

Universidad de Buenos Aires Facultad de Ciencias Exactas y Naturales Departamento de Ecología, Genética y Evolución

Bordes de caminos en un pastizal modificado como hábitat para aves: disponibilidad de recursos y éxito de nidificación

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área de Ciencias Biológicas

Lic. Daniela María Depalma

Directora de tesis: Dra. Myriam Emilia Mermoz

Consejero de estudios: Dr. Gerardo Cueto

Lugar de trabajo: Departamento de Ecología, Genética y Evolución, FCEN UBA. Instituto de Ecología, Genética y Evolución de Buenos Aires, CONICET.

RESUMEN

En paisajes modificados por la ganadería y la agricultura, los bordes de caminos son remanentes de hábitat interconectados que podrían ofrecer recursos valiosos a las aves. El objetivo de este trabajo fue estudiar a los bordes de caminos como hábitat para aves e identificar factores ambientales que podrían maximizar su valor de conservación en un pastizal modificado de la Pampa Deprimida. En particular, se buscó describir las características de los bordes y la comunidad de aves que los utiliza, y determinar qué factores ambientales influyen sobre los atributos comunitarios y sobre el éxito de nidificación. En 90 sitios ubicados en bordes de caminos del partido de General Madariaga, Pcia. de Buenos Aires, se realizaron muestreos de aves, vegetación y alimento (invertebrados y semillas), y se caracterizó el paisaje. Luego, en una submuestra de sitios, se monitorearon 60 nidos artificiales y 114 nidos naturales, y se midieron variables relacionadas con la detectabilidad y la abundancia de depredadores. Los bordes presentaron algunos de los ambientes de la Pampa Deprimida, que se asemejaron a la vegetación original en términos de estructura y/o especies vegetales dominantes. Se registraron 115 especies de aves utilizando los bordes, incluyendo aves especialistas de pastizal, humedal o bosque, y aves que utilizan dos ambientes de manera complementaria. En primavera, la riqueza de especies de aves aumentó con la diversidad de ambientes en los bordes, y con la cobertura de bosque nativo en el paisaje. Por otra parte, al analizar la composición, algunas especies se asociaron con sitios mayormente constituidos por pastizal, con alta cobertura de cortadera (Cortaderia selloana). La abundancia de aves especialistas de humedal y de bosque aumentó con la cobertura de humedal y árboles nativos, respectivamente, tanto en los bordes como en el paisaje. En invierno, la relación entre los atributos comunitarios y la vegetación fue menor, aunque la abundancia de aves granívoras aumentó con la oferta de semillas sobre la vegetación. Durante el monitoreo de nidos, los nidos artificiales fueron depredados principalmente por mamíferos pequeños. Los nidos naturales pertenecieron a 18 especies y se ubicaron sobre distintos sustratos: espartillar, cortaderas, cardos, humedal y árboles nativos; su supervivencia diaria fue 0.937. El éxito de nidificación aumentó con la altura del nido. Los resultados obtenidos sugieren que las zanjas cubiertas de humedal, los árboles nativos y las cortaderas de los bordes de caminos serían factores fundamentales para la conservación de esta comunidad. La oferta de semillas también sería relevante para las aves granívoras en invierno. Los nidos construidos en los bordes estarían sometidos a una importante presión de depredación por mamíferos. Por lo tanto, permitir el crecimiento de juncales y totorales, árboles nativos y pastos nativos altos que ofrezcan sitios de nidificación elevados favorecería el éxito de estos nidos. Se resalta el valor de los bordes de caminos como hábitat para esta comunidad, y se proveen lineamientos de manejo básicos que podrían contribuir a la conservación de aves en la Pampa Deprimida.

Palabras clave: comunidades de aves, remanentes de hábitat, elementos lineales del paisaje, oferta de alimento, éxito de nidificación

ABSTRACT

In those landscapes that have been modified by grazing and agriculture, roadsides are linear, interconnected habitat remnants that could offer valuable resources to birds. The objective of this work was to study roadsides as habitat for birds and to identify environmental factors that could maximize their conservation value in a modified grassland of the Flooding Pampa. Particular objectives were to describe roadsides' characteristics and the bird community inhabiting them, and to determine which environmental factors influence community attributes and nest success. Field work was conducted in roadsides of General Madariaga, Buenos Aires Province. In 90 sites, samplings of birds, vegetation and food resources (invertebrates and seeds) were conducted, and landscape characteristics were measured. Later, in a subsample of sites, 60 artificial nests and 114 real nests were monitored, and variables related to detectability and predator abundance were measured. Roadsides had some of the Flooding Pampa's typical environments, which resembled the original vegetation in terms of structure and/or dominant plant species. A total of 115 bird species were recorded using roadsides, including grassland specialists, wetland specialists, woodland specialists, and birds that use two of these environments in a complementary way. In spring, species richness increased with environmental diversity of borders, and with the cover of native woodland in the landscape. In addition, the analysis of species composition showed that some species were more related with sites mainly constituted by grassland, with high cover of Pampa grass (Cortaderia selloana). Wetland specialists' and woodland specialists' abundance increased with the cover of wetland and native trees, respectively, not only within roadsides but also within the landscape. In winter, the relationship between community attributes and vegetation was lower, although the abundance of granivorous birds was positively associated with the abundance of standing seeds. During nest monitoring, artificial nests were mainly predated by small mammals. Real nests belonged to 18 species and were located on different substrates: clumps of grass, thistles, Pampa grass, marshes and native trees; their daily survival was 0.937. Nest success increased with nest height. The results obtained during this research suggest that ditches covered by marshes, native trees and Pampa grasses of roadsides could be key factors determining bird conservation. Seed abundance could also be relevant for granivorous birds during winter. Nests built on roadsides are probably subjected to an important mammalian predation pressure. Thus, allowing the growth of rushes and cattails, tall native grasses, and native trees that offer high nesting sites could favor the success of these nests. The present work highlights the value of roadsides as habitat for this bird community, and provides basic management guidelines that could contribute to bird conservation in the Flooding Pampa.

Key words: bird communities, habitat remnants, linear landscape elements, food resources, nest success

ÍNDICE

Agradecimientos	5
Capítulo I. Bordes de caminos como herramientas de conservación y su poter en la Región Pampeana	
Introducción	7
Objetivo general	11
Objetivos particulares	12
Organización de la tesis	12
Capítulo II. Área de estudio y descripción de los sitios de muestreo	13
La Región Pampeana	14
La Pampa Deprimida	16
Área de estudio	22
Selección de los sitios de muestreo	24
Capítulo III. Descripción del hábitat disponible para las aves en los bordes de	e caminos27
Introducción	28
Metodología	30
Resultados	36
Discusión	46
Capítulo IV. Descripción de la comunidad de aves en los bordes de camino estacional y sus principales comportamientos	
Introducción	51
Metodología	53
Resultados	59
Discusión	68

Capítulo V. Factores ambientales relacionados con los atilos bordes de caminos	
Introducción	74
Hipótesis	77
Metodología	78
Resultados	84
Discusión	93
Capítulo VI. Factores ambientales relacionados con el é los bordes de caminos	
Introducción	100
Hipótesis	102
Metodología	102
Resultados	109
Discusión	114
Capítulo VII. Discusión general	118
Recapitulación de los resultados obtenidos	119
Recomendaciones y consideraciones finales	121
Bibliografía	126
Apéndices	151

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y a la organización no gubernamental Neotropical Grassland Conservancy por haber financiado esta investigación. A mi directora de tesis, la Dra. Myriam Mermoz, por dirigir mi trabajo y por haberme guiado durante todos estos años. A la Lic. Alejandra Valverde por su asesoramiento durante los muestreos de invertebrados, y al Dr. Pablo Picca cuyo conocimiento permitió realizar correctamente los muestreos de semillas. A Emilio Charnelli, por su ayuda en la organización y la logística del trabajo de campo. A mis ayudantes de campo, Cecilia Zilli, Victor Blanco, Daniela Acosta, Natalia Mufato, Ignacio Viana, Gastón Lorenzo y María del Castillo, por sus ganas, su apoyo y su compañía en todas las campañas. A la Dra. Mariela Lacoretz y el Dr. Gustavo Fernández por haber leído versiones preliminares de esta tesis y haberme dado sus valiosos comentarios, correcciones y consejos. A mis compañeras de laboratorio por las reuniones, las charlas y las crisis compartidas, que hicieron más liviano y divertido el trabajo de todos los días. A mis amigos (viejos y nuevos) por alegrarme, escucharme y creer en mí siempre. A mi mamá, a mi papá y a Nico por su apoyo incondicional e incansable, ¡una vez más!

CAPÍTULO I

Bordes de caminos como herramientas de conservación y su potencial utilidad en la Región Pampeana

"... due to the expense of large-scale habitat restoration projects, it is important for managers to take advantage of human activities that inadvertently create or maintain shrub-scrub habitat whenever possible"

King et al. 2009

Introducción

Bordes de campos y caminos como herramientas de conservación

A medida que la transformación antrópica de los ecosistemas avanza, la conservación de la biodiversidad depende cada vez más de los remanentes de hábitat que persisten entre los diversos usos de la tierra como la agricultura, la ganadería o la urbanización (Fahrig et al. 2011). En este contexto, los bordes de campos y caminos son zonas no explotadas del paisaje, que forman redes de remanentes capaces de cubrir grandes extensiones. Además, dado que han sido creados espontáneamente por los límites de las actividades humanas, no interfieren con el desarrollo productivo (Barbour 2006). Tanto los bordes de campos como los bordes de caminos son remanentes de hábitat lineales adyacentes a distintos tipos de zonas modificadas. Mientras que los bordes de campos lindan únicamente con campos cultivados o ganaderos, los bordes de caminos son adyacentes a éstos y a la vez suelen ser adyacentes a campos.

La valoración de este tipo de elementos lineales del paisaje como hábitat tuvo lugar por primera vez en Europa. Allí, desde principios de la década del '90 diversos estudios comenzaron a reportar un declive de especies de distintos taxa en aquellas áreas donde se habían removido las franjas de vegetación espontánea que antiguamente dividían los campos, llamadas en inglés *hedgerow networks* (ver las revisiones de Le Coeur et al. 2002 y Robinson y Sutherland 2002). Luego, en el año 1997, la necesidad de mantener los bordes de campos también se destacó en Norteamérica, a fin de preservar la biodiversidad y la sustentabilidad de los sistemas productivos (Best 2000). El interés en los bordes de caminos, o *road networks*, como herramientas de conservación surgió poco tiempo después,

tanto en Europa y Norteamérica como también en Australia. Al igual que con los bordes de campos, se destacó a los bordes de caminos como remanentes de hábitat fundamentales y como corredores biológicos que favorecen el movimiento de distintas especies de animales en el paisaje (Forman y Alexander 1998, Huijser y Clevenger 2006, Fulton et al. 2008, Spooner 2015).

Se ha reportado que los bordes de campos y caminos son utilizados por numerosas especies de invertebrados (Duelli et al. 1991, Lagerlöf et al. 1992), mamíferos (Fitzgibbon 1997, Verboom y Huitema 1997) y aves (Meunier et al. 1999, Hinsley y Bellamy 2000). Entre ellas, las aves han sido un grupo ampliamente estudiado, que obtiene diversos recursos de los bordes. Muchos trabajos han postulado que estos elementos lineales pueden conservar varias características de la vegetación original de los paisajes modificados, y pueden ofrecer a las aves refugio, sitios para anidar y alimento (Marshall y Moonen 2002, Conover et al. 2007, Kociolek et al. 2011).

Sin embargo, la medida en que los bordes contribuyen a la conservación de aves puede estar sujeta a diversas variables a escala local y de paisaje. Por un lado, varios factores afectan la presencia y abundancia de las distintas especies de aves en estos hábitats. A escala local, las características de la vegetación de los bordes pueden determinar la oferta de refugio y sitios para anidar (Conover et al. 2011, Kociolek et al. 2011, Zuria y Gates 2013), y la abundancia de invertebrados y semillas puede determinar en gran parte la oferta de alimento (Marshall y Moonen 2002, Vickery et al. 2009). A escala de paisaje, el mosaico que forman los usos de la tierra y los remanentes de hábitat circundantes puede afectar la llegada y permanencia de las aves en los bordes (Dunning et al. 1992, McIntyre y Hobbs 1999, Fahrig et al. 2011, Fahrig 2013).

De igual relevancia son aquellos factores que influyen sobre el éxito de nidificación de las aves en los bordes, dado que esa etapa es un punto crítico en el ciclo de vida de las aves (Ricklefs 1969). En este sentido, distintos autores han estudiado el éxito de nidificación de aves en bordes y otros remanentes de hábitat de paisajes modificados. Dicho éxito suele ser afectado negativamente por la detectabilidad de los nidos por los distintos depredadores presentes en el área, y por aquellas zonas que ofrecen recursos a los depredadores en el paisaje (Tewksbury et al. 2006, Vickery et al. 2009, Conover et al. 2011).

El estudio de los bordes como hábitat, y la determinación de factores que afectan su potencial como herramientas de conservación, han contribuido con varias iniciativas de conservación y manejo de bordes en distintos paisajes modificados. Los bordes de campos de Norteamérica y Europa están protegidos mediante el pago de incentivos económicos a los dueños de campos que dejan franjas de vegetación nativa; esto se logra por medio de programas como el Conservation Reserve Program y el Habitat Buffers for Upland Birds de Estados Unidos, y la Common Agricultural Policy de los países de la Unión Europea (Best 2000, Lefebvre et al. 2015). Asimismo, los bordes de caminos de estas regiones y también de Australia son reconocidos como importantes reservorios de biodiversidad, y suelen estar inventariados y clasificados según su valor de conservación (Dolan et al. 2006, NSW Roadside Environment Committee 2014, Spooner 2015). Además, los estudios realizados en todos estos remanentes son utilizados para proponer pautas apropiadas de manejo. Entre algunos manejos, se recomienda introducir dicotiledóneas perennes para aumentar la oferta de alimento, incrementar la diversidad de flores para aumentar la oferta de invertebrados en primavera y la de semillas en invierno, y favorecer la heterogeneidad

estructural de la vegetación para aumentar la oferta de sitios de alimentación y nidificación (Hinsley y Bellamy 2000, Marshall y Moonen 2002, Smith et al. 2005, Conover et al. 2007, Vickery et al. 2009).

Al igual que todas estas regiones aquí mencionadas, la Región Pampeana de Argentina también constituye un paisaje notablemente modificado en donde los bordes podrían jugar un rol importante en la conservación de aves. Sin embargo, hasta el momento no se cuenta con ningún tipo de pauta de conservación o manejo de estas zonas.

Aplicación del estudio de bordes en la Región Pampeana

La Región Pampeana constituye uno de los pastizales templados más extensos y, sin embargo, menos del 1% de su superficie está protegido (Krapovickas y Di Giacomo 1998, Bilenca y Miñarro 2004). Las causas principales de su modificación son el avance de la frontera agraria y la intensificación de las prácticas ganaderas. Actualmente, más del 75% de esta región ha sido convertido en cultivos (Viglizzo et al. 2011), y por lo tanto la ganadería se practica en zonas cada vez más reducidas y de manera más intensiva (Matteucci 2012). Esta disminución del hábitat natural provocó un descenso en la abundancia y la distribución de muchas especies de aves con respecto a su rango histórico, afectando en varios casos su estado de conservación (Fraga 2003, Di Giacomo y Di Giacomo 2004, Filloy y Bellocq 2007, Schrag et al. 2009, Azpiroz et al. 2012).

En este contexto, los bordes de la Región Pampeana podrían constituir una de las pocas oportunidades para conservar el hábitat de las aves nativas, en especial los bordes de caminos que son espacios públicos y por lo tanto presentan un ámbito ideal para realizar investigaciones y recomendaciones. Si bien la conservación y/o el manejo de bordes no son

prácticas frecuentes en la región, algunos estudios han destacado la importancia de estas áreas para preservar la biodiversidad. Se ha reportado que los bordes de caminos poseen una vegetación semejante a la original (Herrera et al. 2017). Además, dado su bajo grado de modificación las aves los utilizan más frecuentemente que a los campos adyacentes, y las áreas rurales con mayor densidad de bordes presentan mayor abundancia y riqueza de aves (Filloy y Bellocq 2007, Leveau y Leveau 2011, Codesido y Bilenca 2011, Goijman et al. 2015).

A pesar de su potencial valor como fuente de recursos, los bordes de caminos de la Región Pampeana suelen ser podados o fumigados con fines estéticos. Si bien el corte de la vegetación adyacente al camino es reglamentario por razones de seguridad (Revista Vial 2014), estos manejos suelen realizarse innecesariamente en toda el área del borde. En la provincia de Buenos Aires, los bordes incluso suelen ser alquilados por terceros y sembrados para aumentar la producción agraria (tal como lo avala la Ley Provincial Nº 10342 reglamentada por el Decreto Nº 5890/1996). Dado el elevado nivel de transformación de este ecosistema, resulta necesario estudiar de qué manera los bordes de caminos podrían contribuir a la conservación de sus especies de aves asociadas. Como una aproximación concreta, podrían considerarse a las variables ambientales que aumentan la presencia y abundancia de aves, y a las que aumentan el éxito de nidificación, como factores que maximizarían el valor de conservación de estos hábitats lineales.

Objetivo general

El objetivo de esta tesis es estudiar a los bordes de caminos como hábitat para aves e identificar factores ambientales que podrían maximizar su valor de conservación en un pastizal modificado de la Pampa Deprimida.

Objetivos particulares

- 1) Describir el hábitat que ofrecen los bordes a las aves
- 2) Describir la comunidad de aves presente en los bordes y los principales usos que los individuos hacen de los bordes
- 3) Determinar qué factores ambientales influyen sobre los atributos de la comunidad de aves en los bordes
- 4) Determinar qué factores ambientales influyen sobre el éxito de nidificación de las aves en los bordes

Organización de la tesis

En este capítulo se introduce la temática de bordes como herramienta de conservación y la problemática de la pérdida de hábitat en la Región Pampeana. En el Capítulo II, se describen el área de estudio y los sitios de muestreo utilizados a lo largo de esta investigación. En el Capítulo III, se describe el hábitat disponible para las aves en los bordes de caminos. En el Capítulo IV, se describe la comunidad de aves presente en los bordes a lo largo del año, y la manera en que las especies más abundantes utilizan los bordes. En el Capítulo V, se estudia la relación entre los atributos de la comunidad de aves de los bordes de caminos y los factores ambientales en primavera y en invierno. En el Capítulo VI, se estudia la relación entre el éxito de nidificación de las aves en los bordes y los factores ambientales. En el Capítulo VII, se discuten los resultados obtenidos y se elaboran las consideraciones finales.

CAPÍTULO II

Área de estudio y descripción de los sitios de muestreo

"... el rastro se pierde solamente en las hondonadas inundadas una parte del año y en lo que los habitantes llaman pajonales (...). Se ven muchos de estos sitios en las pampas; pero al norte del Salado, la larga estadía del ganado los ha hecho desaparecer, de manera que el aspecto de la vegetación es completamente distinto."

Parchappe, 1828 (recopilado por Vervoorst 1967)

La Región Pampeana

La Ecorregión Pampeana comprende una extensa planicie de 399000 km² ubicada en el centro este de la Argentina que abarca parte de las provincias de Entre Ríos, Córdoba, Santa Fe, La Pampa y prácticamente la totalidad de Buenos Aires (Figura II.I). La fractura de terrenos planos formados en el Mesozoico y el descenso de sus bloques originaron la cuenca pampásica, y la erosión eólica e hídrica de los sedimentos que irregularmente se dispusieron allí desde el Paleógeno hasta el Holoceno determinaron la topografía (Tricart 1973). El relieve es en general llano o levemente ondulado, con una suave pendiente hacia el Océano Atlántico. Las depresiones del relieve, el drenaje limitado y la ausencia de declives marcados dan lugar a lagunas temporales y permanentes (Matteucci 2012). El clima es templado cálido, con una temperatura media anual entre 13 y 17 grados y lluvias todo el año que disminuyen de norte a sur y de este a oeste, desde 1100 a 600 mm anuales (Cabrera 1971).

Dichas características edáficas y climáticas determinan su vegetación, que consiste principalmente en estepa de gramíneas y, en menor medida, praderas, estepas sammófilas, estepas halófilas, bosques marginales y vegetación hidrófila (Cabrera 1971). Actualmente, gran parte de la vegetación original ha sido afectada o reemplazada por las actividades agrícolas y ganaderas. Su paisaje se ha modificado desde la introducción de ganado por los europeos a mediados del siglo XVI, en principio mediante las pisadas y el pastoreo de los animales introducidos (Camadro y Cahuépé 2003, Matteucci 2012). Además ocurrieron conflictos territoriales entre aborígenes y colonizadores, que necesitaban forraje para sus caballadas y su ganado respectivamente, y comenzó a utilizarse el fuego tanto para la disputa de tierras como para generar rebrotes de mejor calidad que la de los pastizales

nativos (Camadro y Cahuépé 2003). Luego, durante la primera mitad del siglo XX, la agricultura tuvo su origen en la región cuando comenzaron a destinarse grandes superficies de pastizales a la producción de cereales (Camadro y Cahuépé 2003). Hacia fines del siglo XX, la tasa de cambio en el uso de la tierra se incrementó con el auge de las nuevas tecnologías (principalmente la siembra directa y los cultivos genéticamente modificados) que condujeron a la intensificación y expansión de la agricultura, y a la agriculturización de antiguos campos ganaderos (Paruelo et al. 2005). Esta pérdida de hábitat ha provocado una disminución generalizada en la abundancia y distribución de las distintas poblaciones de aves, que se consideran indicadoras de la diversidad biológica en general (Fraga 2003, Di Giacomo et al. 2007, Filloy y Bellocq 2007, Schrag et al. 2009, Azpiroz et al. 2012).

Sin embargo, las actividades dominantes y la intensidad de su desarrollo varían entre los distintos sectores de la Región Pampeana (León 1984). Esta ecorregión puede subdividirse en seis subregiones relativamente homogéneas en cuanto a su tipografía y tipo de suelo: Pampa Ondulada, Pampa Interior Plana, Pampa Interior Oeste, Pampa Mesopotámica, Pampa Austral y Pampa Deprimida (Soriano et al. 1991, Figura II.I). Dentro de la provincia de Buenos Aires, la Pampa Deprimida presenta los impedimentos más serios para la agricultura y, por lo tanto, un mayor grado de conservación de ambientes naturales (Soriano et al. 1991, Paruelo et al. 2005, Baldi et al. 2006). Consecuentemente, la distribución de muchas especies de aves ha quedado restringida a esta subregión (Filloy y Bellocq 2007, Codesido y Bilenca 2011).

