migration with accumulation of fat deposits. *Oikos* 103: 403-414.
- Quintana, F., Somoza, G., Uhart, M., Cassará, C., Gandini, P. y Frere, E. (2003). Sex determination of adult Rock Shags by molecular sexing and morphometric parameters. *Journal of Field Ornithology* 74: 370-375.
- Roesler, C. I., Imberti, S., Casañas, H., Mahler, B. y Reboreda, J.C. (2012a). Hooded Grebe *Podiceps gallardoi* population decreased by eighty per cent in the last twentyfive years. *Bird Conservation International* 22: 371-382.
- Roesler, C. I., Imberti, S., Casañas, H. y Volpe, N. (2012b). A new threat for the globally Endangered Hooded Grebe *Podiceps gallardoi*: the American mink *Neovison vison*. *Bird Conservation International* 22: 383-388.

- Roesler, C. I. (2015). The status of hooded grebe (*Podiceps gallardoi*) in Chile. *Ornitología Neotropical* 26: 255-263.
- Roesler, C. I. (2016). Conservación del Macá Tobiano (*Podiceps gallardoi*): factores que afectan la viabilidad de sus poblaciones. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
- Rohwer, F. C. y Anderson, M. G. (1988). Female-biased philopatry, monogamy, and the timing of pair formation in migratory waterfowl. *Current Ornithology* 5: 187-221.
- Rumboll, M. (1974). Una nueva especie de Macá (Podicipitidae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 4: 33-35.
- Sharma, S., Couturier, S. y Cote, S. D. (2009). Impacts of climate change on the seasonal distribution of migratory caribou. *Global Change Biology*. 15: 2549-2562.
- Sonsthagen, S. A., Talbot S. L., Lanctot, R. B., Scribner, K. T. y McCracken, K. G. (2009). Hierarchical spatial genetic structure of Common Eiders (*Somateria mollissima*) breeding along a migratory corridor. *The Auk* 126: 744-754.
- Swingland, I. R. y Greenwood, P. J. (1983). *The ecology of animal movement*. Oxford University Press, pp. 54: 339.
- Waser, P. M. y Jones, W. T. (1983). Natal philopatry among solitary mammals. *The Quarterly Review of Biology* 58: 355-390.
- Zink, R. M. y Barrowclough, G. F. (2008). Mitochondrial DNA under siege in avian phylogeography. *Molecular Ecology* 17: 2107-2121.

Agradecimientos

Agradezco infinitamente a la Universidad Pública por la educación que me dio. En mi vida es un antes y un después. Es ahí donde uno se da cuenta el privilegio de que sea gratuita y de calidad, la educación es un derecho básico y definitivamente transforma a las personas que toca, en muchos aspectos. Me abrió las puertas a muchas oportunidades de hacer cosas que de otra forma no hubiese hecho, me siento muy afortunada. Pero la universidad no es sólo ir a clases y adquirir conocimientos, sino la red de relaciones que se forman con personas que provienen de lugares muy distintos y que enriquecen muchísimo más la experiencia.

Desde que yo era muy chica mi familia me inculcó la curiosidad, me llevó a museos de ciencias, miraba documentales y jugaba mucho. Para la niñez la figura de los referentes es muy importante. Y en ese sentido agradezco a mi mamá por su creatividad e inquietud y a mi papá por enseñarme a ver por un microscopio desde los cuatro años. Agradezco a mis abuelos por su amor y apoyo, frente a una nieta aventurera, que quizá eligió otro estilo de vida muy distinto al de ellos. A toda mi familia, tíos, primos... gracias a mi tía Mónica Ciurría que tan cariñosamente pintó los hermosos dibujos del Macá Tobiano para que yo los pusiera en esta tesis. A mis hermanos Norman, Sara y Ana. Al amor incondicional de Juancrì, mi compañero de la vida, por ser ese pilar fundamental para mí... Te Amo!

Una mención merece la Biblioteca Luis Federico Leloir, espacio en donde trabajé muchísimos años durante la carrera y que me hizo crecer mucho como persona. Ahí conocí personas increíbles e interesantes y pasé momentos divertidísimos, recuerdo con alegría a Maxi, Claudia, Ana, Martín, Viky, Virginia, Paola, Marga, Susana, Mirta, Sergio, entre otros.

Un gran agradecimiento a un amigo muy especial, Orlando, que lamentablemente se fue muy joven y dejó huella en mí. Donde quiera que estés, siempre te recuerdo. A Oniel, a Hugo, a los compas antárticos, especialmente a Aye y a Nico que me bancaron a full... sepan que La Huérfana lo logró!

Mis amigas de la carrera Yesica, Sandra y Mariana. Tantas cosas que vivimos en las cursadas, en los viajes de campo, en las charlas interminables que hasta el día de hoy perduran. A los compas de Tecnópolis que me hicieron sentir tan a gusto con el trabajo de la divulgación, tantas anécdotas y tanto compromiso y pasión puesta en comunicar ciencia a gente tan ajena a este ámbito.

A los chicos del trabajo, Flor Chavez y Flor Pascual, Martín, Danna, Flor, Nacho, Belu y otros tantos más que pasaron por la labor de la comunicación con Organizaciones No Gubernamentales. Un trabajo que me sacó del lugar de confort, con el que pude entrenar otras habilidades y al mismo tiempo me permitió continuar con la carrera.

Profesor apasionado, cariñoso y comprensivo, ese es Roberto Bo, mi tutor, que me ayudó en tantas, especialmente en cumplir uno de mis grandes sueños, que fue conocer el Continente Antártico. Sos el mejor Rober! Otro inolvidable es Guillermo Folguera que curó mi tristeza en la pandemia de la mano de la filosofía, el compromiso con las causas sociales y el ejercicio del pensamiento crítico.

Un agradecimiento al LEyCA (Laboratorio de Ecología y Comportamiento Animal), a Bettina Mahler e Ignacio Roesler por darme la oportunidad de desarrollar mi trabajo de tesina de licenciatura, gracias Betti por la paciencia! Y gracias por permitirme lograr el sueño de participar de una campaña como voluntaria en el Proyecto Macá Tobiano, que involucra mucha gente y organizaciones como Aves Argentinas y Ambiente Sur, un merecido aplauso por la labor tan comprometida. Gracias a ustedes me puedo recibir de bióloga con un trabajo hermoso, aprendí un montón. Además la experiencia del viaje fue increíble, conocer un ambiente tan inhóspito y hostil, es un lugar de otro planeta. Mención a los compas con los que trabajé en la logística de ir a las lagunas a tomar las muestras: Patrick, Julio, Pablo, Lucas y Tamara. A Xoana por estar conmigo acompañándome en el procesamiento de las muestras en el laboratorio, arranqué súper oxidada y salí con mucho aprendizaje y un poco más de confianza en mí, ¡gracias!