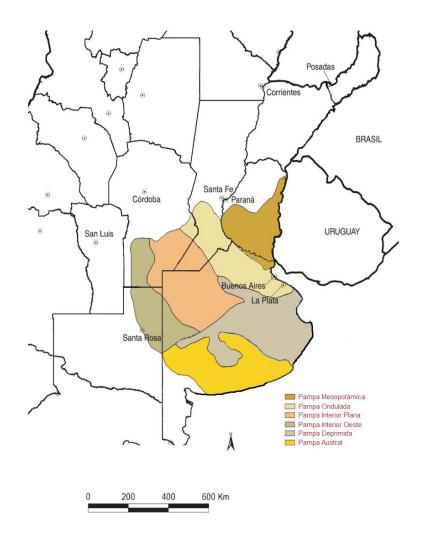


Figura II.I. Región Pampeana de Argentina y sus subdivisiones. Imagen modificada de Fauna y Flora de la Argentina Nativa (2017).

La Pampa Deprimida

La subregión Pampa Deprimida (90000 km²) se extiende por el norte y este de Buenos Aires hasta Tandil y Mar del Plata (Cabrera 1971). Se caracteriza por sus variaciones topográficas sutiles, exigua pendiente y escaso drenaje (Perelman et al. 2001, Volpedo et al. 2005). Su pendiente y capacidad de drenaje determinan que los principales

ríos, Río Salado y Río Samborombón, no sean capaces de conducir los excedentes hídricos hasta el mar y que las zonas bajas permanezcan inundadas durante largos períodos, principalmente en invierno y primavera (Perelman et al. 2001, Volpedo et al. 2005). Por lo tanto, el 60% de los suelos son azonales, mayormente influenciados por factores hidrológicos, mientras que los zonales se restringen a las zonas altas (Perelman et al. 2001). La temperatura media varía de 23°C en enero a 13°C en julio, y la precipitación media anual es de 1000 mm, con un máximo en marzo-abril y mínimos en enero y a fines del invierno (Vervoorst 1967, Soriano et al. 1991).

La composición de la vegetación en un principio estuvo determinada por las variaciones locales de topografía y salinidad (Burkart et al. 1990, Perelman et al. 2001). Vervoorst (1967) ha realizado una descripción aproximada de lo que se cree era la vegetación original, y sugiere que estuvo constituida mayormente por un denso césped de herbáceas. En algunas zonas, los pajonales de paja colorada (Paspalum quadrifarium) y espartillares (Spartina sp.) alcanzaban grandes extensiones, mientras que en otras se intercalaban con otras comunidades. Entre ellas, menciona a la pradera salada (principalmente Distichlis spicata), la pradera húmeda en los terrenos bajos (Eleocharis sp., Juncus sp., Cyperus sp.) y flechillar en los altos (Stipa sp., Poa sp., Panicum sp., Paspalum sp.). Destaca también que los cortaderales (Cortaderia selloana) probablemente cubrían grandes extensiones. A modo de simplificación, al conjunto de estas extensas comunidades de vegetación herbácea podría llamárselo pastizal (Figura II.II). Además, los espadañales (Zizaniopsis bonariensis), totorales (Typha domingensis y T. latifolia.) y juncales (Schoenoplectus californicus) eran típicos de las zonas inundadas, y los talares (principalmente Celtis ehrenbergiana) se establecían hacia la costa en las zonas más elevadas, sobre médanos y cordones de conchillas originados por antiguas ingresiones

marinas (Vervoorst 1967). A estas últimas comunidades vegetales podría llamárselas humedal y bosque, respectivamente (Figura II.II).

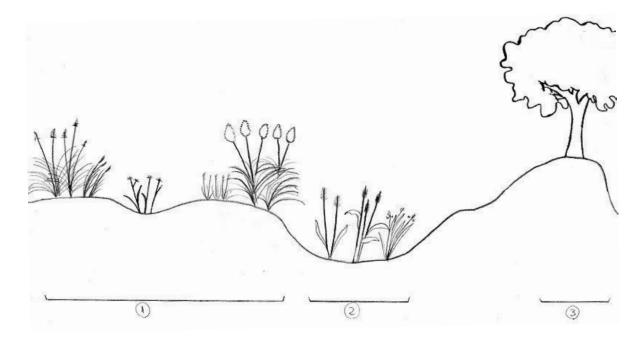


Figura II.II. Corte transversal de la vegetación de la Pampa Deprimida. Se muestra la fisonomía esquemática de los conjuntos de comunidades vegetales que en esta tesis se denominarán pastizal (1), humedal (2) y bosque (3).

Sin embargo, desde la época colonial la vegetación de la Pampa Deprimida ha experimentado una serie de cambios como producto de la intervención humana, que no solo modificaron la abundancia relativa de las especies nativas sino también favorecieron la introducción de exóticas (Burkart et al. 1990, Perelman et al. 2001). Inicialmente, los cambios se debieron a pisadas del ganado caballar y vacuno introducido, y a incendios provocados durante la caza del ganado cimarrón (Camadro y Cahuépé 2003). Los pajonales y las grandes herbáceas, dado que no proveían suficiente alimento al ganado, fueron quemados y arados para que crecieran pastos tiernos (Camadro y Cahuépé 2003, Perelman et al. 2003). Además, los talares, y en menor medida *Eryngium ebracteatum* y *Solanum*

glaucophyllum típicos de los bajos inundables, fueron utilizados para el abastecimiento de leña (Vervoorst 1967). A principios del siglo XX, se construyó en la provincia de Buenos Aires un sistema de canales que mejoró el drenaje de las tierras, favoreciendo su explotación ganadera y, más tarde, su explotación agrícola (Vervoorst 1967), que dio lugar a la introducción de especies invasoras (Burkart et al. 1990). También se introdujeron árboles exóticos para la obtención de madera, ornamentación y fijación de médanos (Matteucci 2012). A partir de 1970, se desarrollaron forestaciones a gran escala (constituidas principalmente por eucaliptos, salicáceas y pinos) con un interés forestal incentivado por el Estado (Matteucci 2012).

Desde la década del '90 la agricultura ha ido en aumento y la ganadería se produce en un área paulatinamente menor y de manera más intensiva, afectando la estructura y la dinámica de la vegetación (Lara y Gandini 2014). En la actualidad, la ganadería con distintos niveles de intensidad ocupa aproximadamente un 70% de la superficie de la Pampa Deprimida, mientras que la agricultura abarca un 20% (Baldi y Paruelo 2008, Lara y Gandini 2014). En las zonas ganaderas, el pastoreo continuo ha dado lugar al establecimiento de pastos cortos y especies exóticas (Perelman et al. 2003, Herrera et al. 2009, Agra et al. 2015). Además, se han difundido las pasturas implantadas que, a fin de optimizar el valor nutricional, consisten frecuentemente en mezclas de gramíneas (como *Festuca arundinacea, Lolium multiflorum y Lolium perenne*) y leguminosas (como *Lotus tenuis, Medicago sativa y Trifolium* sp., Agnusdei et al. 2001, Rimieri et al. 2002, Agra et al. 2015) y ocupan aproximadamente el 10% de la superficie (Sistema Integrado de Información Agropecuaria 2019). Asimismo, las zonas agrícolas están compuestas por soja, maíz y, en menor medida, trigo y girasol; aunque a partir de la década del 80 se produjo un

incremento de la superficie de soja y una caída de la superficie ocupada por los cultivos restantes (Sistema Integrado de Información Agropecuaria 2019).

Mientras la intensificación del uso de la tierra aumenta, las áreas naturales presentan un nivel de protección notablemente bajo. En este sentido, si bien el 35% de la superficie de las áreas categorizadas como valiosas para la conservación de pastizales en la Región Pampeana pertenece a la Pampa Deprimida, menos del 10% de esa superficie posee algún nivel de protección municipal o nacional (Comité Interinstitucional y Equipo Técnico de APN 2009). Además, BirdLife International, mediante un programa de detección de Áreas Importantes para la Conservación de las Aves (AICAs), identificó en la Pampa Deprimida ocho áreas prioritarias para las aves y la biodiversidad en general (32% de las registradas en Buenos Aires, Di Giacomo et al. 2007). De esas ocho áreas, solo tres están amparadas totalmente bajo alguna figura de protección, dos lo están parcialmente y tres se encuentran totalmente desprotegidas (Di Giacomo et al. 2007, Comité Interinstitucional y Equipo Técnico de APN 2009).

Entre los esfuerzos de conservación realizados en esta subregión de la Pampa, se encuentra el Refugio de Vida Silvestre Bahía Samborombón (Ley Provincial 12.016/97) de 244000 hectáreas, que fue declarado Sitio Ramsar por la Convención sobre los Humedales de Importancia Internacional en 1997 (Di Giacomo et al. 2007). En 1999, parte de los partidos de General Lavalle y General Madariaga pasaron a formar parte del Refugio de Vida Silvestre Laguna Salada Grande de 6000 hectáreas (Ley Provincial 12.594). Además, en el año 2009 se creó el Parque Nacional Campos del Tuyú de 3040 hectáreas, luego del reconocimiento de la Región Pampeana como uno de los ambientes más amenazados del país (Comité Interinstitucional y Equipo Técnico de APN 2009). Además, en 2018 se creó el Parque Nacional Ciervo de los Pantanos de 5588 ha (Ley Nacional 27.456).

Si bien en los Parques Nacionales la intervención antrópica está estrictamente restringida, en las áreas protegidas restantes las actividades permitidas son más variadas. En los Parques Nacionales está prohibida toda explotación económica (excepto la vinculada al turismo regulado), la caza de cualquier tipo y la pesca comercial, como también cualquier tipo de aprovechamiento de recursos naturales, asentamiento humano e introducción de fauna y flora exóticas (Ley Nacional 22.351). En cambio en otras áreas protegidas, como reservas provinciales o refugios, están prohibidas la explotación minera y la caza y pesca comerciales, pero pueden realizarse algunas actividades deportivas (incluyendo frecuentemente caza y pesca deportivas), comerciales e industriales, así como explotación agropecuaria y de canteras (López Alfonsín 2016). Debido a la superficie y al manejo de estas áreas, el nivel de protección de las zonas naturales en esta región es notablemente bajo.

En resumen, las zonas no explotadas de la Pampa Deprimida, al igual que en otros ecosistemas modificados, consisten actualmente en una serie de áreas naturales con un escaso grado de protección y en una red interconectada de caminos que se extiende entre los distintos usos de la tierra (Bergin et al. 2000, Herrera et al. 2017). Los bordes de estos caminos son zonas públicas de un valor potencialmente alto para la preservación de la biodiversidad (Szpeiner et al. 2007), ya que su manejo adecuado constituiría una estrategia realista que integraría el desarrollo productivo y la conservación. En este sentido, la armonización de aspectos productivos y ambientales, y la formación de corredores biológicos mediante la conservación de las áreas aledañas a los agroecosistemas han sido recomendadas en la Estrategia Nacional sobre la Biodiversidad (Ministerio de Desarrollo Sustentable 2016). Sin embargo, cabe destacar que los bordes contribuirán a la

conservación en la medida en que representen el hábitat original de las especies nativas y por eso su estudio es fundamental (Kociolek y Clevenger 2009).

Área de estudio

El trabajo de campo se realizó en el partido de General Madariaga (37° 0' 7'' S, 57° 8' 10" O, Figura II.III), dentro de la Pampa Deprimida. Los muestreos de aves y recursos, como también los monitoreos de nidos, se llevaron a cabo a lo largo de siete caminos: la Ruta Provincial nº 74 en el tramo General Madariaga-Las Armas y seis caminos rurales (Figura II.IV). Si bien uno de los caminos estaba asfaltado, la intensidad de tránsito era baja en todos ellos ya que todos eran caminos de uso interno que comunican a la ciudad de General Madariaga con pueblos o parajes rurales. Se seleccionaron caminos que contaban con buen mantenimiento a fin de facilitar el acceso incluso luego de fuertes lluvias. Además, se seleccionaron caminos poco transitados ya que el tráfico elevado puede afectar la permanencia de las aves en los bordes (Seiler 2001, Kociolek et al. 2011). Dado que se ha reportado que el asfaltado no influye en la calidad de hábitat de los bordes, se consideró que los siete caminos eran homogéneos en este sentido (Forman y Alexander 1998).

En un ensayo con nidos artificiales (Capítulo VI), se utilizaron además bordes de un camino de dos carriles por mano (Ruta Provincial nº 74 en el tramo General Madariaga-Pinamar) que comunica dos ciudades y posee una alta intensidad de tránsito (Figura II.IV). Sin embargo, esa diferencia en el nivel de transito fue tenida en cuenta al analizar los resultados del ensayo con nidos artificiales (Capítulo VI).

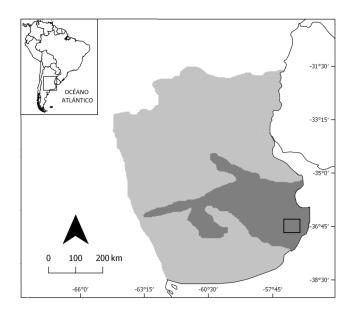


Figura II.III. Área de estudio. El gris claro corresponde a la Región Pampeana y el gris oscuro, a la Pampa Deprimida. El rectángulo delimita el área donde se sitúan los caminos estudiados.



Figura II.IV. Ubicación de los caminos estudiados en el partido de General Madariaga. El punto indica la ciudad de General Madariaga. En rojo se muestran los caminos rurales, en azul se muestra el camino asfaltado (tramo de la Ruta Provincial nº 74 que une la ciudad de General Madariaga con el pueblo de Las Armas) y en amarillo punteado se muestra el camino de dos carriles por mano (Ruta Provincial nº 74 en el tramo General Madariaga-Pinamar) incluido únicamente en un ensayo con nidos artificiales.

Selección de los sitios de muestreo

A lo largo de los caminos se determinaron puntos de manera aleatoria, que se ubicaron arbitrariamente a la izquierda o a la derecha del camino. Entre todos los caminos se obtuvo un total de 90 puntos, con una distancia mínima entre puntos vecinos de 800 m. En base a esos puntos se definieron los sitios de muestreo. Los sitios consistieron en tramos de bordes de camino de 200 m de longitud (el punto se ubicaba en la mitad de los 200 m),

que abarcaban el área comprendida entre el límite izquierdo o derecho del camino y el alambrado que delimita el campo adyacente (Figura II.V). Ya que el ancho de borde, es decir la distancia entre el límite del camino y el alambrado, tuvo un rango de 8-45 m, el área de los sitios varió entre 0.16 y 0.9 ha. La distancia de 800 m entre sitios vecinos permitió la medida independiente de variables del paisaje en un radio de 400 m alrededor de cada sitio (Figura II.VI).



Figura II.V. Ejemplo de sitio de muestreo a lo largo de los bordes de caminos. Los sitios abarcaron el área comprendida entre el límite del camino y el alambrado del campo adyacente.



Figura II.VI. Medición de variables de paisaje. El punto blanco pertenece a uno de los 90 puntos determinados aleatoriamente sobre los bordes de caminos. El rectángulo tiene 200 m de largo y delimita el sitio de muestreo (escala local). El círculo tiene un radio de 400 m y delimita el área en la que se midieron las variables del paisaje de ese sitio utilizando imágenes satelitales (escala de paisaje).

CAPÍTULO III

Descripción del hábitat disponible para las aves en los bordes de caminos

"... birds tend to prefer hedgerow types which most closely resemble their usual nonhedgerow breeding habitat"

Hinsley y Bellamy 2000

Introducción

La principal amenaza que enfrentan las aves a nivel global es la pérdida de hábitat, definido como los recursos que un organismo necesita para subsistir y las condiciones que restringen su uso (Johnson 2007). En diversos ecosistemas modificados del mundo, se ha propuesto que los bordes de campos y caminos proveen hábitat a las aves (Bergin et al. 2000, Seiler et al. 2001, Vickery et al. 2009, Šálek et al. 2018). Dado que poseen un menor grado de modificación que los campos adyacentes y funcionan como reservorios de biodiversidad, se ha destacado la importancia de estudiarlos como herramientas de conservación (Marshall y Moonen 2002, Ottens et al. 2014).

Sin embargo, si se intenta proteger a un determinado grupo de especies es necesario adoptar su perspectiva, teniendo en cuenta qué recursos utiliza y las distintas escalas que intervienen en su selección del hábitat (Kotliar y Wiens 1990, McIntyre y Hobbs 1999). En este sentido, a escala local, las aves perciben como hábitat aquellos ambientes que ofrecen refugio, sitios para anidar y alimento (Wiens 1989b, Johnson 2007). La oferta de refugio y sitios para anidar en los bordes de caminos está relacionada con la estructura de la vegetación (Conover et al. 2011, Kociolek et al. 2011, Zuria y Gates 2013). La oferta de recursos alimenticios está asociada principalmente con la abundancia de invertebrados y semillas (Marshall y Moonen 2002, Vickery et al. 2009). Además, las plantas en flor constituyen un recurso indirecto, ya que son una fuente de alimento para los invertebrados e inciden sobre la diversidad de invertebrados disponible para las aves (Vickery et al. 2009, Port y Schottler 2017). Por esta razón, la composición florística es uno de los factores principales en los que se enfocan aquellos planes de manejo que tienen como fin aumentar la oferta de alimento (Vickery et al. 2009, Port y Schottler 2017).

A su vez, la presencia de aves en los bordes estaría influenciada por las características del paisaje, dado que otras extensiones de hábitat cercanas también pueden ofrecer recursos esenciales (Hinsley y Bellamy 2000, Huijser y Clevenger 2006, Wuczyński 2016). Los distintos usos de la tierra, por su parte, también pueden afectar a las aves presentes en los remanentes de hábitat de paisajes productivos (McIntyre y Hobbs 1999, Fahrig et al. 2011). Asimismo, la oferta de todos estos recursos puede cambiar estacionalmente y afectar el uso de estos elementos lineales por las aves, que podrían desplazarse hacia otras zonas del paisaje ante la escasez de recursos en los bordes (Hulbert y Haskell 2002). Por lo tanto, es recomendable considerar escalas amplias y posibles variaciones estacionales al estimar la disponibilidad de hábitat para las aves en bordes de caminos.

En la Pampa Deprimida, subregión de la Pampa que posee un gran valor en términos de riqueza de especies de aves y áreas de importancia para la conservación de aves, el paisaje original ha sido notablemente modificado por la ganadería y la agricultura (Capítulo II). Estos usos de la tierra afectaron la abundancia relativa de las especies vegetales nativas, además de favorecer la introducción de exóticas (Burkart et al. 1990, Perelman et al. 2001). Un estudio reciente sobre los bordes de caminos de la Pampa Austral, una subregión cercana a la Pampa Deprimida (Figura II.I), ha reportado que estos elementos del paisaje pueden presentar especies vegetales, entomófilas y/o claves debido a su rol en el funcionamiento ecosistémico (ej. polinización), y ha destacado sus múltiples funciones ecológicas (Herrera et al. 2017). Sin embargo, no se han efectuado estimaciones directas de la oferta de recursos para las aves.

El objetivo de este capítulo es describir el hábitat disponible para las aves en bordes de caminos de la Pampa Deprimida. Específicamente se pretende (1) determinar si los ambientes típicos de la Pampa Deprimida están presentes en los bordes; (2) describir la estructura de la vegetación de los bordes y las características del paisaje en el entorno de los bordes, y compararlas entre invierno y primavera; (3) estimar la oferta de recursos alimenticios directos e indirectos en los bordes y compararla entre invierno y primavera.

Metodología

Muestreo de vegetación

A fin de determinar si los ambientes de la Pampa Deprimida estaban presentes en los bordes (objetivo 1), se distinguieron distintos ambientes de los bordes de caminos y se estimó su cobertura. Esto se realizó durante octubre de 2016 en todos los sitios descriptos en el Capítulo II (n= 90 sitios) y durante julio de 2017 en una submuestra de esos sitios (n= 78 sitios). Los ambientes fueron clasificados según sus formas de vida como pastizal, humedal y bosque. El pastizal consistió en vegetación herbácea, el humedal en aquella vegetación creciendo en suelos anegados, y el bosque en aquella dominada por especies leñosas. Se estimó el grado de modificación de cada uno de estos ambientes identificando sus especies dominantes, y notando si éstas formaban parte de las comunidades vegetales originales de la Pampa Deprimida descriptas por Vervoorst (1967).

Además, dentro de cada ambiente se describió la estructura de la vegetación (objetivo 2). Las distintas estructuras de la vegetación se distinguieron según su relevancia para el refugio y la nidificación de aves. Dentro del pastizal, se distinguieron el pasto corto

(menor a 30 cm) del pasto más alto (de 30 a 80 cm), ya que la oferta de refugio varía entre ellos. Mientras algunas aves seleccionan el pasto corto que permite avistar predadores fácilmente y disminuye las maniobras necesarias para la alimentación, otras prefieren ocultarse en el pastizal alto (Isacch y Martinez 2001, Whitingam y Evans 2004, Maron y Lil 2005). Además, se distinguió el pasto alto dominado por gramíneas (principalmente la pastura exótica Festuca arundinacea) de las dicotiledóneas (principalmente la exótica Rapistrum rugosum). Si bien poseen una altura similar (de 30 a 80 cm), pueden representar distintas ofertas de alimento ya que las dicotiledóneas se relacionan con la oferta de invertebrados (Hinsley y Bellamy 2000). Asimismo, se distinguieron las cortaderas (individuos de Cortaderia selloana) ya que poseen una altura mayor (de 0.7 a 2 m) y, al formar parte del pastizal original, son ampliamente utilizadas como sitios de nidificación por las aves de la región (Pretelli et al. 2013, de la Peña 2015). Dentro del ambiente humedal, se distinguió a los juncales (principalmente Schoenoplectus californicus) de los totorales (Typha sp.) debido a que, si bien usualmente están entremezclados entre sí, son seleccionados para nidificar por especies distintas (de la Peña 2015). Finalmente, dentro del ambiente de bosque se distinguieron los árboles nativos (principalmente Celtis ehrenbergiana y Scutia buxifolia) de los exóticos (Populus sp., Eucalyptus sp., y Acacia melanoxilon), porque poseen distinta estructura, y la oferta de alimento y sitios de alimentación probablemente varía entre ellos (Cueto y Lopez de Casenave 2002).

En tres transectas perpendiculares al camino, se midió la longitud de intersección de las distintas estructuras (Matteucci y Colma 1982), caminando a lo largo de la transecta y utilizando una cinta métrica. Esto se realizó durante octubre de 2016 en todos los sitios descriptos en el Capítulo II (n= 90 sitios) y durante julio de 2017 en una submuestra de esos

sitios (*n*= 78 sitios). Una de las transectas se ubicó sobre el centro de los 200 m lineales del sitio, y las dos restantes se ubicaron a ambos lados del centro a una distancia de 75 m. La orientación perpendicular al camino de las transectas permitió abarcar el gradiente de la vegetación presente en los bordes. Cuando debido a la presencia de agua no se podía caminar a lo largo de toda la transecta, la longitud se midió con un medidor de distancia laser (Redfield® RaiderTM 550). Las longitudes se expresaron como porcentajes dentro de cada transecta, y el promedio de los porcentajes en las tres transectas fue considerado como la cobertura de cada estructura en un sitio de muestreo.

Durante los muestreos de vegetación en los sitios a escala local, se anotaron también las características del paisaje a su alrededor. Luego, se midieron las características del paisaje en imágenes satelitales (Image © 2017 DigitalGlobe, fuente: Google®Earth™) de noviembre de 2016 (primavera) y abril de 2017 (la imagen más cercana al invierno 2017) con el software Google Earth Pro (Sullivan 2009). Validando las imágenes con las observaciones anotadas a campo, se midió la cobertura de los distintos usos de la tierra y las distintas áreas seminaturales del paisaje, que constituyen extensiones adicionales de hábitat, en un radio de 400 m alrededor de cada sitio. Se consideró que dicho radio podía ofrecer una buena representación del paisaje de la Pampa Deprimida, cuya composición está mayormente asociada a factores topográficos y de salinidad del suelo que ocurren a escalas finas (Perelman et al. 2001). Los usos de la tierra consistieron en Ganadería (pasto de menos de 30 cm de altura típico de campos con pastoreo intensivo), Cultivos (soja, maíz y girasol, como también rastrojos no identificados) y Forestaciones (arboledas exóticas, principalmente Eucalyptus sp.). Las áreas seminaturales consistieron en Pastizal (pasto de más de 30 cm de altura, incluyendo cortaderales y zonas posiblemente sometidas a cierto

nivel de pastoreo extensivo), Humedal y Bosque nativo (arboledas constituidas por al menos un 80% de *C. ehrenbergiana* y/o *S. buxifolia*). Si bien la zona seminatural Pastizal cuenta con un cierto grado de error ya que parte de estas áreas son utilizadas para la ganadería, la resolución de las imágenes no permitió efectuar clasificaciones más finas. Por lo tanto, se consideraron como zonas seminaturales todos aquellos pastizales no disturbados, o con un grado menor de disturbio que las zonas de pasto de menos de 30 cm de altura.

Recursos alimenticios directos: muestreo de invertebrados

A fin de estimar la oferta de recursos alimenticios directos e indirectos en los bordes (objetivo 3) se realizaron muestreos de invertebrados, semillas y flores. Para los muestreos de invertebrados se utilizó una red de mano y una trampa pitfall ubicada en el medio de los 200 m de cada sitio (primavera, n=90 sitios; invierno, n=78 sitios). Las trampas siempre se colocaron en un área de pasto alto. La capacidad de las mismas era de 350 ml con una abertura de 80 mm de diámetro. Se llenaron con 150 ml de brine (principalmente sal y vinagre disueltos en agua, Cheli y Corley 2010) y permanecieron activas durante 4 días. Además, se efectuaron un total de 40 golpes de red a lo largo de dos transectas perpendiculares al camino (Leston 2013), ubicadas a ambos lados de la trampa a una distancia de 4 m. En cada sitio, se mezclaron los individuos colectados con la trampa y la red. Se determinó el orden taxonómico de los individuos, usando una lupa binocular. Dado que los distintos tipos de invertebrados ofrecen alimento a diferentes especies de aves, también se los clasificó como voladores (insectos voladores de los órdenes Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera y Odonata) y no-voladores (insectos no voladores de los órdenes Homoptera, Hymenoptera, Orthoptera y Siphonaptera, larvas de Lepidoptera e

invertebrados de los órdenes Arachnida, Isopoda y Myriapoda). Luego, se secaron en una estufa a 50 °C hasta que se alcanzó un peso constante. Finalmente, para cada borde se obtuvo un valor de peso seco de invertebrados voladores y un valor de peso seco de invertebrados no-voladores.

Recursos alimenticios directos: muestreo de semillas

Los muestreos de semillas se realizaron contabilizando las semillas en pie (primavera, n= 90 sitios; invierno, n=78 sitios) y las semillas en suelo (primavera, n= 45 sitios; invierno, n=78 sitios). En los muestreos de semillas en pie se estimó la abundancia contabilizando todas las diásporas (unidades de dispersión) en dos parcelas de 1 m por 3 m perpendiculares al camino (Atkinson et al. 2005). Cada parcela se ubicó a un lado del centro del sitio, a una distancia de 75 m del centro. Todas las diásporas se identificaron a nivel de especie, y se determinó que todas eran gramíneas. Se contó el número de inflorescencias secundarias (panojas o espigas) en el campo y se colectaron muestras de cada especie. En el laboratorio, se calculó el número de espiguillas por inflorescencia secundaria y el número antecios por espiguilla para cada especie, y se multiplicó el número de espiguillas por inflorescencia secundaria por los antecios por espiguilla. Utilizando este método se obtuvo una estimación de la abundancia de semillas de cada especie de gramínea para cada sitio. La suma de todas las semillas se consideró como la abundancia de semillas en pie del sitio.

Además, se contabilizaron las semillas en suelo accesibles a las aves. Con este fin, en un área de pasto alto en el centro del sitio se tomó una muestra de suelo de 20 cm x 20 cm de área y aproximadamente 1 cm de profundidad (modificado de Whittingham et al.

2006). En el laboratorio, se secó la muestra en una estufa a 50 °C hasta que alcanzó un peso constante y se contabilizaron las semillas utilizando una lupa binocular. Dado que la profundidad y el volumen de las muestras variaron ligeramente debido a la dificultad para extraer suelo de zonas con altas densidades de raíces, se estandarizó el número de semillas en cada muestra por unidad de peso de suelo seco. Las semillas en suelo no se identificaron a nivel de especie, dado que la mayoría se encontraban rotas al momento de contabilizarlas.

Recursos alimenticios indirectos: muestreos de flores

Se realizaron muestreos de flores en cada sitio durante la primavera de 2015 (n= 60 sitios) y el invierno de 2016 (n= 60 sitios). Los muestreos de primavera se realizaron entre el 6 y el 12 de noviembre, y los de invierno entre el 25 de julio y el 1 de agosto. Se contabilizaron las flores en dos parcelas de 1 m por 3 m perpendiculares al camino. Cada parcela se ubicó a un lado del centro del sitio, a una distancia de 75 m del centro. El procedimiento consistió en identificar las especies que se encontraban en flor y para cada especie registrar el número de flores directamente, o estimarlo multiplicando el número de inflorescencias por la cantidad de flores por inflorescencia.

Análisis estadístico

A fin de describir la vegetación de los bordes de caminos y del paisaje, tanto en primavera como en invierno, se realizaron cuatro análisis de componentes principales usando la función 'rda' del paquete vegan del software estadístico R (Oksanen et al. 2013, R Core Team 2017). Estos cuatro análisis ordenaron a los sitios en el espacio definido por la vegetación de los bordes de caminos y del paisaje en cada estación, respectivamente. Se utilizó una matriz de correlación y se realizó una rotación ortogonal de los ejes para

aumentar su correlación con las variables (Tabachnick y Fidel 2007). De este modo se comparó de manera descriptiva la vegetación entre primavera e invierno tanto a escala local como de paisaje.

Finalmente, se comparó la abundancia de invertebrados, semillas y flores entre primavera e invierno. Dado que las variables no cumplían los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas, se realizaron pruebas de Wilcoxon pareadas a una cola con la función wilcox.test del paquete 'stats' (R Core Team 2017).

Resultados

Muestreo de vegetación

Los bordes de caminos presentaron tres ambientes distinguibles según sus formas de vida, denominados pastizal, humedal y bosque, que poseen a su vez distintas estructuras de la vegetación (Tabla III.I). Estos ambientes se corresponden con los ambientes de vegetación herbácea, zonas inundadas con juncales y totorales, y bosques de tala descriptos para la Pampa Deprimida (Vervoorst 1967, Capítulo II). Además, identificar a las especies dominantes de los ambientes permitió establecer su grado de modificación. El ambiente de pastizal, formado principalmente por gramíneas y dicotiledóneas herbáceas (Tabla III.I), fue el ambiente con mayor grado de modificación ya que estuvo dominado por especies exóticas. El pasto alto y las dicotiledóneas, si bien podrían asemejarse en estructura al flechillar de la Pampa Deprimida y presentaron especies nativas como *Paspalum dilatatum* (Capítulo II), estuvieron dominados por pasturas exóticas. Además, ocasionalmente (en 7 sitios, con un 5.6% de cobertura promedio) se registraron cardos exóticos entre las

dicotiledóneas (*Carduus acanthoides*, *Dipsacus fullonum* y *Cynara cardunculus*). Sin embargo, en este ambiente de pastizal también se registraron cortaderas (Tabla III.I), típicas de la Pampa Deprimida (Vervoorst 1967).

El humedal estuvo principalmente constituido por juncales y totorales nativos. Además, se observaron individuos de *Solanum glaucophyllum* y *Eryngium eburneum* asociados a los juncales y totorales. *S. glaucophyllum* estuvo presente en 7 sitios, con una cobertura promedio de 0.7%, mientras que *E. eburneum* estuvo en 6 sitios con una cobertura promedio de 0.9%. Todas estas especies han sido señaladas como típicas de la Pampa Deprimida (Vervoorst 1967).

El bosque estuvo dominado por árboles nativos, asociados frecuentemente a enredaderas nativas como *Araujia sericifera* y *Passiflora caerulea*. Estas especies leñosas, como (principalmente *C. ehrenbergana* y *S. buxifolia*) representan en cierta medida al talar de la Pampa Deprimida (Vervoorst 1967, Arturi y Goya 2004). Los árboles exóticos estuvieron presentes en una medida notablemente menor, representando tan solo el 13% de la cobertura total de árboles (Tabla III.I).

Tabla III.I. Ambientes presentes en los bordes de caminos y sus estructuras de la vegetación (media \pm error estándar). Se muestran valores correspondientes a la primavera (n=90) y al invierno (n=78).

	Primavera (%)	Invierno (%)
Pastizal		
Pasto bajo	10.6 ± 1.57	15.9 ± 2.12
Pasto alto	54.6 ± 2.59	48.1 ± 2.83
Dicotiledóneas	7.8 ± 0.98	4.9 ± 0.8
Cortaderas	3.7 ± 0.87	5.2 ± 1.37
Humedal		
Juncal	9.8 ± 1.42	13.1 ± 2.01
Totoral	7.2 ± 1.19	7.7 ± 1.18
Bosque		
Talar	4.3 ± 1.01	4.2 ± 1.03
Árboles exóticos	0.5 ± 0.30	0.5 ± 0.30

Si bien algunos sitios solo presentaron coberturas de pastizal (22% de los sitios), una gran proporción presentó simultáneamente pastizal y bosque (40%). Además, algunos sitios presentaron pastizal y humedal (17%), y otros presentaron los tres ambientes (21%). Esta heterogeneidad de ambientes de los bordes de caminos se debe a su diseño, ya que los bordes suelen tener su altura máxima en el extremo aledaño al camino, una zona baja para la evacuación de agua paralela al camino y nuevamente terrenos más elevados en los alambrados. El pastizal suele ocupar el extremo adyacente al camino, mientras que en la zona baja hay especies de humedal y cerca de los alambrados se ubican las leñosas, cuya dispersión puede ser favorecida por aves que se posan en los alambrados (Figura III.I).



Figura III.I. Ambientes presentes en los bordes de caminos. Ejemplos de sitios de muestro que presentan ambientes de pastizal (a), pastizal y humedal (b), pastizal y bosque (c) o los tres ambientes simultáneamente. El camino, o la dirección hacia donde se ubica el camino, se indica con una flecha.

En el paisaje en torno a los bordes, la cobertura predominante fue el uso de la tierra 'ganadería'. Los demás usos de la tierra no ocuparon grandes extensiones (Tabla III.II). En cuanto a las zonas seminaturales, las más extensas fueron las de pastizal, seguido de humedal. El bosque nativo del paisaje fue la cobertura más escasa, siendo la superficie de arboledas nativas menor que la de arboledas exóticas, a diferencia de lo observado en los bordes (Tabla III.II).

Tabla III.II. Características del paisaje en torno a los bordes de caminos. Se muestran la media y el error estándar para cada cobertura en primavera (n= 90) e invierno (n= 78).

	Primavera (%)	Invierno (%)
Usos de la tierra		
Ganadería	33.8 ± 2.46	35.1 ± 2.44
Cultivo	14.3 ± 1.81	12.5 ± 1.72
Forestaciones	1.5 ± 0.29	1.5 ± 0.23
Áreas seminaturales		
Pastizal	22.1 ± 2.36	22.5 ± 2.58
Humedal	11 ± 1.4	11.4 ± 1.52
Bosque nativo	0.8 ± 0.14	0.6 ± 0.13

A escala local, los sitios de muestreo se ordenaron según la estructura de la vegetación de los bordes en un primer componente que separaba el pasto alto del humedal y, en menor medida, en un segundo componente que separaba el pasto bajo del pasto de mayor altura (Figura III.II). Si bien este patrón se dio tanto en primavera como en invierno, en invierno una mayor cantidad de sitios se asoció con altas coberturas de pasto bajo (Figura III.IIb). Juntos los primeros dos componentes explicaron un 42.7% de la variabilidad en primavera y un 41%, en invierno (Apéndice III.I). A escala de paisaje, las coberturas de los distintos usos de la tierra y áreas seminaturales también se mantuvieron relativamente constantes entre estaciones. Tanto en primavera como en invierno, predominó un gradiente desde sitios con elevada cobertura de pastizal a sitios con ganadería (Figura III.III). Asimismo, en el segundo componente, el pastizal y el cultivo, las coberturas más extensas luego de la ganadería (Tabla III.II), se mantuvieron en extremos opuestos en primavera (Figura III.IIIa), y un patrón similar se observó en invierno (Figura III.IIIb). Juntos los primeros dos componentes explicaron un 50.4% de la variabilidad en primavera y un 52.4%, en invierno (Apéndice III.I).

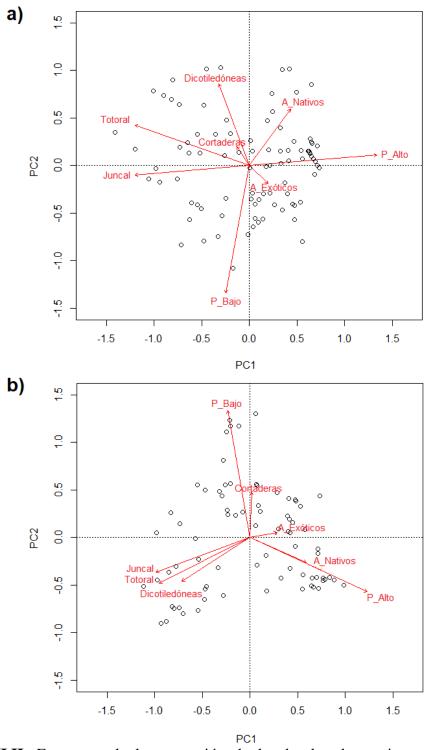


Figura III.II. Estructura de la vegetación de los bordes de caminos a escala local. Ordenamiento de los sitios en función de la vegetación del borde en primavera (a) e invierno (b). P_bajo: pasto bajo; P_alto: pasto alto; A_nativos: árboles nativos; A_exóticos: árboles exóticos.

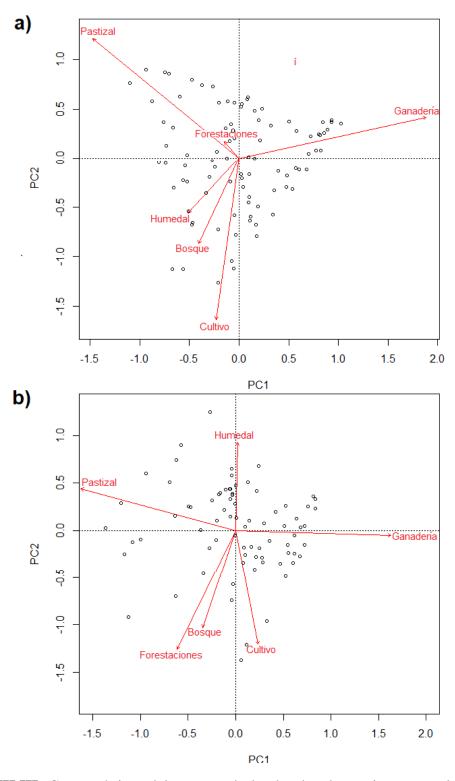


Figura III.III. Características del entorno de los bordes de caminos a escala de paisaje. Ordenamiento de los sitios en función de los usos de la tierra y las áreas seminaturales del paisaje en primavera (a) e invierno (b).

Muestreos alimenticios directos e indirectos

En cuanto a la oferta de alimento, se registraron 13 órdenes taxonómicos de invertebrados tanto en primavera como en invierno, entre los cuales los más abundantes fueron Diptera e Hymenoptera aunque también estuvieron representados Homoptera, Coleoptera, Araneae e Isopoda. Durante la primavera, la abundancia de invertebrados voladores y no-voladores fue mayor que durante el invierno (Wilcoxon voladores, V=2561, p<0.001, n=78; Wilcoxon no-voladores, V=2569, p<0.001, n=78; Figura III.IVa).

Se registraron siete especies de gramíneas con semillas disponibles en primavera y cuatro en invierno, aunque F. arundinacea tuvo una marcada dominancia (Tabla III.III). Solo el 1% de las semillas en pie pertenecían a especies nativas (Bromus catharticus, Paspalum dilatatum y Nasella neesiana, Tabla III.III). La abundancia promedio de semillas en pie durante la primavera fue 400 veces la abundancia durante el invierno (Wilcoxon, V= 2926, p<0.001, n= 78, Figura III.IVb). La abundancia de semillas en suelo también fue mayor durante la primavera (Wilcoxon, V= 476, p<0.001, n= 33, Figura III.IVb).

Además, se registraron 21 especies de flores entre los muestreos de primavera e invierno. La abundancia de flores tanto nativas como exóticas fue mayor en primavera (Wilcoxon nativas, V=903, p<0.001, n=60; Wilcoxon exóticas, V=1091.5, p<0.001, n=60, Figura III.IVc).

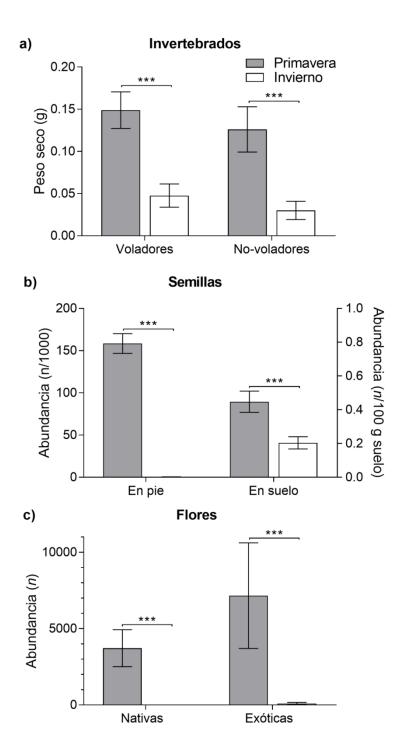


Figura III.IV. Abundancia de recursos alimenticios directos e indirectos para las aves en bordes de caminos. Se muestra la media y el error estándar de (a) el peso seco de invertebrados voladores y no-voladores, (b) la abundancia de semillas sobre la vegetación (Semillas en pie, divididas por 1000 con fines gráficos) y en suelo, y (c) la abundancia de flores. *** p< 0.001 (test de Wilcoxon).

Tabla III.III. Composición de los recursos alimenticios directos para las aves en bordes de caminos. Se muestran las abundancias relativas de los órdenes taxonómicos de invertebrados (primavera, n= 90; invierno, n= 78).

	Primavera (%)	Invierno (%)
Invertebrados		
Diptera	53.7	63
Homoptera	15.3	0.6
Hymenoptera	11.5	17.8
Coleoptera	5.8	2.2
Isopoda	5	1.2
Araneae	4.1	7.2
Otros ¹	1.6	1.7
Semillas		
Festuca arundinacea	97.9	86.8
Dactylis glomerata	1.8	12.2
Bromus catharticus	0.3	0.8
Paspalum dilatatum	0.1	0.2
Otros ²	0.1	0.1

¹ Polipoda, Diplopoda, Orthoptera, Lepidoptera, Odonata, Opilionidae, Syphonaptera

² Avena sativa, Nasella neesiana, Phalaris minor, Triticum aestivum

Tabla III.IV. Composición de los recursos alimenticios indirectos para las aves en bordes de caminos. Se muestran las abundancias relativas de las flores de especies nativas y exóticas en primavera (n= 60) e invierno (n= 60).

	Primavera (%)	Invierno (%)
Flores nativas		
Senecio tweediei	1.1	-
Ranunculus apiifolius	0.4	-
Senecio selloi	0.4	-
Tillandsia aeranthos	0.2	-
Otros ¹	0.01	0.007
Flores exóticas		
Rapistrum rugosum	55.9	43.1
Matricaria chamomila	32	0.07
Ligustrum sinense	-	46.4
Melilotus indica	8.6	4.5
Medicago lupulina	0.9	0.3
Senecio madagascariensis	0.2	1.9
Melilotus albus	0.1	-
Capsella bursa-pastoris	-	1
Stellaria media	-	0.5
Carduus acanthoides	0.003	0.2
Otros ²	0.2	2

¹ Sisyrinchium platense, Solanum glaucophyllum, Trifurcia lahue, Bidens laevis, Passiflora caerulea

Discusión

Este trabajo tuvo como objetivo describir el hábitat disponible para las aves en bordes de caminos de la Pampa Deprimida. Los bordes presentan algunos de los ambientes de la Pampa Deprimida, que se asemejan a la vegetación original en términos estructurales y, ocasionalmente, de sus especies dominantes (ej. *C. selloana*, *S. californicus*, *C.*

² Anagallis arvensis, Lotus corniculatus, Silene gallica, Solanum nigrum, Sonchus asper, Sonchus oleraceus, Trifolium repens

ehrenbergiana). Se registraron distintas estructuras de la vegetación que podrían ser utilizadas por diversas especies, como también la presencia de recursos alimenticios.

A escala local, los bordes presentaron ambientes de pastizal, humedal y bosque, de los cuales el humedal y el bosque estuvieron dominados por especies nativas. Si bien el pastizal de los bordes mostró un alto grado de modificación, al parecer presentó una elevada proporción de pasto alto con respecto al paisaje, donde la cobertura de zonas con pasto corto destinadas a ganadería fue mayor que la de los pastizales. Los bordes, entonces, podrían ofrecer al paisaje de la Pampa Deprimida extensiones valiosas de pastizal, humedal y bosque, asociados a la ocurrencia de muchas especies de aves de la región (Narosky e Yzurieta 2003, Azpiroz et al. 2012).

Asimismo, los bordes presentaron estructuras de la vegetación que podrían tener relevancia para distintas especies. Las cortaderas, los juncales y los totorales pueden ofrecer sitios de nidificación a diversas aves de esta zona como *P. flaviventris* o *P. virescens*, frecuentemente asociadas a pastizales y/o zonas bajas (Pretelli et al. 2013, de la Peña 2015). Los árboles del bosque nativo, y sus enredaderas asociadas, también ofrecen sitios de nidificación y alimento a diversas especies (de la Peña 2015). Incluso el pasto alto dominado por pasturas exóticas podría ofrecer sitios de nidificación menos disturbados en comparación con las pasturas de los campos adyacentes (Warner 1994, Hinsley y Bellamy 2000, Seiler 2001), dado que el pastoreo y los manejos como el uso de maquinaria para la aplicación de herbicidas pueden destruir los nidos y/o afectar la supervivencia de los adultos (Warner 1994, Seiler 2001, Fernández et al. 2003, Giordano et al. 2010). Por lo tanto, estos bordes podrían albergar un amplio rango de especies. Más aún, el paisaje en torno a los bordes también posee fragmentos de pastizal, humedal y bosque que podrían

ofrecer recursos (Hinsley y Bellamy 2000, Huijser y Clevenger 2006, Wuczyński 2016), e incrementar la abundancia y dispersión de las distintas especies de aves en el paisaje (Fahrig 2013).

Además de refugio y sitios de nidificación, se registraron diversos ítems alimenticios. Se registró un amplio grupo de órdenes de invertebrados, con una alta proporción de Diptera, Hymenoptera, Homoptera y Coleoptera. Los órdenes Coleoptera, Diptera e Hymenoptera, junto con Orthoptera y Lepidoptera, han sido clasificados como los órdenes más importantes que componen la dieta de aves presentes en agroecosistemas de Europa en un estudio realizado a escala regional (Wilson et al. 1999). Asimismo las gramíneas (especialmente Triticum sp. y Avena sp. que son remanentes de cultivos de trigo y avena, respectivamente) se han considerado como la fuente de semillas más importante de la dieta (Wilson et al. 1999). Si bien la pastura exótica F. arundinacea fue la gramínea predominante, se ha reportado que las aves especialistas de pastizal consumen sus semillas y se asocian con su cobertura en Norteamérica (Scott et al. 2002). Aunque hay escasos registros de su consumo por especies de aves en la Región Pampeana (Comparatore y Yagueddú 2007), algunas especies han sido observadas utilizando pasturas implantadas en la Pampa Austral y la Pampa Interior (Leveau y Leveau 2004, Isacch et al. 2005). Además, la abundancia y riqueza de aves de pastizal se ha relacionado positivamente con el área ocupada por pasturas dominadas por F. arundinacea y Dactylis glomerata en la Pampa Ondulada, subregión de la Pampa en donde la superficie ocupada por pastizales naturales es mínima (Cerezo et al. 2011). Finalmente, se registraron flores que podrían favorecer indirectamente la oferta de invertebrados. Aunque una gran proporción fueron exóticas como Rapistrum rugosum de la familia Brassicaceae, se ha reportado que las flores de esta

familia incrementan la oferta de semillas e invertebrados, y facilitan el acceso de las aves al suelo (Hinsley y Bellamy 2000).

A diferencia de la estructura de la vegetación a escala local y de paisaje, la oferta de alimento varió entre estaciones, disminuyendo notablemente en invierno. La escasez de semillas fue aún mayor ya que la abundancia de semillas en pie mostró la disminución más marcada, aunque las semillas en suelo podrían aumentar la oferta para las aves granívoras (Marone 1992, Robinson et al. 2004). En épocas de escasez, estas aves podrían desplazarse en mayor medida tanto dentro de los bordes como dentro de los remanentes de hábitat del paisaje (Hurlbert y Haskell 2002). Incluso en invierno algunas especies podrían utilizar más los campos ganaderos, como también cultivos o rastrojos (Isacch et al. 2005, Leveau y Leveau 2011). La presencia de aves alimentándose en estas áreas probablemente implique un mayor riesgo de depredación (Azpiroz et al. 2012), además de daños en los cultivos (Canavelli et al. 2014, Zufiaurre et al. 2017). En este sentido, la oferta sostenida de semillas en los bordes podría disminuir el uso de campos por las aves granívoras (Robinson y Sutherland 1999), favoreciendo así la supervivencia de los individuos y la productividad de los cultivos.

En resumen, dadas las condiciones presentes en los bordes de caminos, éstos podrían brindar hábitat a las aves de la Pampa Deprimida. Debido a la creciente modificación de este paisaje y al declive de muchas de sus especies de aves (Ministerio de Desarrollo Sustentable y Aves Argentinas 2017), estos hábitats lineales podrían tener un elevado valor de conservación. Resulta necesario entonces estudiar cómo se compone la comunidad de aves que efectivamente los utiliza, y si son utilizados como fuente de refugio y sitios de alimentación y nidificación.

CAPÍTULO IV

Descripción de la comunidad de aves en los bordes de caminos: su dinámica estacional y sus principales comportamientos

"Communities of birds and other organisms do not suddenly appear as complete units awaiting our study but develop through time..."

Wiens 1989a

Introducción

En ecosistemas modificados las comunidades de aves resultan empobrecidas, ya que la pérdida de hábitat afecta tanto la abundancia como la distribución de las distintas especies (Johnson 2007, Azpiroz et al. 2012, Reif 2013). En este contexto, comenzó a estudiarse el rol de los remanentes de hábitat en su conservación (Mazerolle y Villard 1999, Winter et al. 2000, Duchardt et al. 2016, Port y Schottler 2017). Específicamente, los bordes de campos y caminos pueden ofrecer una herramienta práctica y eficiente (Bergin et al. 2000, Seiler 2001, Vickery et al. 2009, Šálek et al. 2018), y su mantenimiento ha incrementado la abundancia y riqueza de aves en diversos paisajes (Hinsley y Bellamy 2000, Huijser y Clevenger 2006). Incluso se ha postulado que las características de los bordes son más relevantes para las comunidades de aves que las de los usos de la tierra adyacentes (Fahrig et al. 2011, Wuczyński 2016).

El uso de bordes se ha registrado en aves de diversos ambientes como pastizal (Bergin et al. 2000), bosque (Huijser y Clevenger 2006), arbustal (Confer y Pascoe 2003) y humedal (Vierling 2000), y en distintas estaciones. Si bien la mayoría de los estudios se han realizado durante la temporada reproductiva, también se ha destacado que estas áreas son esenciales en invierno para evitar la escasez de recursos alimenticios en los agroecosistemas (Conover et al. 2007, Vickery et al. 2009). Entre los recursos alimenticios presentes en los bordes se han destacado los invertebrados directamente relacionados con la composición florística, como también las semillas de especies vegetales nutritivas frecuentemente consideradas malezas (Robinson y Sutherland 1999, Marshall y Moonen 2002, Vickery et al. 2009).

El extenso uso de los bordes se debe a la diversidad de recursos que éstos ofrecen a las aves. Los bordes pueden proveer refugio a los individuos mientras se trasladan de un sitio a otro, favoreciendo su movimiento en el paisaje (Forman 1995), aunque también pueden ofrecer sitios de alimentación y nidificación (Hinsley y Bellamy 2000, Bergin et al. 2000, Marshall y Moonen 2002, Huijser y Clevenger 2006, Conover et al. 2007, Vickery et al. 2009). Las aves especialistas son capaces de permanecer en los bordes ya que pueden satisfacer sus requerimientos obteniendo recursos de estos y otros remanentes de hábitat similares en el paisaje (Dunning et al. 1992, Miller y Cale 2000, Brotons et al. 2005). Además, las aves que utilizan dos ambientes a lo largo de su ciclo de vida (ej. especies con ambientes de alimentación y nidificación diferentes) resultan favorecidas por los bordes de caminos y otros elementos lineales del paisaje, que les proveen cercanía entre recursos complementarios (Ries y Sisk 2004, Vallecillo et al. 2008, Fahrig et al. 2011, Tscharntke et al. 2012).

Debido a los diversos beneficios que los bordes de caminos proveen a las aves, este tipo de hábitats lineales podrían contribuir a la conservación de la avifauna de la Pampa Deprimida. Al igual que en otros ecosistemas modificados, el hábitat en esta región ha sido reducido a una serie de remanentes con distinto grado de protección y una red interconectada de caminos (Capítulo II). Dado que presentan parte de los ambientes de la Pampa Deprimida en términos de especies vegetales dominantes y/o estructura (Capítulo III), los bordes de estos caminos son sitios potencialmente valiosos desde un punto de vista ornitológico. Por lo tanto, resulta indispensable determinar en qué medida son utilizados por las aves.

El objetivo de este capítulo es describir la comunidad de aves presente en los bordes de caminos de la Pampa Deprimida, y la manera en que las aves utilizan los bordes. Específicamente se pretende (1) identificar a las especies que forman la comunidad y determinar en qué medida están representadas las especies de la región (aquellas cuya distribución incluye el área de estudio); (2) analizar las variaciones estacionales en la riqueza y composición de la comunidad; (3) determinar los principales usos que las aves hacen de los bordes.

Metodología

Muestreos de aves

A fin de identificar las especies que forman la comunidad de aves que utiliza los bordes de caminos de una manera representativa, durante la primavera (octubre y noviembre de 2015), verano (enero y febrero de 2016), otoño (abril y mayo de 2016) e invierno (julio y agosto de 2016) se realizaron muestreos de aves en submuestras de los 90 sitios descriptos en el Capítulo II (primavera: n= 60, verano: n= 38, otoño: n= 38; invierno: 74). Si bien los sitios muestreados difirieron entre estaciones, 38 sitios fueron muestreados en todas ellas.

El método utilizado fue el de puntos de conteo de 10 min de duración. Los conteos se realizaron a partir de 15 min desde la salida del sol y hasta no más de 4 h desde el amanecer. No se realizaron conteos en días lluviosos o excesivamente ventosos (Bibby et al. 2000). Todos los conteos fueron realizados por dos observadores. Los sitios de muestreo se dividieron en dos porciones de 100 m de longitud (superficie= 100 m x ancho de borde),

y cada observador registró todos los avistamientos o sonidos de aves producidos en una de las porciones. Dado que el radio de los puntos de conteo fue de 50 m como máximo, y dada la buena visibilidad de estos bordes de caminos constituidos principalmente por pastizal (Capítulo III), se consideró que no era necesario contemplar la probabilidad de detección (Smucker et al. 2005). Cada sitio se visitó dos veces en cada estación y el número máximo de individuos registrado para cada especie se consideró como su abundancia.

A fin de determinar en qué medida están representadas las especies nativas del área de estudio en los bordes de caminos (objetivo 1), se calculó el porcentaje que representan las aves registradas con respecto al total de especies cuya distribución incluye el área de estudio (Capítulo II, Figura II.III), de acuerdo con Azpiroz (2012). Además, dado que estos bordes presentan en cierta medida los ambientes de pastizal, humedal y bosque característicos de la región (Capítulo III), en base a bibliografía se especificó cuáles de estos ambientes utilizan las especies registradas (Narosky e Izurieta 2003, Filloy et al. 2010, Azpiroz et al. 2012, de la Peña 2015), y dicha información se volcó en una tabla (Apéndice IV.I). Se determinó que utilizaban pastizal si en la descripción de su ambiente se incluían los términos pastizales, pajonales o praderas. Se determinó que utilizaban humedal cuando la descripción bibliográfica incluía humedales, juncales o totorales, y bosque cuando incluía bosques, montes o arboledas. Se las consideró especialistas de pastizal, humedal o bosque si solamente utilizaban uno de estos ambientes según la bibliografía. De este modo, se formaron tres grupos de aves especialistas.

Asimismo, se especificó en base a bibliografía la dieta de las especies (Del Hoyo et al. 1992, Marone 1992, Cueto y Lopez de Casenave 2000, de la Peña 2015, Goijman et al. 2015), y dicha información se volcó en la tabla antes mencionada (Apéndice IV.I). Dado

que los bordes presentaron oferta de invertebrados y semillas, que constituyen las principales fuentes de alimento para aves (Capítulo III), se identificó a las especies que consumían mayoritariamente alguno de estos recursos según las fuentes consultadas. Para las aves insectívoras también se especificó su sitio de alimentación, ya que aquellas que se alimentan sobre superficies (suelo o vegetación) consumen distintos invertebrados que aquellas que se alimentan en vuelo. De este modo, se formaron tres gremios alimenticios: insectívoros de superficie, insectívoros aéreos y granívoros. Luego, se analizaron las variaciones estacionales de la riqueza y composición de la comunidad de aves (objetivo 2).

Observaciones comportamentales

A fin de determinar los principales usos que las aves hacen de los bordes (objetivo 3), se observaron individuos en el pico de la temporada reproductiva de la mayoría de las especies en esta región. Durante noviembre de 2016, en 24 sitios se registraron los comportamientos realizados y los sustratos utilizados por un total de 306 individuos focales, que pertenecían a las 10 especies más abundantes en el área en época reproductiva según Mermoz et al. (2016): Agelasticus thilius (n= 23), Embernagra platensis (n= 22), Hymenops perspicillatus (n= 48), Molothrus bonariensis (n= 36), Pitangus sulphuratus (n= 21), Pseudocolopteryx flaviventris (n= 22), Pseudoleistes virescens (n= 37), Sicalis luteola (n= 41), Tyrannus savana (n= 28) y Zonotrichia capensis (n= 28). Las observaciones se realizaron en horas de la mañana y de la tarde, evitando el intervalo de menor actividad (11-14 horas). No se realizaron muestreos de abundancia de aves durante el período que abarcaron las observaciones comportamentales. A fin de evitar la sobreestimación de los comportamientos más conspicuos, se registró el comportamiento de los individuos de manera continua hasta perderlos de vista y se excluyeron los primeros comportamientos de

los análisis (Altmann 1974, Wiens et al. 1987). Por lo tanto, la duración de los registros fue de 10 s a 12 min aproximadamente. Asimismo, a fin de evitar observar a un mismo individuo en múltiples ocasiones, cada sitio se visitó una única vez. Cada individuo fue considerado como una unidad muestral, y los comportamientos realizados por cada individuo se expresaron como frecuencias relativas (Airola y Barrett 1985) y se agruparon en cuatro categorías (Tabla IV.I). También los sustratos utilizados por cada individuo se expresaron como frecuencias relativas y se agruparon en siete categorías (Tabla IV.I). Finalmente, se calculó la frecuencia relativa promedio de cada comportamiento y sustrato para cada especie. Dado que se observaron distinta cantidad de individuos para cada especie, cada una contó con distinta cantidad de muestras (de 21 a 48 según la especie).

Análisis estadístico

A partir de los datos obtenidos mediante los muestreos de aves, se analizaron las variaciones en la riqueza y composición de la comunidad a lo largo del año. Dado que en las estaciones se muestrearon distinta cantidad de sitios, en todos los análisis se incluyó solamente a los sitios que habían sido muestreados en todas las estaciones (n= 38). La riqueza total y la composición total se analizaron en base a los valores acumulados entre esos sitios, y luego se analizaron la riqueza y la composición por sitio. La riqueza total de la comunidad, es decir acumulada, se comparó entre estaciones mediante curvas de rarefacción basadas en la cantidad de individuos. Se utilizó la función iNEXT del paquete con el mismo nombre (Hsieh et al. 2016), que permitió estimar la riqueza total para un mismo número de individuos en cada estación y su intervalo de confianza del 95%. Además, se calculó la riqueza promedio por sitio.

La composición total de la comunidad, es decir acumulada, se comparó mediante curvas de rango abundancia (únicamente se incluyeron las abundancias relativas de las 20 especies más abundantes de cada estación para facilitar la interpretación de los resultados). Asimismo, se calcularon las abundancias relativas de los distintos grupos de aves especialistas de pastizal, humedal y bosque, y de los distintos gremios alimenticios. Por último, se calcularon las abundancias promedio por sitio de los grupos de especialistas y de los gremios alimenticios.

La riqueza por sitio y las abundancias por sitio de grupos de especialistas y de gremios alimenticios se compararon entre estaciones con modelos lineales de medidas repetidas, incorporando una estructura de correlación temporal autorregresiva de primer orden, que asume que en un sitio determinado la correlación entre muestras tomadas en estaciones cercanas es mayor a la correlación entre estaciones distantes (Pinheiro y Bates 2000). Para la riqueza se utilizó un modelo lineal general con la función gls del paquete 'nlme' (Pinheiro et al. 2014), y los supuestos de homocedasticidad y normalidad de los residuos se chequearon gráficamente. Para las abundancias se utilizaron modelos lineales generalizados, con una distribución Poisson y función de enlace logaritmo, mediante la función glmer del paquete 'lme4' (Bates et al. 2007). En los casos en que la abundancia mostró sobredispersión para una distribución Poisson, se utilizó una distribución Binomial Negativa mediante la función glmmadmb del paquete con el mismo nombre (Bolker et al. 2012). Las comparaciones a posteriori entre estaciones se realizaron con la función glht del paquete 'multcomp' (Hothorn et al. 2016). En todos los casos, se comprobó la ausencia de correlación espacial en los modelos realizando correlogramas de los residuos (función spline.correlog del paquete 'ncf', Bjornstad 2016), que detectan grandes incrementos de la autocorrelación entre sitios en función de la distancia.

A partir de los datos obtenidos en las observaciones comportamentales, se evaluaron las asociaciones de las especies observadas con los distintos sustratos y comportamientos con dos Análisis de Correspondencia (AC), respectivamente, utilizando la función cca del paquete 'vegan'. El AC ordena a las especies y a los sustratos/comportamientos de acuerdo a su co-dependencia mediante una matriz de distancia de las muestras basada en la distancia Chi² (Greenacre 1984). Por lo tanto, es el análisis más adecuado para estudiar matrices con variables de frecuencias (Legendre y Legendre 2012).

Tabla IV.I. Comportamientos realizados y sustratos utilizados por las aves en los bordes de caminos. Se muestran las categorías de comportamientos y sustratos de 306 individuos pertenecientes a las 10 especies más abundantes. (*Agelasticus thilius*, *Embernagra platensis*, *Hymenops perspicillatus*, *Molothrus bonariensis*, *Pitangus sulphuratus*, *Pseudocolopteryx flaviventris*, *Pseudoleistes virescens*, *Sicalis luteola*, *Tyrannus savana* y *Zonotrichia capensis*).

Categoría	Descripción
Comportamientos	
Refugio	Caminar, posarse, acicalarse
Alimentación	Alimentarse en el suelo, sobre la vegetación o en vuelo
Interacción	Estar a menos de 1 m de conespecífico, llamadas de contacto
Reproducción	Construir o defender nido, realizar despliegues, copular, cantar
Sustratos	
Pasto bajo	Áreas dominadas por gramíneas de menos de 30 cm de altura
Pasto alto	Áreas dominadas por gramíneas de más de 30 cm de altura
Cortaderas	Individuos de Cortaderia selloana
Árboles	Individuos de Celtis ehrenbergiana y Scutia buxifolia
Humedal	Áreas dominadas por juncales y/o totorales
Posaderos	Postes y alambrados delimitando los campos adyacentes

Resultados

Muestreos de aves

Se registraron 106 especies utilizando los bordes a lo largo de las cuatro estaciones (Apéndice IV.I), que representan el 60.9% de las especies de aves cuya distribución incluye al área de estudio. En primavera, la riqueza total teniendo en cuenta a todos los sitios muestreados fue 69; en verano, 58; en otoño, 64; y finalmente en invierno, 70; sin embargo, estos valores observados no son comparables entre sí dados los distintos esfuerzos de muestreo de las estaciones. Más de un tercio de las especies se registró en las cuatro estaciones. Por otro lado, cinco especies de aves migradoras que nidifican en el sur de Argentina (Cinclodes fuscus, Lessonia rufa, Tachycineta leucopyga, Mimus triurus y Mimus patagonicus) se detectaron únicamente en otoño e invierno, mientras otras tres que nidifican en el centro de Argentina (Pyrocephalus rubinus, Tyrannus savana y Tyrannus melancholicus) fueron registradas en primavera y verano (Narosky e Yzurieta 2003, Fandiño y Giraudo 2010, Apéndice IV.I). Además, dos de las especies registradas están catalogadas como "vulnerables" a nivel local (Amblyramphus holosericeus y Limnornis curvirostris, Ministerio de Desarrollo Sustentable 2017) y una como "casi amenazada" a nivel global (Spartonoica maluroides, IUCN Red List of Threatened Species 2019).

Según la bibliografía consultada, el 59% de las especies detectadas (62 especies) pueden clasificarse como especialistas de algún ambiente (aquellas que solo utilizan pastizal, humedal o bosque, Apéndice IV.I). La mayor cantidad de especies especialistas fueron especies de humedal (36%), seguidas de especies de bosque (13%) y por último de pastizal (10%). El 30% (32 especies) de las especies de la comunidad usan dos ambientes

de manera complementaria, principalmente pastizal y bosque. Por último, el 11% (12 especies) son especies capaces de asociarse con cualquier tipo de ambiente, e incluso con ambientes antrópicos (Narosky e Izurieta 2003, Azpiroz et al. 2012, de la Peña 2015, Apéndice IV.I). En cuanto a su alimentación, el 40% (42 especies) son insectívoras. La mayoría (26 especies) pueden clasificarse como insectívoras de superficie mientras que otras (16 especies) pueden clasificarse como insectívoras aéreas (Apéndice IV.I). Finalmente, el 11% de las especies detectadas (12 especies) son granívoras (Apéndice IV.I). Si bien los gremios alimenticios contuvieron a poco más de la mitad de las especies detectadas, en términos de abundancia representaron aproximadamente al 80% de los individuos utilizando los bordes (del 76% al 82% según la estación).

La riqueza total de la comunidad resultó mayor en primavera que en invierno, con el verano y el otoño presentando valores intermedios (Figura IV.I). Asimismo, la riqueza promedio por sitio resultó mayor en primavera y verano que en invierno, y el otoño presentó valores intermedios (Tabla IV.II).

La composición total de la comunidad, en términos de abundancias relativas de las principales especies, tendió a variar entre primavera-verano y otoño-invierno. En primavera y verano la especie dominante fue *Sicalis luteola*, cuya abundancia relativa disminuyó notablemente hacia el invierno. En cambio, en otoño e invierno la especie dominante fue *Zonotrichia capensis*, que en invierno superó por más del 10% las abundancias de las demás especies (Figura IV.II).

La composición total de la comunidad a lo largo del año tendió a variar también en términos de abundancias de algunos grupos de aves especialistas y gremios alimenticios. La

abundancia relativa de los especialistas de pastizal en la composición total tendió a ser mayor en primavera y verano y la de los especialistas de bosque, en otoño (Figura IV.III); estos patrones se repitieron para la abundancia por sitio (Tabla IV.II). La abundancia relativa de los especialistas de humedal, por su parte, tuvo su pico en invierno (Figura IV.III, Tabla IV.II), aunque los individuos por sitio no variaron (Tabla IV.II). Asimismo, los insectívoros de superficie tuvieron su máxima abundancia relativa en otoño y los insectívoros aéreos, en primavera (Figura IV.III) y patrones similares se observaron para la abundancia por sitio (Tabla IV.II). La abundancia por sitio de los insectívoros de superficie resultó mayor en otoño que en primavera; en cambio los insectívoros aéreos por sitio resultaron más abundantes en primavera y verano que en otoño, y menos abundantes en invierno que en las demás estaciones. Finalmente, la abundancia de granívoros, tanto relativa como por sitio, se mantuvo constante (Figura IV.III, Tabla IV.II).

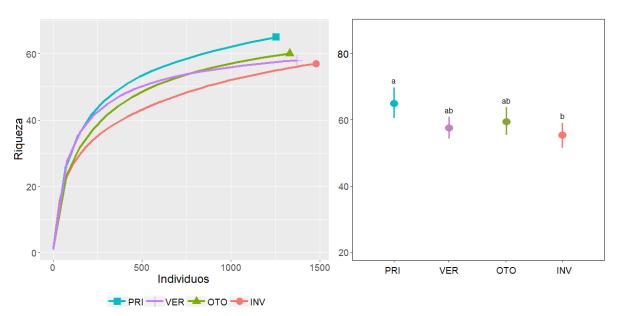


Figura IV.I. Riqueza total de la comunidad de aves en los bordes de caminos en distintas estaciones. Se muestran (a) las curvas de acumulación de especies en función de la cantidad de individuos y (b) la media esperada del número de especies para una muestra de 1253 individuos (la menor cantidad de individuos registrada a lo largo de las estaciones) y el intervalo de confianza del 95%. Las medias se consideraron diferentes si los intervalos no se solapaban. Diferencias en riqueza entre estaciones se indican con letras distintas.

Tabla IV.II. Riqueza y abundancias por sitio de grupos de aves especialistas y de gremios alimenticios en los bordes de caminos en distintas estaciones. Se muestran los valores promedio \pm error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas dentro de cada fila, según los contrastes *a posteriori* de los modelos lineales generalizados.

	Primavera	Verano	Otoño	Invierno
Riqueza	12.82 ± 0.47 ab	12.89 ± 0.64 a	$10.68 \pm 0.71 \text{ bc}$	10.13 ± 0.57 c
Grupos de especialistas				
Especialistas pastizal	6.18 ± 0.63 ab	$6.89 \pm 1.02 \text{ a}$	$4.08 \pm 1.27 \ b$	1.26 ± 0.36 c
Especialistas humedal	4.55 ± 0.81 a	3.03 ± 0.63 a	3.66 ± 0.60 a	$7.95 \pm 2.23 \text{ a}$
Especialistas bosque	$0.24 \pm 0.14 b$	$0.32 \pm 0.10 \text{ ab}$	$0.84 \pm 0.24 \ a$	$0.39 \pm 0.13 \text{ ab}$
Gremios alimenticios				
Insectívoros de superficie	$7.58 \pm 0.73 \text{ b}$	$10.16 \pm 1.52 \text{ ab}$	12.42 ± 1.64 a	12.71 ± 2.35 ab
Insectívoros aéreos	4.55 ± 0.32 a	4.32 ± 0.53 a	$1.63 \pm 0.27 \text{ b}$	0.92 ± 0.17 c
Granívoros	13.61 ± 0.92 a	15.34 ± 1.46 a	12.68 ± 1.76 a	17.26 ± 1.89 a

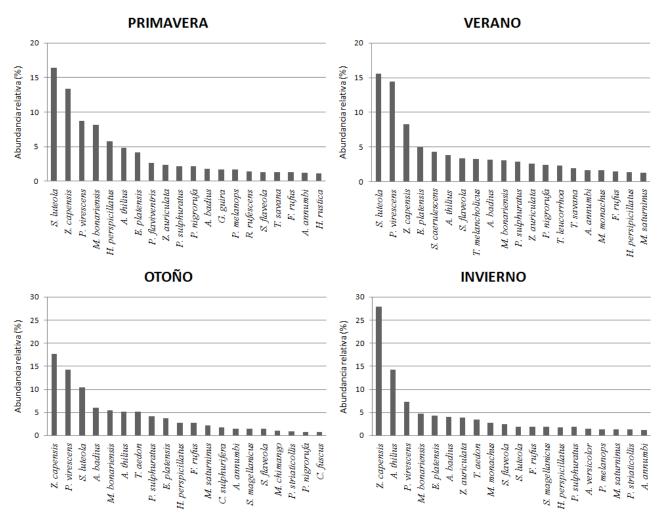


Figura IV.II. Composición total de la comunidad de aves en los bordes de caminos. Se muestran las abundancias relativas de las especies en las distintas estaciones. Los nombres completos se encuentran en el Apéndice IV.I.

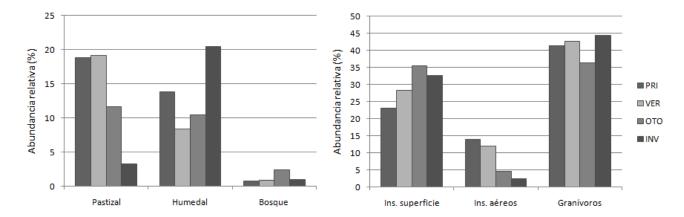


Figura IV.III. Composición total de la comunidad de aves en los bordes de caminos por grupos. Se muestran las abundancias relativas de los grupos de aves especialistas y de los gremios alimenticios en las distintas estaciones. Se muestran los valores de abundancia para especies asociadas a distintos ambientes y distintas dietas. Ins.: insectívoros.

Observaciones comportamentales

Los individuos observados durante el pico de la temporada reproductiva utilizaron los bordes de caminos no solo como refugio (ej. posarse), sino también para efectuar comportamientos reproductivos y alimentarse. En este sentido, algunas especies realizaron principalmente comportamientos reproductivos mientras que otras se asociaron más a la alimentación, tal como puede observarse en los extremos del primer componente del Análisis de Correspondencia (Figura IV.IV, Apéndice IV.II). Entre los comportamientos reproductivos, la nidificación fue relativamente frecuente: teniendo en cuenta a las nueve especies focales que construyen nidos (es decir, exceptuando al parásito de cría *Molothrus bonariensis*), se detectaron 110 individuos de todas estas especies construyendo sus nidos en los bordes o defendiendo nidos ya construidos en el área del borde.

En cuanto a los sustratos utilizados por las aves, éstos fueron en general variados. Mientras dos especies utilizaron mayormente humedales (ubicadas en el extremo izquierdo del primer componente), las demás utilizaron un amplio rango de sustratos, incluso pastizal bajo y postes como posaderos (Figura IV.V). Los árboles fueron los sustratos más utilizados (el 26% de los comportamientos fueron registrados en árboles). Incluso una especie que utiliza ambientes de pastizal según la bibliografía (*Sicalis luteola*, Apéndice IV.I) usó árboles para consumir semillas de gramíneas desde las ramas bajas, y una especie que utiliza pastizal y humedal (*Hymenops perspicillatus*, Apéndice IV.I) los utilizó como plataformas para alimentarse de insectos en vuelo o realizar despliegues. Por último, tres de las cuatro especies observadas que utilizan ambientes de pastizal según la bibliografía (*H. perspicillatus*, *Pseudoleistes virescens* y *Embernagra platensis*, Apéndice IV.I) se asociaron con las cortaderas en el segundo componente (Figura IV.V).

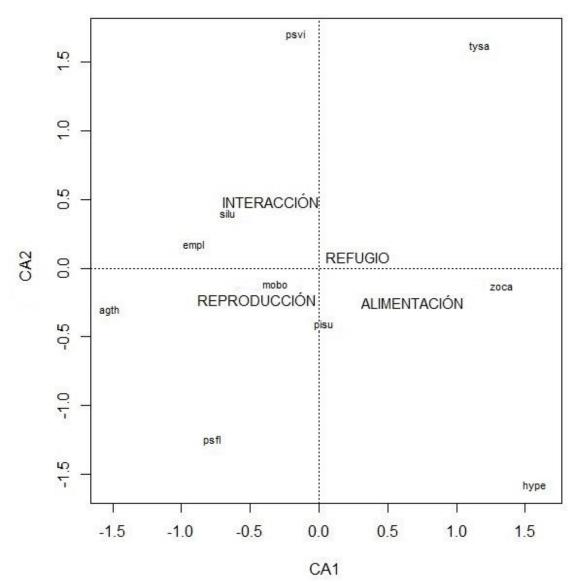


Figura IV.IV. Análisis de correspondencia de los comportamientos realizados por las aves durante observaciones comportamentales en los bordes de caminos. Se muestra el ordenamiento de las especies en el espacio definido por sus comportamientos. agth (*Agelasticus thilius*): n=23 individuos; empl (*Embernagra platensis*): n=22; hype (*Hymenops perspicillatus*): n=48; mobo (*Molothrus bonariensis*): n=36; pisu (*Pitangus sulphuratus*): n=21; psfl (*Pseudocolpteryx flaviventris*): n=22; psvi (*Pseudoleistes virescens*): n=37; silu (*Sicalis luteola*): n=41; tysa (*Tyrannus savana*): n=28; zoca (*Zonotrichia capensis*): n=28. Inercia=0.19.

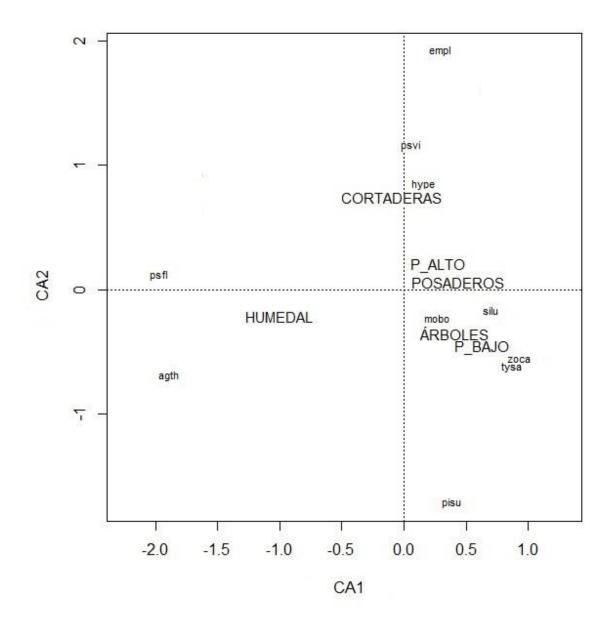


Figura IV.V. Análisis de correspondencia de los sustratos utilizados por las aves durante observaciones comportamentales en los bordes de caminos. Se muestra el ordenamiento de las especies en el espacio definido por sus sustratos. agth (*Agelasticus thilius*): n=23 individuos; empl (*Embernagra platensis*): n=22; hype (*Hymenops perspicillatus*): n=48; mobo (*Molothrus bonariensis*): n=36; pisu (*Pitangus sulphuratus*): n=21; psfl (*Pseudocolpteryx flaviventris*): n=22; psvi (*Pseudoleistes virescens*): n=37; silu (*Sicalis luteola*): n=41; tysa (*Tyrannus savana*): n=28; zoca (*Zonotrichia capensis*): n=28. P ALTO: Pastizal alto; P BAJO: Pastizal bajo. Inercia= 0.62.

Discusión

Este trabajo tuvo como objetivo describir la comunidad de aves en los bordes de caminos de la Pampa Deprimida y la manera en que las aves utilizan estos hábitats. Dicha comunidad representó a una elevada proporción de las especies de aves cuya distribución incluye al área de estudio durante todo el año, aunque la riqueza y la composición de especies variaron estacionalmente. En las observaciones comportamentales, las aves utilizaron los bordes como refugio y también como sitios de alimentación y nidificación.

Un 60.9% de las especies de aves de esta región se registraron utilizando los bordes, incluyendo tres especies con un delicado estado de conservación. Más de la mitad fueron especialistas de distintos ambientes, mayormente de humedal, y un tercio fueron especies que utilizan más de un ambiente de manera complementaria. Estos resultados coinciden con otros trabajos que han reportado el uso de bordes de campos y caminos por aves especialistas (Miller y Cale 2000, Brotons et al. 2005) y por aquellas que utilizan ambientes complementarios (Vallecillo et al. 2008, Fahrig et al. 2011). Probablemente estos bordes incrementen la cantidad de hábitat para las especialistas y favorezcan su conservación, en la medida en que existan otros remanentes de hábitat en el paisaje que provean recursos adicionales (Dunning et al. 1992, Brotons et al. 2005). En el caso de las especies que requieren más de un ambiente, los bordes ofrecerían cercanía entre recursos complementarios y, al disminuir la medida en que las aves atraviesan otras zonas del paisaje en busca de recursos, disminuirían sus gastos energéticos y su mortalidad (Dunning et al. 1992, Ries y Sisk 2004, Vallecillo et al. 2008, Fahrig et al. 2011, Tscharntke et al. 2012).

La representatividad de las especies de la región en los bordes fue alta a lo largo del año, registrándose de 58 a 70 especies de aves por estación. Este resultado se debe a que una gran parte de las especies se registró en las cuatro estaciones, y también a la presencia de migrantes tanto estivales como invernales que aportaron a la riqueza total en distintas épocas. Se ha reportado que los elementos lineales del paisaje ofrecen recursos a las aves durante diversas etapas de su ciclo de vida, que abarcan tanto períodos reproductivos como no reproductivos (Conover et al. 2007, Vickery et al. 2009). Además, se ha sugerido que las aves permanecen en los bordes de caminos cuanto la oferta de hábitat en el paisaje es limitada (Seiler 2001). Por lo tanto, muchas de las especies de aves registradas podrían depender en gran medida de estas áreas durante todo el año.

Aunque en general fue alta, la riqueza de especies de aves tanto total como por sitio disminuyó hacia el invierno, y la dominancia aumentó. Este patrón indicaría que algunas especies abandonan los bordes en invierno, o que su abundancia en estas áreas disminuye haciendo que sea menos probable detectarlas (Magurran 2004). Posiblemente, dado que la oferta de alimento en los bordes disminuye hacia el invierno (Capítulo III), algunas especies inviertan menos tiempo en ellos durante este período, aumentando su movilidad en el paisaje para buscar recursos en otras zonas (Hurlbert y Haskell 2002).

Específicamente, aquellas aves cuya abundancia disminuyó hacia el invierno fueron los insectívoros aéreos y los especialistas de pastizal. La disminución de insectívoros aéreos se debió principalmente a que algunas de las especies más abundantes de esta categoría son migradoras estivales y abandonan el área de estudio en otoño e invierno (*Tyrannus savana*, *Pyrocephalus rubinus* y *Tyrannus melancholicus* representaron el 19% de los insectívoros aéreos en primavera, y el 46% en verano). La abundancia de los insectívoros aéreos

residentes *Hymenops perspicillatus* y *Pseudocolopteryx flaviventris* también disminuyó progresivamente luego de la primavera, aunque gran parte de las poblaciones de estas especies se comportan como migradoras en la Provincia de Buenos Aires (Narosky y Di Giacomo 1993). Por otra parte, la disminución de especialistas de pastizal se debió mayormente a la disminución de *Sicalis luteola*, otra especie residente. Se ha reportado que esta especie es capaz de utilizar pasturas (Isacch et al. 2005) y cultivos (Leveau y Leveau 2011) en invierno, aunque en la temporada reproductiva los disturbios causados por los manejos y por el ganado pueden destruir los nidos de especies que nidifican en pastizal o incrementar su depredación (Fernández et al. 2004, Cozzani 2010, Azpiroz et al. 2012). En este sentido, las áreas no explotadas como los bordes de caminos podrían brindar sitios de nidificación con menores niveles de disturbio que los campos adyacentes (Warner 1994, Seiler 2001). Por lo tanto, *S. luteola* y otras especies con requerimientos similares, como *Rhynchotus rufescens* que exhibió el mismo patrón, podrían utilizar los bordes en mayor medida en primavera que en invierno.

Si bien *S. luteola* fue más abundante en primavera que en invierno, la abundancia total de granívoros se mantuvo relativamente constante, ya que probablemente la abundancia de algunos granívoros (como *Zonotrichia capensis*) aumentó, y no así la de otras especies de granívoros. Dicho resultado sugiere que, aunque la oferta de semillas en los bordes disminuye en invierno (Capítulo III), muchas de las especies de esta categoría no se desplazarían a los campos. Puede que los campos impliquen altos riesgos de depredación (Azpiroz et al. 2012), o que también posean una escasa oferta de semillas. Si bien algunas de estas aves consumen granos de cultivos (ej. *Myiopsitta monachus*, *Zenaida auriculata*, *Patagioenas maculosa*, Canavelli et al. 2014, Codesido et al. 2015), en general las aves

granívoras se alimentan preferentemente de semillas de malezas, que son más abundantes en los bordes (Robinson y Sutherland 1999). Más aún, la riqueza de especies de aves granívoras en la Región Pampeana es mayor en rastrojos con mayor cantidad de malezas (Zufiaurre et al. 2017); y algunos de los granívoros más abundantes detectados en este estudio como *Z. capensis*, *S. luteola y Patagioenas picazuro* habitan los bordes con mayor frecuencia que los campos, tanto en primavera (Di Giacomo y Lopez de Casenave 2010) como en invierno (Leveau y Leveau 2011). Por lo tanto, muchas especies de aves granívoras podrían depender de la oferta de semillas en los bordes de caminos durante gran parte del año.

Finalmente, los insectívoros de superficie fueron más abundantes en otoño e invierno que en primavera y verano, y los especialistas de humedal mostraron una tendencia similar. Sin embargo, estos patrones se deben mayormente al aumento de la abundancia de *Agelasticus thilius*. Esta especie invierte la mayor parte del tiempo en humedales (de la Peña 2015), que pueden secarse en épocas de altas temperaturas si no cuentan con mucha profundidad. Por lo tanto, los humedales poco profundos que se encuentran en las zanjas de los bordes de caminos podrían ofrecer mejores condiciones para la permanencia de estos individuos durante el invierno.

En cuanto a las observaciones comportamentales realizadas durante el pico de la temporada reproductiva, los individuos utilizaron los bordes como refugio, y sitios de alimentación y nidificación. Si bien algunas especies utilizaron mayormente humedal, las especies restantes (incluso aquellas asociadas con un único ambiente según la bibliografía) utilizaron varios sustratos. Se ha reportado que una misma especie puede utilizar distintos sustratos para efectuar distintos comportamientos (Miguet et al. 2013). Este resultado

sugiere que la diversidad estructural de la vegetación podría brindar recursos a muchas de las especies que utilizan los bordes, y por lo tanto podría contribuir a la diversidad de la comunidad de aves (Miller y Cale 2000).

Los árboles fueron los sustratos más frecuentados, aunque las cortaderas fueron los que más se asociaron con aves que utilizan ambientes de pastizal. Ya se ha señalado el extenso uso de los árboles por las aves de hábitats abiertos en diversos agroecosistemas (Fuller et al. 2004, Zuria y Gates 2013), y en pastizales de la Región Pampeana (Isacch et al. 2005, Codesido y Bilenca 2011). Además, el uso de los árboles no solo como perchas sino también como sitios de alimentación y nidificación puede deberse a que éstos eran nativos, que suelen ser preferidos por sobre los exóticos por las aves de la región (Cueto y Lopez de Casenave 2002, Lacoretz 2018). También se ha reportado que otros tipos de vegetación nativa como las cortaderas son ampliamente utilizados como sitios de nidificación y refugio (Pretelli et al. 2013). La presencia de árboles nativos y cortaderas en estos bordes, por lo tanto, podría ser un factor clave para la conservación de aves en esta región.

En síntesis, estos bordes de caminos de la Pampa Deprimida son utilizados por un amplio grupo de especies de aves para desarrollar aspectos fundamentales en su ciclo de vida. Dada la gran representatividad de las especies del área de estudio en los bordes, probablemente las características de estos remanentes de hábitat tengan una gran influencia sobre la comunidad de aves de la región. Resulta necesario determinar cuáles de estas características incrementan el uso de los bordes por las distintas especies de aves y por lo tanto contribuyen a la conservación de la comunidad.

CAPÍTULO V

Factores ambientales relacionados con los atributos de la comunidad de aves en los bordes de caminos

"Because conservation biology is concerned with maintaining a particular species assemblage, the way different species experience altered landscapes is arguably more significant than the human perspective on that landscape"

McIntyre y Hobbs 1999

Introducción

La creciente modificación del paisaje con fines productivos implica una continua pérdida de hábitat para las aves, ya que los distintos usos de la tierra como la agricultura y la ganadería determinan escasez de recursos y altos riesgos de depredación (Cozzani 2010, Azpiroz et al. 2012, Reif 2013). En este contexto, se ha promovido el estudio de bordes de campos y caminos como herramientas de conservación, dado que constituyen remanentes de hábitat que suelen asemejarse al paisaje original y cubren extensas superficies (Vickery et al. 2009, Kociolek et al. 2011). Numerosos trabajos han reportado que el mantenimiento de estos elementos lineales de los paisajes modificados incrementa su biodiversidad (Meunier et al. 1999, Hinsley y Bellamy 2000, Huijser y Clevenger 2006). Sin embargo, la medida en que los bordes contribuyen a la conservación de aves puede depender de diversos factores.

La riqueza y la composición de especies de aves en los bordes de campos y caminos suelen ser afectadas por las características de la vegetación, que determinan la oferta de refugio y sitios de alimentación y nidificación (Conover et al. 2011, Kociolek et al. 2011, Zuria y Gates 2013). A escala local, la riqueza aumentaría con la heterogeneidad ambiental, que favorece la presencia de aves con distintos requerimientos (Tews et al. 2004), como también la presencia de aves que utilizan más de un ambiente de manera complementaria (Dunning et al. 1992). También a escala local, la composición se relaciona con la estructura de la vegetación, ya que las especies de aves no solo seleccionan distintos ambientes sino también distintas estructuras dentro de dichos ambientes (Kotliar y Wiens 1990). Cada especie realizaría este proceso jerárquico de selección de hábitat según sus estrategias de

alimentación y de escape de depredadores (Kotliar y Wiens 1990, Isacch y Martínez 2001, Whittingam y Evans 2004).

Asimismo, la riqueza y composición de especies de aves en los bordes dependen de las características del paisaje (Hinsley y Bellamy 2000, Zuria y Gates 2013, Wuczyński 2016). La riqueza aumentaría con la cantidad de hábitat en el paisaje (Fahrig 2013). Esto ocurre porque la superficie cubierta por hábitat facilita la llegada de las aves a un sitio determinado, ya que incrementa la abundancia de individuos en el paisaje y su dispersión (Fahrig 2013). Mayores extensiones de hábitat en el paisaje no sólo promueven la llegada sino también la permanencia de los individuos en un sitio, ya que complementan la oferta de recursos que las aves pueden necesitar para satisfacer sus requerimientos (Dunning et al. 1992, Fuller et al. 2004). La composición, por su parte, también depende de las características del paisaje, ya que las distintas especies obtienen recursos de distintos tipos de zonas no explotadas de los paisajes productivos (Fahrig et al. 2011). Asimismo, las especies pueden tener diferentes respuestas a los usos de la tierra, desde neutras (cuando un uso de la tierra implica escasos recursos) hasta negativas (cuando un uso de la tierra es fuente de predadores o sustancias tóxicas, McIntyre y Hobbs 1999). Por lo tanto, considerar la heterogeneidad de las zonas no explotadas y de los usos de la tierra, percibiendo al paisaje como un mosaico, resulta útil cuando el objetivo es preservar un grupo diverso de especies (McIntyre y Hobbs 1999, Haila 2002, Fahrig et al. 2011).

Si bien la mayoría de los estudios sobre aves en bordes de caminos se han realizado durante la temporada reproductiva, el invierno también es un período crítico en el ciclo de vida de las aves (Newton 1998). Además, los patrones de selección de hábitat de los individuos pueden cambiar estacionalmente. Numerosos trabajos han reportado mayores

restricciones en el uso de hábitat durante la temporada reproductiva, que podrían deberse a requerimientos particulares relacionados con la nidificación (Alatalo 1981, Bilcke 1984, Wiens 1989a). En invierno, en cambio, las aves son menos selectivas, pudiendo realizar mayores desplazamientos y utilizar un mayor espectro de ambientes en los bordes de caminos y el paisaje para satisfacer sus requerimientos (Fuller et al. 2004). Durante esta época, la distribución de las aves en los bordes podría asociarse en mayor medida con la oferta de alimento, que consiste principalmente en invertebrados y semillas (Marshall y Moonen 2002, Vickery et al. 2009). Estos recursos suelen escasear en invierno en los agroecosistemas, y por lo tanto su oferta en los bordes puede resultar imprescindible (Robinson y Sutherland 1999).

La manera en que los factores ambientales previamente mencionados afectan a las comunidades de aves en distintas épocas del año puede tenerse en cuenta en planes de manejo de bordes, a fin de aumentar su valor de conservación en paisajes modificados. En el caso de la Pampa Deprimida, los bordes de caminos proveen hábitat a un amplio rango de especies de aves típicas de la región (Capítulo III, Capítulo IV), y sería de gran utilidad determinar qué factores influyen sobre la presencia y abundancia de todas estas aves.

El objetivo del presente capítulo es estudiar la relación entre los atributos de la comunidad de aves de estos bordes de caminos y los factores ambientales tanto en primavera como en invierno. En particular, se pretende (1) estudiar la relación de la riqueza y la composición de especies de aves con las características de la vegetación; (2) estudiar la relación entre los grupos de aves especialistas de pastizal, humedal y bosque y sus ambientes, y la relación entre los gremios alimenticios y la oferta de su alimento.

Hipótesis

- A) La heterogeneidad ambiental a escala local y la cantidad de hábitat disponible para las distintas especies en el paisaje incrementan la riqueza de aves en los bordes de caminos.
 - *Predicciones*. Tanto en primavera como en invierno, la riqueza aumentará con la diversidad de ambientes en los bordes de caminos y con la cobertura de áreas seminaturales en el paisaje.
- B) La estructura de la vegetación a escala local y las características del mosaico de coberturas en el paisaje afectan la composición de especies de aves en los bordes de caminos.
 - *Predicciones*. Tanto en primavera como en invierno, la identidad de las especies y sus abundancias relativas cambiarán con la estructura de la vegetación de los bordes de caminos, y con la cobertura de áreas seminaturales y usos de la tierra del paisaje.
- 2) A) Las aves utilizan los bordes de caminos en la medida en que éstos presentan estructuras de la vegetación semejantes a sus respectivos ambientes a escala local y de paisaje, especialmente en temporada reproductiva.
 - *Predicciones*. La abundancia de los grupos de aves especialistas de pastizal, humedal y bosque en los bordes aumentará con la cobertura de estructuras que se asemejan a estos ambientes en los bordes y el paisaje. La magnitud de estas relaciones será mayor en primavera.
- 2) B) Las aves utilizan los bordes de caminos en la medida en que éstos ofrecen alimento, especialmente en temporada no reproductiva.

Predicciones. La abundancia de los gremios de aves insectívoras y granívoras aumentará con la abundancia de invertebrados y semillas en los bordes, respectivamente. La magnitud de estas relaciones será mayor en invierno.

Metodología

El trabajo de campo se realizó en la primavera de 2016 y el invierno de 2017. En los bordes de caminos, se efectuaron censos de aves mediante puntos de conteo (ver Capítulo IV) durante octubre-noviembre de 2016 (n= 90 sitios) y julio-agosto de 2017 (n= 78 sitios). A fin de optimizar la estimación de las abundancias, cada sitio se visitó dos veces en cada estación y el número máximo de individuos registrado para cada especie se consideró como su abundancia. En base a bibliografía, se determinó si las especies utilizaban los ambientes de pastizal, humedal y/o bosque y si consumían mayoritariamente insectos o semillas (ver Capítulo IV). Con esta información, se formaron grupos de especies especialistas (especialistas de pastizal, humedal y bosque) y gremios alimenticios (insectívoros de superficie, insectívoros aéreos y granívoros).

Asimismo, se caracterizó la vegetación de los bordes de caminos a escala local y de paisaje (para más detalles ver Capítulo III, página 29). A escala local, en cada sitio de muestreo se estimó mediante transectas la cobertura de los ambientes de pastizal, humedal y bosque y, dentro de cada ambiente, la cobertura de las distintas estructuras de la vegetación. Las estructuras de vegetación del ambiente de pastizal consistieron en Pasto bajo, Pasto alto, Dicotiledóneas y Cortaderas. Las estructuras del humedal consistieron en Juncal y Totoral. Finalmente, las estructuras del bosque consistieron en Árboles nativos y

Árboles exóticos. A escala de paisaje, se midió la cobertura de los distintos usos de la tierra y las distintas áreas seminaturales del paisaje. Los usos de la tierra consistieron en Ganadería, Cultivos y Forestaciones, mientras que las áreas seminaturales consistieron en Pastizal, Humedal y Bosque nativo.

Finalmente, se estimó la oferta de alimento en los bordes mediante muestreos de invertebrados y semillas (para más detalles ver Capítulo III, página 32). En cada sitio los muestreos de alimento, al igual que los de vegetación, se realizaron el mismo día que el primer muestreo de aves o dentro del intervalo transcurrido entre ambos muestreos de aves (menos de una semana). Los invertebrados se muestrearon utilizando trampas pitfall y redes de mano. Se determinó el orden taxonómico de los individuos y se los clasificó también como voladores y no-voladores. Asimismo, se contabilizaron las semillas en pie y en muestras de suelo. Si bien en invierno se contó con muestras de suelo de todos los sitios (n= 78 sitios), en primavera se contó únicamente con muestras de una submuestra de sitios (n= 42 sitios).

Análisis estadístico

La asociación entre la riqueza de especies de aves y las características de la vegetación (objetivo 1) se evaluó mediante dos modelos lineales: uno para primavera y otro para invierno. Se utilizó la función lm del paquete 'stats' (R Core Team 2017). La variable respuesta fue la riqueza de especies. De acuerdo a lo establecido en las predicciones (1-A), la variable explicativa a escala local fue la diversidad ambiental de los sitios. Dicha diversidad fue calculada en base a la cobertura de ambientes de pastizal, humedal y bosque (índice de Shannon, Magurran 2004), y por lo tanto fue mayor en aquellos sitios que presentaban una mayor cantidad de ambientes y de forma más equitativa. Las variables

explicativas a escala de paisaje fueron las coberturas de las áreas seminaturales y de los usos de la tierra. Si bien no se plantearon predicciones en cuanto a la relación entre la riqueza y los usos de la tierra, se los incluyó en el análisis para contemplar los diversos efectos que éstos podrían ejercer sobre las distintas especies de aves (McIntyre y Hobbs 1999, Fahrig et al. 2011). Dada la diferencia en el ancho de borde de camino entre sitios, los valores de riqueza fueron rarefaccionados para contemplar la variación en el número de individuos con la función rarefy del paquete 'vegan' (Oksanen et al. 2013). La riqueza estimada en cada sitio fue calculada a partir de submuestras que tenían un tamaño igual al menor número de individuos registrado. Dado que en primavera no se cumplió el supuesto de homocedasticidad, al modelo de esta estación se le aplicó una función potencial de la varianza (varPower) con la función gls del paquete 'nlme' (Pinheiro et al. 2014).

Dado el elevado número de variables explicativas, sus efectos se evaluaron con un enfoque basado en la teoría de la información (Burham y Anderson 2002), utilizando la función dredge del paquete 'MuMIn' (Bartoń 2013). Se utilizó el criterio AICc (criterio de información de Akaike corregido por tamaños de muestra reducidos). Para evitar generar un número extremadamente grande de modelos y producir resultados espúreos (Grueber et al. 2011), sólo se incorporaron al modelo global las variables relevantes, es decir, que disminuyeron el AICc en más de 2 unidades con respecto al modelo nulo (Apéndice V.I). Se comprobó la ausencia de colinealidad entre las variables explicativas del modelo global (Correlación de Spearman, $\rho < 0.5$), y se las centró y escaló para optimizar la convergencia del análisis (Zuur et al. 2009). Luego se consideraron todas las combinaciones posibles de variables explicativas del modelo global. El peso de los modelos (*AICc weight*) es la

probabilidad de que cada modelo candidato sea el más adecuado. Dado que el peso del mejor modelo fue > 0.9, se lo consideró el modelo final (Grueber et al. 2011).

La asociación entre la composición de especies de aves y las características de la vegetación (objetivo 1) se evaluó mediante un análisis de redundancia (RDA por su abreviación en inglés) para cada estación. Se utilizó la función cca del paquete 'vegan' (Oksanen et al. 2013). Las variables respuesta fueron las abundancias de las especies de aves registradas en cada sitio. De acuerdo a las predicciones (1-B), las variables explicativas fueron las estructuras de vegetación de los bordes de caminos a escala local y la cobertura de áreas seminaturales y usos de la tierra del paisaje. Las estructuras de los bordes Juncal y Totoral se fusionaron en una única variable debido a su colinealidad (Correlación de Spearman, $\rho = 0.66$, p < 0.05). Se excluyeron de la matriz de especies de aves aquellas presentes en menos del 5% de los sitios a fin de evitar distorsiones en el análisis (Ter Braak 1988). Además, se aplicó a dicha matriz la transformación de Hellinger que estandariza la abundancia de las especies por la abundancia total en cada sitio y aplica la raíz cuadrada a dichos valores, ya que esta transformación es recomendable cuando se utiliza la medida de distancia Euclidea (Legendre y Gallagher 2001). Se seleccionaron de manera secuencial aquellas variables explicativas con un efecto significativo sobre la composición mediante la función forward.sel del paquete 'packfor' (Legendre y Legendre 2012). Se comprobó la significancia del análisis y de los primeros 4 componentes con la función anova.cca del paquete 'vegan', usando 999 permutaciones. Asimismo, se comprobó la ausencia de colinealidad entre las variables explicativas con la función vif.cca del paquete 'vegan'.

La asociación de la abundancia de los grupos de aves especialistas de pastizal, humedal y bosque con sus ambientes (objetivo 2) se evaluó con modelos lineales generalizados. Para cada grupo se hicieron dos modelos: uno para primavera y otro para invierno. Las variables explicativas fueron, a escala local, la cobertura de las estructuras de la vegetación de los bordes y, a escala de paisaje, la cobertura de las áreas seminaturales y los usos de la tierra. Si bien sólo se habían planteado predicciones en cuanto a la relación de los grupos de especialistas con aquella vegetación semejante a sus respectivos ambientes (2-A), se consideraron todos los tipos de vegetación en los análisis para contemplar los diversos efectos que éstos podrían ejercer sobre las aves, que pueden variar de neutros a negativos (McIntyre y Hobbs 1999, Fahrig et al. 2011). En principio, se ajustó el modelo global a una distribución de errores Poisson y se utilizó una función de enlace Logarítmica. En casos de sobredispersión, se utilizó una distribución de errores Binomial Negativa. Las abundancias fueron relativizadas al área muestreada incorporando al ancho de borde como offset, que es un término que especifica un componente conocido a priori que será incluido en el predictor lineal durante el ajuste del modelo (Crawley 2012). El efecto de las variables explicativas también se evaluó con un enfoque basado en la teoría de la información, evaluando múltiples modelos ordenados por su AICc. Asimismo, únicamente se incluyeron las variables relevantes en el modelo global (Apéndice V.I). Se comprobó la ausencia de colinealidad entre dichas variables (Correlación de Spearman, $\rho < 0.5$) y se las centró y escaló. Dado que en todos los casos el peso del mejor modelo fue < 0.9, se utilizó el promedio de modelos (model averaging) que consiste en calcular un promedio ponderado de los coeficientes según la información de la varianza de los modelos. Luego de ordenar a los modelos según su AICc, se promedió aquellos que tenían un Δ AICc < 4 con respecto al mejor modelo (Grueber et al. 2011).

La asociación entre la abundancia de los gremios alimenticios de aves y la oferta de su alimento (objetivo 2) también se evaluó con modelos lineales generalizados. Para cada gremio se hicieron dos modelos: uno para primavera y otro para invierno. Las variables respuesta fueron las abundancias de insectívoros de superficie, insectívoros aéreos y granívoros. Las variables explicativas fueron el peso seco de los invertebrados novoladores, el peso seco de los invertebrados voladores y la abundancia de semillas en pie y en suelo, respectivamente. Dado que los modelos contaban únicamente con una o dos variables explicativas, su efecto no se evaluó mediante la inferencia en múltiples modelos sino mediante una prueba de cambio en la devianza (Grueber et al. 2011), en donde se consideran significativas aquellas variables cuya remoción produce un aumento significativo en la devianza.

Luego de correr los modelos para los grupos de aves especialistas y los gremios alimenticios, se comparó entre estaciones la magnitud de la asociación de estas aves con sus ambientes y con la oferta de alimento. Esto se efectuó comparando los coeficientes de las asociaciones que se habían obtenido en los modelos. Dicha comparación fue válida ya que las variables explicativas de todos los análisis habían sido estandarizadas previamente. Se confirmó que los cambios estacionales en la magnitud de las asociaciones no se debían a cambios estacionales en la composición de especies realizando nuevamente los análisis, pero incluyendo únicamente aquellas especies presentes en ambas estaciones. Se obtuvieron los mismos resultados en estos nuevos análisis que en aquellos que incluían a todas las especies. Por lo tanto, sólo se muestran los resultados obtenidos para el total de especies.

En todos los modelos, tanto de riqueza de especies como de abundancia de grupos de aves especialistas y gremios alimenticios, se comprobó la ausencia de autocorrelación espacial realizando correlogramas de los residuos (función spline.correlog del paquete 'ncf', Bjornstad 2016), que detectan grandes incrementos de la autocorrelación entre sitios en función de la distancia. Asimismo, se comprobó la ausencia de autocorrelación espacial en el RDA mediante una prueba de Mantel, con la función mantel del paquete 'ape' (Paradis et al. 2019). La prueba comparó dos matrices de distancia Euclídea basadas en la abundancia de las especies de aves y en la posición geográfica de los sitios, respectivamente (Legendre y Legendre 2012).

Resultados

En los bordes de caminos, se registraron 98 especies entre ambas estaciones; en primavera se registraron 89 especies y en invierno, 70 (Apéndice V.II). Nueve especies no habían sido registradas en muestreos previos (Capítulo IV), sumando un acumulado de 115 especies detectadas en los bordes. La riqueza de especies de aves en los bordes de caminos aumentó con la diversidad de ambientes de pastizal, humedal y bosque a escala local, y con la cobertura de bosque nativo a escala de paisaje, aunque este patrón únicamente se observó durante la primavera (Tabla V.I). Durante el invierno, ninguna variable explicativa disminuyó el AICc con respecto al modelo nulo, que se consideró el mejor modelo.

Tabla V.I. Factores relacionados con la riqueza de especies de aves en los bordes de caminos según los modelos lineales. El mejor modelo y el modelo nulo se muestran únicamente para la primavera, dado que en invierno solo se contó con un modelo (nulo). DVL: diversidad de ambientes a escala local, BNP: bosque nativo a escala de paisaje.

Modelos candidatos	K	Verosimilitud	AICc	ΔAICc	Peso
Primavera					
6.15 + 0.36DVL $+ 0.24$ BNP	5	-104.166	219	0	0.941
(nulo)	3	-118.525	243.3	24.28	0
Invierno					
(nulo)	2	-94.57	103.3	-	-

La composición de especies de aves en los bordes de caminos resultó afectada por la vegetación a escala local y de paisaje durante la primavera, mientras que en el invierno fue afectada únicamente por la vegetación a escala local (Tabla V.II). Se graficaron los ordenamientos de las especies en los primeros dos componentes, que explicaron el 15.4% de la variabilidad en primavera (73.7% de la variabilidad explicada por todos los componentes del análisis), y el 12% en invierno (64.9% de lo explicado por todos los componentes) (Apéndice V.III). En primavera, un gran número de especies que nidifican en árboles, tanto especialistas de bosque como especies que utilizan también otros ambientes, se asociaron con la cobertura de árboles a escala local y de bosque nativo a escala de paisaje (Figura V.I, Tabla V.II), aunque los árboles nativos a escala local tuvieron un peso mayor que los árboles exóticos y el bosque en el paisaje (ver valores de R², Tabla V.II). Además, varias especies se asociaron con la cobertura local de juncal-totoral, tanto especialistas de humedal como aves que utilizan otros ambientes pero que nidifican cerca del agua (ej. *Hirundo rustica*) (Figura V.I). Finalmente, algunas aves se asociaron con la

cobertura local de cortaderas, siendo todas ellas especies que construyen sus nidos en pastizal (Figura V.I).

En invierno, la composición se asoció con la misma cantidad de variables explicativas, pero éstas explicaron en conjunto un porcentaje menor de la variabilidad con respecto a la primavera (Tabla V.II, Figura V.II). El efecto de las cortaderas sobre la composición disminuyó, mientras el pasto alto y las dicotiledóneas pasaron a tener un efecto significativo (Tabla V.II). Gráficamente se observó una menor cantidad de especies asociadas con las cortaderas durante el invierno (Figura V.II). Por ejemplo, *Sicalis luteola* y *Zonotrichia capensis*, dos especies que se habían asociado con la cobertura de cortaderas en primavera, se asociaron en mayor medida con los árboles nativos y con las dicotiledóneas durante el invierno (Figura V.II).

Tabla V.II. Composición de especies de aves en los bordes de caminos. Se muestra la selección secuencial de variables de los análisis de redundancia realizados para primavera e invierno. El R² indica el efecto que cada variable aporta sumada a todas las otras variables seleccionadas (efecto condicional) y el R² ajustado, el efecto individual de cada variable (efecto marginal). JTL= juncal-totoral a escala local, ANL= árboles nativos a escala local, AEL= árboles exóticos a escala local, COL= cortaderas a escala local, PBL= pasto bajo a escala local, PAL= pasto alto a escala local, DIL= dicotiledóneas a escala local, BNP= bosque nativo a escala de paisaje.

Variables	R ² acumulado	R ² ajustado acumulado	F	P
Primavera				
JTL	0.11	0.10	10.53	0.001
ANL	0.15	0.12	3.85	0.001
AEL	0.17	0.13	2.42	0.001
COL	0.19	0.14	2	0.008
BNP	0.20	0.15	1.7	0.014
PBL	0.22	0.16	1.6	0.021
Invierno				
JTL	0.07	0.05	5.6	0.001
ANL	0.10	0.07	2.49	0.001
PAL	0.12	0.08	2.11	0.006
AEL	0.14	0.09	1.8	0.021
DIL	0.16	0.10	1.75	0.028
COL	0.18	0.11	1.61	0.037

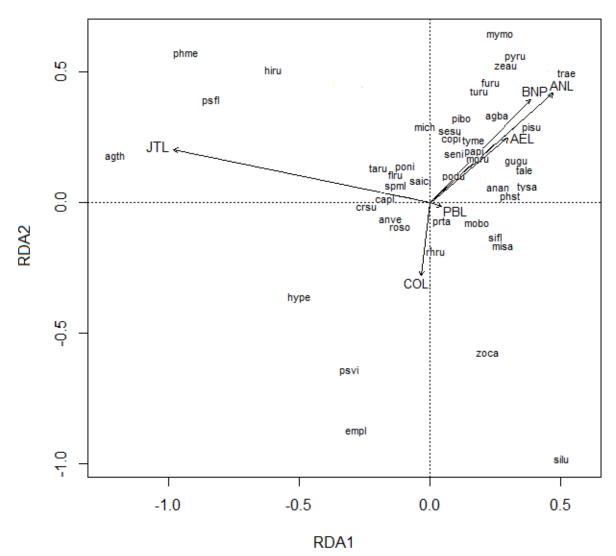


Figura V.I. Composición de especies de aves en los bordes de caminos en primavera. Las abreviaciones de las especies están en el Apéndice V.IV. JTL= juncal-totoral a escala local, ANL= árboles nativos a escala local, AEL= árboles exóticos a escala local, COL= cortaderas a escala local, PBL= pasto bajo a escala local, BNP= bosque nativo a escala de paisaje. Scaling= 1.

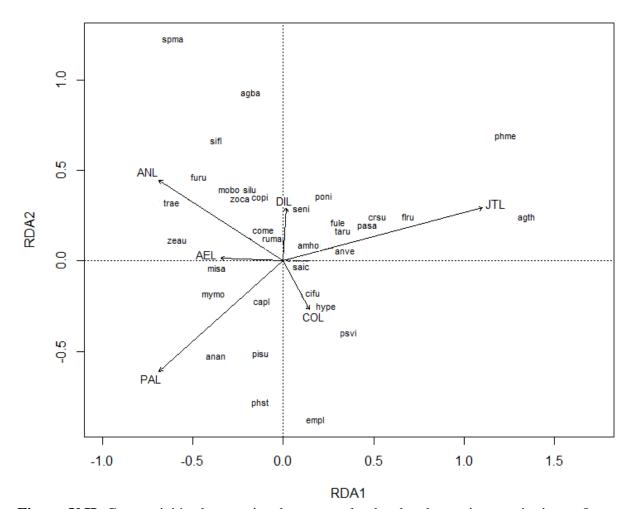


Figura V.II. Composición de especies de aves en los bordes de caminos en invierno. Las abreviaciones de las especies están en el Apéndice V.IV. JTL= juncal-totoral a escala local, ANL= árboles nativos a escala local, AEL= árboles exóticos a escala local, COL= cortaderas a escala local, PAL= pasto alto a escala local, DIL= dicotiledóneas a escala local. Scaling= 1.

Al analizar la asociación entre la abundancia de los grupos de aves especialistas y sus respectivos ambientes, las especialistas de humedal y bosque se asociaron con sus ambientes, aunque no así las de pastizal (Tabla V.III). En primavera, las especialistas de humedal se asociaron positivamente con la cobertura de juncal-totoral a escala local, y tendieron a asociarse con la cobertura de humedal en el paisaje en el mejor modelo (Tabla

V.III), aunque dicha asociación no resultó relevante según el promedio de modelos, ya que el intervalo de confianza de su coeficiente incluyó el 0 (Tabla V.IV). Las especialistas de bosque se asociaron con los árboles nativos a escala local y de paisaje (Tabla V.III, Tabla V.IV). En invierno, las especialistas de humedal se asociaron nuevamente con la cobertura de juncal-totoral a escala local, y también con la cobertura de pasto bajo a escala local (Tabla V.III). El coeficiente de la asociación de estas aves con la cobertura de juncal-totoral no difirió del coeficiente obtenido en primavera, ya que sus intervalos de confianza se solaparon (Tabla V.IV). Por su parte, las especialistas de bosque se asociaron con los árboles nativos a escala local (Tabla V.III) en igual medida que durante la primavera, tal como lo indican los intervalos de confianza de los coeficientes (Tabla V.IV). En cambio, su asociación con el bosque nativo del paisaje ya no resultó relevante (Tabla V.III). Por último, las especialistas de pastizal solo exhibieron respuestas significativas en invierno, cuando se asociaron positivamente con la cobertura de árboles nativos a escala local (Tabla V.III, Tabla V.IV).

Tabla V.III. Factores relacionados con la abundancia de grupos de aves especialistas de pastizal, humedal y bosque en los bordes de caminos según los modelos lineales generalizados. Se muestran los modelos que se promediaron para obtener el modelo final (con el criterio Δ AICc < 4) y el modelo nulo. Las variables explicativas cuyos IC excluyeron al 0 (Tabla V.IV) se muestran en negrita. JTL: juncal-totoral a escala local, ANL: árboles nativos (local), PAL: pasto alto (local), PBL: pasto bajo (local), HUP: humedal a escala de paisaje, CUP: cultivos (paisaje), BNP: bosque nativo (paisaje).

Modelos candidatos	K	Verosimilitud	AICc	ΔΑΙС	Peso
Primavera					
Pastizal					
(nulo)	2	-262.481	529.1	-	-
Humedal					
0.89 JTL + 0.18 HUP	4	-226.147	460.8	0	0.4
0.90 JTL	3	-227.445	461.2	0.4	0.326
0.90 JTL + 0.18 HUP + 0.06 ANL	5	-226.026	462.8	2	0.147
0.91 JTL + 0.06 ANL	4	-227.291	463.1	2.3	0.127
(nulo)	2	-254.185	510.6	51.74	0
Bosque					
0.63 ANL $+0.29$ CUP $+ 0.63$ BNP	5	-72.604	155.9	0	0.334
0.65 ANL +0.65 BNP	4	-73.764	156.0	0.08	0.321
0.19PAL+0.66 ANL +0.59 BNP	5	-73.450	157.6	1.69	0.143
0.14PAL+0.63 ANL +0.27CUP+0.58 BNP	6	-76.115	157.9	1.98	0.124
(nulo)	2	-93.357	190.9	34.93	0
Invierno					
Pastizal					
0.05 ANL	3	-110.774	227.9	0	0.745
(nulo)	2	-113.166	230.5	2.62	0.201
Humedal					
$0.98\mathbf{JTL} + 0.76\mathbf{PBL}$	4	-217.975	444.5	0	0.755
0.97 JTL + 0.75 PBL - 0.03 ANL	5	-217.957	446.7	2.25	0.245
(nulo)	2	-235.156	474.5	29.98	0
Bosque					
0.96 ANL	3	-90.025	186.4	0	0.525
0.89 ANL $+0.22$ BNP	4	-89.786	188.1	1.75	0.219
0.05PAL+0.95 ANL	4	-90.006	188.6	2.18	0.176
0.06PAL+0.89 ANL +0.23BNP	5	-89.753	190.3	3.97	0.072
(nulo)	2	-97.62	199.4	13.03	0.001

Tabla V.IV. Promedio de coeficientes de aquellos factores relacionados con la abundancia de grupos de aves especialistas en los bordes de caminos. Se promediaron aquellos modelos con un Δ AICc < 4 con respecto al mejor modelo. SE: error estándar; CI: intervalo de confianza del 95%. JTL: juncal-totoral a escala local, ANL: árboles nativos a escala local, PAL: pasto alto a escala local, PBL: pasto bajo a escala local, HUP: humedal a escala de paisaje, CUP: cultivos a escala de paisaje, BNP: bosque nativo a escala de paisaje.

Primavera				Invierno				
Parámetro	Coeficiente	SE	CI	Parámetro	Coeficiente	SE	CI	
Pastizal				Pastizal				
-				ANL	0.04	0.03	0.003, 0.11	
Humedal				Humedal				
JTL	0.90	0.10	0.69, 1.10	JTL	0.98	0.15	0.67, 1.28	
ANL	0.01	0.07	-0.18, 0.31	ANL	-0.03	0.09	-0.40, 0.33	
HUP	0.10	0.11	-0.01, 0.38	PBL	0.76	0.15	0.45, 1.07	
Bosque				Bosque				
ANL	0.64	0.18	0.28, 1.01	ANL	0.94	0.23	0.47, 1.41	
PAL	0.05	0.14	-0.29, 0.64	PAL	0.01	0.25	-0.45, 0.57	
BNP	0.62	0.20	0.22, 1.03	BNP	0.06	0.28	-0.33, 0.78	
CUP	0.14	0.20	-0.11, 0.69					

La asociación entre la abundancia de los distintos gremios alimenticios y la oferta de alimento (objetivo 1), en general no resultó evidente. Únicamente los granívoros se relacionaron positivamente con la oferta de semillas en pie durante el invierno (Tabla V.V).

Tabla V.V. Modelos para los distintos gremios alimenticios en los bordes de caminos. Se muestran los coeficientes de los modelos lineales generalizados que evaluaron la asociación entre la abundancia de aves y la abundancia de su alimento en los bordes. La significancia de los coeficientes se evaluó con una prueba de cambio de la devianza. *: p< 0.05

	Primavera	Invierno
Insectívoros aéreos - Inv. voladores	0.07	-0.1
Insectívoros de superficie - Inv. no voladores	0.09	-0.07
Granívoros - semillas en pie	0.03	0.29*
Granívoros - semillas en suelo	-0.03	0.1

Discusión

Este trabajo se propuso estudiar la relación entre los atributos de la comunidad de aves de los bordes de caminos y los factores ambientales. En primavera, se observó que la riqueza de especies de aves aumentó con la heterogeneidad ambiental a escala local y la cantidad de bosque nativo en el paisaje. Asimismo, la composición resultó afectada por la vegetación de los bordes a escala local y por el bosque nativo del paisaje. En invierno, la magnitud de las relaciones de la riqueza y la composición de aves con la vegetación disminuyó. De las aves especialistas, únicamente la abundancia de las de humedal y bosque aumentó con la cobertura de sus respectivos ambientes a escala local y de paisaje, aunque las asociaciones con el paisaje también disminuyeron en invierno. Por último, a diferencia de las relaciones con las características de la vegetación, las relaciones de las aves con la oferta de alimento fueron significativas solo en invierno, cuando la abundancia de granívoros aumentó con la oferta de semillas en pie sobre la vegetación de los bordes.

En primavera, de acuerdo con lo establecido en las predicciones de la hipótesis 1-A, la riqueza de especies de aves en los bordes aumentó con la diversidad de ambientes a escala local. Se ha reportado que la heterogeneidad ambiental aumenta los tipos de microhábitats disponibles para las distintas especies (Tews et al. 2004), además de favorecer la ocurrencia de aquellas aves que se benefician con la cercanía entre dos ambientes diferentes (Dunning et al. 1992). La heterogeneidad ambiental, que en estos bordes de caminos incrementa al aumentar la cobertura de humedal y de bosque (Capítulo III), podría ofrecer recursos para aquellas especies especialistas de humedal y de bosque. Además, podría ofrecer cercanía entre recursos complementarios para aquellas especies que

utilizan el pastizal de los bordes en cierta medida pero también utilizan otros ambientes como sitio de alimentación o nidificación.

También de acuerdo a lo establecido en las predicciones (1-A), la riqueza aumentó con la cobertura de bosque nativo en el paisaje. Se ha reportado que el valor de los ambientes lineales para las aves depende en cierta medida del paisaje, aumentando con la cercanía a otros hábitats alternativos y con la cobertura de áreas seminaturales (Hinsley y Bellamy 2000, Zuria y Gates 2013, Leston 2013). Probablemente el bosque nativo aumente la cantidad de hábitat para las aves, facilitando su dispersión y ofreciendo recursos adicionales que los individuos presentes en los bordes podrían utilizar, dada su capacidad de recorrer grandes extensiones (Hulbert y Haskell 2002, Fuller et al. 2004). Sin embargo, la riqueza no se relacionó con otras zonas seminaturales del paisaje como pastizales y humedales de la manera en que se relacionó con el bosque nativo. Se ha reportado, en agroecosistemas de Argentina y otros países, que los árboles son estructuras clave que proveen refugio, posaderos y sitios de nidificación incluso a aves de pastizal (Fuller et al. 2004, Isacch et al. 2005, Capítulo IV). Por lo tanto, el bosque nativo podría ser percibido como hábitat por una mayor cantidad de especies que los pastizales y humedales.

Los resultados obtenidos para la composición en primavera también coinciden con las predicciones (1-B) dado que varias estructuras de la vegetación a escala local y de paisaje influyeron sobre la composición de especies de aves en los sitios. No obstante, las características del paisaje fueron menos relevantes que las locales, ya que únicamente la cobertura de bosque nativo tuvo un efecto significativo. Las estructuras de mayor peso en el análisis, y que se asociaron con una gran cantidad de especies, fueron el juncal-totoral y los árboles nativos de los bordes. Además, las cortaderas favorecieron la abundancia de varias

especies que construyen sus nidos en pastizal, las cuales son un grupo prioritario ya que su distribución está restringida exclusivamente a la Región Pampeana y por lo tanto le dan identidad a este paisaje (Azpiroz 2012). Tanto los juncales y totorales, como los árboles nativos y las cortaderas, proveen sitios de nidificación a un gran número de especies de la región (Pretelli et al. 2013, de la Peña 2015). Por lo tanto, en época reproductiva, coberturas extensas de estos tipos de vegetación nativa favorecerían el establecimiento de distintas especies de aves en los bordes de caminos.

De acuerdo con las predicciones de la hipótesis 2-A, en primavera las especialistas de humedal y bosque en los bordes de caminos se relacionaron con las coberturas de sus ambientes a escala local, ya que su abundancia aumentó con la cobertura de juncal-totoral y árboles nativos, respectivamente. Las de bosque también se relacionaron con la cobertura de su ambiente en el paisaje, y las de humedal tendieron a relacionarse con el humedal del paisaje. Otros trabajos han demostrado que la vegetación que se asemeja al hábitat original en los bordes favorece en ellos la presencia de aves nativas (Hinsley y Bellamy 2000, Vickery et al. 2009, Conover et al. 2011, Kociolek et al. 2011, Zuria y Gates 2013). Además, las aves de bosque registradas en este estudio no han sido detectadas en bordes de campos de la Región Pampeana compuestos de árboles exóticos (Leveau y Leveau 2011). Estos resultados sugieren que las aves de humedal y bosque perciben como hábitat a los ambientes conservados en los bordes de caminos. Además, sugieren que el bosque nativo y el humedal del paisaje también podrían influir sobre la distribución de aves especialistas. Posiblemente en estas especies ocurra un mecanismo de complementación de hábitat entre los bordes y el paisaje; y por lo tanto no solo la vegetación de los bordes, sino también el paisaje a su alrededor, podrían ser relevantes para estas aves. Si bien en este trabajo únicamente se midió la cobertura de áreas seminaturales en torno a los bordes, el tamaño y forma de dichos relictos de hábitat en el paisaje también podrían afectar la abundancia de las distintas especies de aves en los bordes y deberían ser evaluados.

Finalmente, a diferencia de los especialistas de humedal y bosque, las aves de pastizal no se relacionaron con la cobertura de este ambiente, ni con ningún otro tipo de vegetación. Esto podría deberse a que las especies de esta categoría difieren en sus preferencias. Por ejemplo, se ha reportado que mientras algunas aves de pastizal utilizan vegetación alta o baja, otras prefieren zonas que presentan distintas alturas de pastizal simultáneamente (Isacch y Martinez 2001, Maron y Lill 2005, Whittingam y Evans 2004, Davis 2005). Alternativamente, puede que las especies de esta categoría no estén tan estrechamente relacionadas con la oferta de pastizal en los bordes y en el paisaje, y que sean capaces de utilizar las grandes extensiones de pastizales pastoreados del paisaje (Capítulo III), como también otros tipos de ambientes.

En invierno, las relaciones de las aves especialistas de bosque y humedal con la cobertura de sus respectivos ambientes a escala local no disminuyeron, contradiciendo a las predicciones (2-B). Sin embargo, ya no se observó la relación de las especialistas de bosque con el bosque nativo del paisaje, ni la tendencia de las especialistas de humedal a relacionarse con el humedal del paisaje. Por otra parte, durante el invierno las especialistas de humedal se relacionaron con el pasto bajo a escala local que podría ser un sitio de alimentación alternativo para aquellas aves insectívoras de esta categoría (Maron y Lill 2005). Asimismo, en esta estación las especialistas de pastizal se asociaron con los árboles nativos a escala local, que en agroecosistemas pueden proveer sitios de alimentación a este tipo de aves (Fuller et al. 2004, Isacch et al. 2005, Capítulo IV). Es posible, entonces, que

en invierno algunas de estas especies utilicen otros tipos de ambientes para buscar alimento, que podría ser escaso durante esta época (Fuller et al. 2004, Capítulo III). Los resultados aquí obtenidos respaldarían parcialmente esa explicación.

En invierno, contradiciendo a las predicciones de la hipótesis 2-B, solo la abundancia de aves granívoras se asoció con la oferta de alimento en los bordes. Las aves insectívoras no se asociaron con su alimento en ninguna estación, a pesar de que la oferta de invertebrados en invierno fue menor (Capítulo III). En cambio, la abundancia de aves granívoras sí se asoció con la oferta de semillas en pie en invierno, recurso que también disminuyó notablemente con respecto a la primavera (Capítulo III). La falta de asociación de las granívoras con las semillas en suelo podría deberse a que las especies más abundantes de esta categoría suelen alimentarse de semillas en el estrato herbáceo en cierta medida (*Sicalis luteola, Zonotrichia capensis*, de la Peña 2015, Capítulo IV), o a que la oferta de semillas en pie fue estimada de manera más precisa y refleja mejor la disponibilidad real.

Algunos estudios han evidenciado que durante la temporada no reproductiva las semillas escasean en los agroecosistemas (Robinson y Sutherland 1999, Robinson et al. 2004, Zufiaurre et al. 2017) y también pueden escasear en los bordes, dependiendo de su composición de especies vegetales (Marshall y Moonen 2002, Vickery et al. 2009). En el análisis estacional de la comunidad de aves que utiliza los bordes de caminos (Capítulo IV), se observó que si bien la oferta de semillas en los bordes disminuye en invierno las aves granívoras continúan utilizando estas zonas, ya que posiblemente el paisaje posea recursos aún más escasos, o altos riesgos de depredación (Azpiroz et al. 2012). La asociación entre

estas aves y las semillas en pie observada en este capítulo sugiere nuevamente que la oferta de semillas en los bordes podría ser fundamental durante el invierno.

En resumen, en este capítulo se identificaron características de los bordes de caminos que influyen sobre diversos atributos de la comunidad de aves, y por lo tanto determinarían el valor de conservación de estos hábitats lineales. Los bordes de caminos con mayor diversidad de ambientes de pastizal, humedal y bosque atraerían una mayor cantidad de especies de aves, y por lo tanto serían más valiosos. Específicamente, las cortaderas nativas y los árboles nativos serían particularmente relevantes para aquellas especies que nidifican en pastizal y para las especialistas de bosque, respectivamente. Además, la oferta de semillas durante el invierno sería un factor determinante de la distribución de aves granívoras. Si bien los manejos de los bordes de caminos podrían ser de gran importancia para estas aves, otras extensiones de hábitat circundantes también podrían ofrecerles recursos. Finalmente, a fin de lograr una evaluación completa de los factores que afectan a las aves presentes en estos bordes, resulta esencial estudiar no sólo su uso del hábitat sino también su éxito de nidificación.

CAPÍTULO VI

Factores ambientales relacionados con el éxito de nidificación de las aves en los bordes de caminos

"... for managers to effect change for wild birds, they must work to identify on-theground variables that influence avian demography. However, reproduction, survival, and abundance may not all be positively correlated"

Johnson 2007

Introducción

Dada la pérdida de hábitat que experimentan las aves en los paisajes modificados, resulta fundamental conocer de qué manera las zonas no explotadas como bordes de campos o caminos podrían contribuir a su conservación. A fin de identificar factores ambientales que maximicen el valor de conservación de los bordes, muchos autores han estudiado las características de estos hábitats lineales que afectan su uso por las aves (Hinsley y Bellamy 2000, Marshall y Moonen 2002, Kociolek et al. 2011, Zuria y Gates 2013). Sin embargo, de igual relevancia son aquellos factores que influyen sobre el éxito de los nidos construidos en los bordes, ya que la nidificación es un punto crítico en el ciclo de vida de las aves y en el estado de sus poblaciones (Ricklefs 1969).

Un factor determinante del éxito de nidificación es la depredación, que puede ser causada por un amplio espectro de animales (Schmidt y Whelan 1999). Los depredadores de nidos más comunes son las aves y los mamíferos, aunque también se han reportado importantes tasas de depredación por reptiles (Bayne y Hobson 1997, Söderström et al. 1998, Conover et al. 2011). Todos estos animales utilizan distintas claves para localizar nidos (Flaspohler et al. 2001, Colombelli-Négrel y Kleindorfer 2009). Por lo tanto, dependiendo de los depredadores presentes en un área, la detectabilidad de los nidos puede ser afectada por diferentes variables.

Por ejemplo, la altura del nido sólo afecta la detectabilidad por depredadores terrestres relativamente pequeños, como algunos mamíferos o reptiles (Söderström et al. 1998, Colombelli-Négrel y Kleindorfer 2009, Vickery et al. 2009, Conover et al. 2011). En cambio, la proximidad del nido a perchas elevadas, que pueden brindar sitios de

avistamiento, aumenta la detectabilidad por parte de aves depredadoras que utilizan señales visuales (Yahner y Wright 1985, Söderström et al. 1998, Bergin et al. 2000, Flaspohler et al. 2001). Finalmente, algunas variables han sido propuestas como factores que disminuyen la detectabilidad de los nidos independientemente del depredador en cuestión. Entre ellas se destacan la complejidad estructural de la vegetación alrededor del nido y el tamaño del parche de vegetación en donde se ubica el mismo, que incrementan el ocultamiento del nido y el esfuerzo de búsqueda de los depredadores, respectivamente (Martin 1993, Weidinger 2002, Conover et al. 2011, Sosa y Lopez de Casenave 2017).

Asimismo, a escala de paisaje, existen zonas que pueden proveer hábitat a diversos depredadores, aumentando su abundancia y por lo tanto la probabilidad de depredación (Hogrefe et al. 1998, Tewksbury et al. 2006, Vickery et al. 2009, Ellison et al. 2013). Trabajos realizados en Norteamérica han reportado que la presencia de arboledas se asocia con mayores abundancias de varios depredadores mamíferos (ej. mapaches —*Procyon* sp.- y ardillas -familia *Sciuridae*-, Vickery et al. 2009, Ellison et al. 2013). Asimismo, los cultivos suelen brindar recursos a depredadores mamíferos y aves de rasgos más generalistas (ej. pequeños roedores y aves de la familia *Corvidae*, Evans 2004, Tewksbury et al. 2006).

Estudiar el efecto de todas estas variables sobre el éxito de nidificación de las aves brindaría información acerca de cómo aumentar el valor de conservación de los bordes en paisajes modificados. En la Pampa Deprimida, los bordes de caminos proveen hábitat a las aves (Capítulo III, Capítulo IV), y se han identificado factores relacionados con la presencia y abundancia de las distintas especies que los utilizan (Capítulo V). Identificar también aquellos relacionados con el éxito de nidificación permitiría realizar una evaluación completa de estos remanentes de hábitat. El objetivo de este capítulo es estudiar

la relación entre el éxito de nidificación de las aves en estos bordes de caminos y los factores ambientales. Específicamente se pretende (1) identificar los potenciales depredadores de nidos en los bordes; (2) determinar qué variables locales y de paisaje influyen sobre el éxito de nidificación de las aves en los bordes. En relación al segundo objetivo, se formula una hipótesis.

Hipótesis

El éxito de nidificación de las aves en los bordes de caminos es afectado negativamente por la detectabilidad de los nidos y por las zonas del paisaje que ofrecen recursos a los depredadores.

Predicciones. La supervivencia de los nidos aumentará con su altura, su distancia a perchas, la complejidad de la vegetación a su alrededor y la superficie del parche donde se ubican. En cambio, disminuirá con la cobertura de arboledas y cultivos en el paisaje.

Metodología

Identificación de depredadores

A fin de identificar a los potenciales depredadores de nidos en los bordes (objetivo 1), se realizó un ensayo con nidos artificiales y se observaron las marcas que exhibían los huevos depredados (Zanette y Jenkins 2000). Durante octubre y noviembre de 2015, se colocaron y monitorearon 60 nidos artificiales en los bordes de caminos. Debido a cuestiones de accesibilidad a algunos caminos rurales, los nidos se ubicaron solamente en

bordes de tres de los caminos rurales (n= 20 nidos), en bordes del camino pavimentado (n= 20) y también en bordes de un camino pavimentado de dos carriles por mano (n= 20). El camino de dos carriles solamente se incorporó durante el monitoreo de nidos artificiales y no durante el monitoreo de nidos naturales, ya que únicamente durante el ensayo de nidos artificiales la accesibilidad a algunos caminos rurales se encontraba reducida. Se colocaron en puntos determinados aleatoriamente, manteniendo una distancia mínima de 400 m entre nidos contiguos. Dado que los nidos de suelo están expuestos a un amplio rango de depredadores (Jones y Dieni 2007), en cada punto se colocó un nido artificial de cáñamo sobre el suelo, debajo de una mata de pasto. El nido artificial (10.5 cm de diámetro x 5.5 cm de profundidad) contenía un huevo de codorniz (*Coturnix coturnix*) rellenado con parafina atado a la base con hilo de nylon, y un huevo de codorniz fresco (Svagelj et al. 2003). Se monitorearon los nidos cada 4 días hasta su depredación o durante 16 días, que es aproximadamente el tiempo de puesta e incubación de las aves paseriformes que nidifican en pastizal (Cozzani et al. 2009).

Luego del monitoreo, se interpretaron las marcas sobre los huevos parafinados y/o frescos de los nidos depredados. Se utilizaron los criterios de Cozzani y Zalba (2012) para la identificación de depredadores de nidos de pastizal en la provincia de Buenos Aires. De este modo, las marcas de incisivos en el huevo parafinado se consideraron como depredación por mamíferos pequeños, mientras que las marcas de mordidas de mayor tamaño y profundidad, y las marcas en forma de herradura en las cáscaras del huevo fresco, se consideraron como depredación por mamíferos medianos. Asimismo, las marcas únicas y profundas en el huevo parafinado se consideraron como depredación por aves, y la

existencia de dos marcas a 0.9 cm de distancia en el huevo parafinado se consideró como depredación por ofidios.

Dado que se incorporó un nuevo tipo de camino, que podría diferir de los demás en ciertos aspectos como la intensidad de tránsito, se confirmó que el riesgo de depredación no difiriera entre tipos de camino antes de calcular los porcentajes de nidos con marcas de distintos depredadores. Para ello, se realizó una regresión de Cox, que evaluó la relación entre el tipo de camino y la probabilidad de depredación (Santabárbara et al. 2016), con la función coxph del paquete 'survival' (Lumley y Therneau 2014). La variable respuesta fue una variable compuesta que contenía tanto el tiempo de supervivencia del nido (días) como la ocurrencia de depredación (0, 1). La variable explicativa fue el factor Tipo de Camino de tres niveles (rural, pavimentado de un carril por mano y pavimentado de dos carriles). Dado que el riesgo no difirió entre caminos, se calcularon los porcentajes de nidos con marcas de distintos depredadores en base al total de nidos.

Análisis del éxito de nidificación

A fin de determinar qué variables locales y de paisaje influyen sobre el éxito de nidificación de las aves en los bordes (objetivo 2), se monitorearon nidos naturales en una submuestra de los 90 sitios originales de los bordes de caminos descriptos en el Capítulo II (n= 34 sitios distribuidos a lo largo del camino pavimentado de un carril por mano y tres caminos rurales, Figura II.IV). Durante octubre y noviembre de 2017, se buscaron nidos mediante un método sistemático y en base a claves comportamentales de los adultos (ej. acarreo de material de construcción, alimento, etc.), siguiendo las prácticas recomendadas por Martin y Geupel (1993). Si bien los sitios utilizados en los muestreos de aves consistían

en fragmentos de borde a un solo lado del camino (a la izquierda o a la derecha), la búsqueda de nidos y su monitoreo se realizó a ambos lados para aumentar la superficie de búsqueda. La superficie de búsqueda total fue 192900 m², aunque la búsqueda no se realizó en algunas áreas de accesibilidad reducida, como zanjas extremadamente profundas. Los nidos fueron monitoreados hasta que fracasaron o produjeron volantones. Los intervalos entre visitas fueron de 4-8 días. Al producir al menos un volantón, los nidos se consideraron exitosos.

Luego del monitoreo, de modo de no afectar la supervivencia de los nidos (Martin y Geupel 1993), se midieron variables ambientales relacionadas con la detectabilidad y la cantidad de hábitat disponible para depredadores. Con una cinta métrica, o un medidor de distancia laser para las superficies más extensas (Redfield® RaiderTM 550), se midieron la altura del nido y la distancia a la percha elevada más cercana (de aquí en adelante distancia al árbol más cercano, dado que en todos los casos la percha elevada más cercana fue un árbol). Para los nidos ubicados en árboles la percha elevada más cercana consistió en el árbol más cercano que tuviera una altura mayor a la altura del nido. La complejidad estructural de la vegetación alrededor del nido se estimó calculando un índice de visibilidad (modificado de Svagelj et al. 2009). Se colocó una lámina circular (diámetro= 15 cm) con 72 puntos rojos equidistantes de 8 mm de diámetro sobre el nido y se realizaron lecturas de esta lámina a 1 m de distancia, desde 4 direcciones alrededor del nido (de espaldas al camino, de frente al camino, en paralelo al camino hacia adelante y en paralelo al camino hacia atrás), y desde arriba cuando la altura del nido lo permitía. Por lo tanto, en algunos nidos se realizaron 5 lecturas y en otros, 4. En cada lectura, se orientó la lámina hacia el observador (D. Depalma) y se contabilizó la cantidad de puntos que se veían en su

totalidad, sin obstáculos. El índice se calculó como el porcentaje de puntos visibles completamente por el observador sobre los puntos totales que se exhibieron (producto de los 72 puntos por la cantidad de lecturas realizadas).

Como variables relacionadas con el esfuerzo de búsqueda de los depredadores se midieron la superficie del parche de vegetación donde se ubicaba el nido (el mismo tipo de vegetación que el sustrato donde se ubicaba el nido: según correspondiera, espartillares, conjunto de cardos, cortaderales, humedales o arboledas) y la distancia del nido al límite de dicho parche. Además, si algunos depredadores percibieran al borde de camino entero como parche de hábitat, su esfuerzo de búsqueda podría disminuir en bordes de caminos más angostos. Por lo tanto, se midió también el ancho de borde y la distancia del nido al límite del borde de camino (la distancia al camino o la distancia al campo adyacente, según cuál fuera más cercano).

Luego de la medición de las variables locales que podrían afectar el éxito de nidificación, se estimaron también aquellas características del paisaje que podrían relacionarse con dicha éxito (ver Capítulo III). Dentro de un radio de 400 m alrededor de cada sitio, se midió la cobertura de Cultivo (soja, maíz, girasol y rastrojos no identificados) y Arboledas (árboles nativos, principalmente *C. ehrenbergiana*, y árboles exóticos, principalmente *Eucalyptus* sp.).

Además, se midió la estructura de la vegetación alrededor de los nidos, a fin de determinar si existían diferencias entre nidos depredados y no depredados (Aguilar et al. 2008), mediante transectas perpendiculares al camino. Una transecta se ubicó sobre el nido, y otras dos transectas se ubicaron 4 m a la derecha y 4 m a la izquierda del nido,

respectivamente. En cada transecta, se estimó la cobertura de las distintas estructuras de la vegetación. Las estructuras consistieron en Pasto bajo, Pasto alto, Dicotiledóneas, Cortaderas, Juncal-totoral y Árboles nativos. Para cada estructura, se midió su longitud de intersección en cada transecta (Matteucci y Colma 1982), caminando a lo largo de la transecta y utilizando una cinta métrica o medidor de distancia laser. La cobertura de cada estructura consistió en el promedio de su longitud de intersección en las tres transectas.

La relación entre el éxito de nidificación y las variables ambientales relacionadas con la detectabilidad y la cantidad de hábitat para depredadores se evaluó aplicando un modelo logístico de exposición con la función glmer del paquete 'lme4' (Bates et al. 2007). Este modelo incorpora los días de monitoreo de cada nido en una función de enlace, y permite corregir por el hecho de que nidos encontrados en un estadío más avanzado tienen mayor probabilidad de éxito (Shaffer 2004). En estudios comunitarios, el modelo se aplica incorporando a la especie de ave como un factor aleatorio (Shaffer 2004, King et al. 2009). La unidad observacional son los intervalos transcurridos entre las visitas sucesivas a los nidos.

La variable respuesta fue la supervivencia del nido en cada intervalo (0, 1). Los factores aleatorios fueron la especie y el sitio. Las variables explicativas a escala local fueron la altura, la distancia al árbol más cercano, el índice de visibilidad, la superficie del parche, la distancia al límite del parche, el ancho de borde de camino y la distancia al límite del borde de camino. Las variables explicativas a escala de paisaje fueron la cobertura de cultivos y arboledas en un radio de 400 m alrededor de cada sitio. Asimismo, se incorporaron la edad del nido y la fecha como covariables (Shaffer 2004). La edad del nido se midió en días, siendo el día de puesta del primer huevo el día 1. La fecha consistió en

una variable discreta que enumeraba los días transcurridos desde el inicio de la temporada reproductiva ("fecha juliana"). El inicio de la temporada reproductiva se definió como el 1 de septiembre. Debido a que las variables explicativas tenían diferentes unidades y rangos, las mismas fueron centradas y escaladas para optimizar la convergencia de los modelos (Zuur et al. 2009). Además, se comprobó que no hubiera correlación entre dichas variables (Correlación de Spearman, ρ < 0.5).

Dado el elevado número de variables explicativas, sus efectos se evaluaron con un enfoque basado en la teoría de la información, incluyéndose únicamente las variables relevantes en el modelo global (ver Capítulo V), además de los factores aleatorios. Dichas variables fueron la altura del nido, la distancia al árbol más cercano, la edad y la fecha. Dado que el peso del mejor modelo fue < 0.9, se realizó el promedio de modelos (ver Capítulo V).

La estructura de la vegetación alrededor de los nidos depredados y no depredados se comparó mediante pruebas de Wilcoxon, con la función wilcox.test del paquete 'stats'. Se realizó una prueba para comparar cada una de las estructuras de la vegetación entre nidos depredados y no depredados. Debido a que se efectuaron múltiples pruebas, se aplicó la corrección de Bonferroni al estimar la significancia de las diferencias (Bland y Altman 1995). Dicha corrección consistió en dividir al alfa global por la cantidad de pruebas realizadas. Al haberse efectuado seis pruebas, el *p* crítico corregido fue 0.008.

Resultados

Identificación de depredadores

De los 60 nidos artificiales, 32 fueron depredados (caminos rurales: n=12 nidos depredados; pavimentado de un carril: n=10; pavimentado de dos carriles: n=10). El 46.8% de los nidos depredados (15 nidos), presentó marcas de mamíferos pequeños (Figura VI.I). El 15.6% (5 nidos), fue depredado por mamíferos medianos (Figura VI.I). Finalmente, el 9.4% (3 nidos) fue depredado por aves y el 3.1% (1 nido), por ofidios (Figura VI.I). El depredador no pudo ser identificado en el 25% de los nidos (8 nidos), ya que en 5 casos el huevo de parafina exhibió marcas no identificables (Figura VI.I) y en 3 casos había sido removido. En estos casos la identificación no pudo realizarse en base al huevo natural ya que en 4 nidos el mismo estaba ausente y en los 4 restantes, exhibió marcas no identificables.

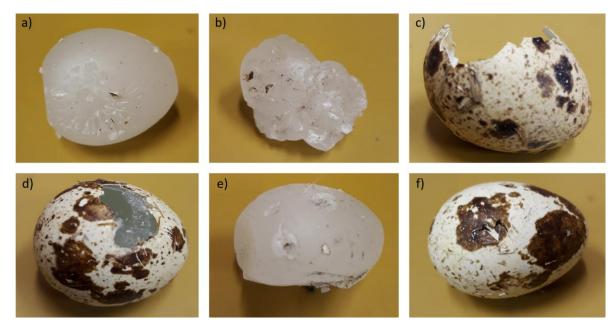


Figura VI.I. Ejemplos de huevos de codorniz parafinados y frescos con marcas de distintos depredadores. Se muestran marcas de incisivos de mamífero pequeño (a), marcas de dientes de mamífero mediano (b), mordedura con forma de herradura de mamífero mediano (c), una marca producida por el pico de un ave (d), marcas producidas por los colmillos de un ofidio (e) y una marca no identificable (f).

Análisis del éxito de nidificación

Se encontraron y monitorearon 114 nidos de 18 especies en los bordes de caminos (Tabla VI.I), durante 225 intervalos. Considerando al éxito aparente como el porcentaje de los nidos de desenlace conocido que produjeron al menos un volantón, su valor fue 33.3%. La tasa de supervivencia diaria fue 0.937. El 86.6% de los fracasos se debieron a eventos de depredación, y el 13.4% restante fracasó a causa de abandono. El abandono se produjo en nidos de *Pseudoleistes virescens* parasitados por *Molothrus bonariensis y/o Molothrus rufoaxillaris*, y en nidos de *Pseudocolopterix flaviventris* parasitados por *M. bonariensis*. Además, *P. virescens* abandonó un nido que se encontraba en un cardo (*Dipsacus fullonum*)

y fue derribado por el paso de un animal, y *P. flaviventris* abandonó un nido de cardo que se encontró caído pero intacto en la base del cardo (*D. fullonum*).

Si bien el 43% de los nidos pertenecía a *P. virescens*, los nidos se ubicaron en diversos sustratos: el 36% se ubicó en cortaderas, 21% en cardos, 20% en humedales, 20% en talas y 3% en el interior de espartillar (matas de *Spartina* sp., Tabla VI.I). La supervivencia de los nidos no difirió entre sustratos, tal como indicó un modelo logístico de exposición univariado que incluyó como única variable explicativa al sustrato (*p* > 0.05). Por lo tanto, se realizó un único modelo logístico de exposición para analizar el efecto de las variables ambientales sobre el éxito de nidificación. Según este modelo, la altura del nido, la edad y la fecha tuvieron un efecto positivo sobre el éxito de nidificación (Tabla VI.II, Tabla VI.III). Además, la mayor distancia al árbol más cercano se asoció negativamente con el éxito de nidificación en el mejor modelo, aunque su efecto no fue relevante ya que el intervalo de confianza del 95% de su coeficiente incluyó al 0 (Tabla VI.II, Tabla VI.III).

Tabla VI.I. Especies registradas nidificando en los bordes de caminos. Para cada especie, se muestran la cantidad de nidos monitoreados y el sustrato de nidificación. Humedales: *Schoenoplectus californicus* y/o *Typha* sp. Cardos: *Dipsacus fullonum, Cynara cardunculus* y/o *Carduus acanthoides*. Espartillar: *Spartina* sp. Talar: *Celtis ehrenbergiana*. Cortaderas: *Cortaderia selloana*.

Orden, familia, especie	Nidos	Sustrato		
GRUIFORMES				
Rallidae				
Fulica leucoptera	7	Humedales		
Pardirallus sanguinolentus	1	Humedales		
COLUMBIFORMES				
Columbidae				
Zenaida auriculata	3	Talar		
PASSERIFORMES				
Furnaridae				
Limnoctites sulphuriferus	2	Cardos		
Furnarius rufus	4	Talar		
Phacellodomus striaticollis	5	Talar, Cortaderas, Cardos		
Phleocryptes melanops	8	Humedales		
Icteridae				
Amblyramphus holosericeus	3	Humedales		
Pseudoleistes virescens	50	Cortaderas, Cardos, Humedales, Talar		
Chrysomus ruficapillus	2	Humedales		
Mimidae				
Mimus saturninus	4	Talar		
Thraupidae				
Poospiza nigrorufa	3	Espartillar, Cardos		
Troglodytidae				
Troglodytes aedon	2	Talar		
Tyrannidae				
Hymenops perspicillatus	5	Cortaderas, Espartillar		
Pitangus sulphuratus	7	Talar		
Pseudocolopteryx flaviventris	6	Cardos, Humedales		
Tachuris rubrigastra	1	Humedales		
Tyrannus savana	1	Talar		

Tabla VI.II. Factores relacionados con el éxito de nidificación de aves en los bordes de caminos según el modelo logístico de exposición. Se muestran los modelos que se promediaron para obtener el modelo final (con el criterio Δ AICc < 4) y el modelo nulo. Las variables explicativas cuyos IC excluyeron al 0 (Tabla VI.III) se muestran en negrita. ALT: altura, DAR: distancia a árbol, EDA: edad, FEC: fecha.

Modelos candidatos	K	Verosimilitud	AICc	ΔAICc	Peso
2.95+0.61 ALT -0.2DAR+0.55 EDA +0.43 FEC	7	-111.677	237.9	0	0.430
2.91+0.63 ALT +0.56 EDA +0.44 FEC	6	-112.914	238.2	0.34	0.362
2.9-0.29DAR+0.49 EDA +0.44 FEC	6	-114.163	240.7	2.84	0.104
(nulo)	3	-129.13	264.4	26.5	0

Tabla VI.III. Promedio de coeficientes de aquellos factores relacionados con el éxito de nidificación de aves en los bordes de caminos. Se promediaron aquellos modelos con un Δ AICc < 4 con respecto al mejor modelo. SE: error estándar; CI: intervalo de confianza del 95%.

Parámetro	Coeficiente	SE	CI
Edad	0.55	0.17	0.21, 0.88
Fecha	0.43	0.16	0.12, 0.75
Altura	0.55	0.3	0.13, 1.1
Distancia a árbol	-0.13	0.15	-0.48, 0.04

Finalmente, se comparó la estructura de la vegetación alrededor de los nidos depredados y no depredados. Esto se realizó de manera separada para nidos ubicados en sustratos de pastizal (espartillares, cortaderas, cardos), nidos de humedal y nidos de árboles. Únicamente se observaron diferencias entre la vegetación alrededor de los nidos depredados y no depredados de pastizal. En este sentido, los nidos de pastizal depredados tuvieron más cobertura de juncal-totoral a su alrededor que los nidos de pastizal no depredados (prueba de Wilcoxon: V=412, p=0.005).

Discusión

Este trabajo se propuso estudiar los factores ambientales relacionados con el éxito de nidificación de aves en los bordes de caminos. Los nidos artificiales monitoreados fueron depredados por mamíferos pequeños, y en menor medida por mamíferos medianos, aves y ofidios. De las variables propuestas, únicamente la altura de los nidos naturales aumentó su supervivencia. Además, los nidos naturales de pastizal que fueron depredados tenían a su alrededor mayor cobertura de juncal-totoral que aquellos que no sufrieron depredación.

Los nidos artificiales mostraron un alto porcentaje de depredación por mamíferos pequeños. La depredación por mamíferos puede sobreestimarse en ensayos con nidos artificiales debido a la ausencia de actividad parental, que disminuye la depredación por aves (Thompson y Burhans 2004), y debido a que los ofidios frecuentemente no dejan marcas en los huevos sino que los ingieren enteros (Söderström et al. 1998). Esto pudo haber ocurrido en un nido donde el depredador removió completamente el huevo de codorniz fresco y no dejó marcas en el parafinado, y en dos nidos donde se removieron ambos huevos. Además, la depredación por mamíferos podría ser más relevante para nidos de suelo que para nidos ubicados en otros sustratos (Söderström et al. 1998, Colombelli-Négrel y Kleindorfer 2009). No obstante, si bien los nidos artificiales no reflejan la presión de depredación de los nidos naturales, este resultado podría indicar cierta abundancia de depredadores mamíferos pequeños en los bordes de caminos. En este sentido, se ha reportado que los mamíferos suelen utilizar bordes de caminos como corredores en paisajes modificados (Forman y Alexander 1998, Meunier et al. 1999), y una situación similar podría darse en esta zona de la Pampa Deprimida.

En cuanto a los nidos naturales, su supervivencia aumentó con su altura, coincidiendo con la predicción y con otros trabajos realizados en diversos remanentes de hábitat (Söderström et al. 1998, Colombelli-Négrel y Kleindorfer 2009) y en bordes de caminos (Vickery et al. 2009, Conover et al. 2011). En cambio, las variables relacionadas con la depredación por aves, con el ocultamiento de los nidos y con el esfuerzo de búsqueda por parte de los depredadores no se relacionaron con el éxito de nidificación. Estos resultados podrían indicar que la depredación de los nidos naturales también se debió en gran parte a mamíferos. Los mamíferos en general poseen una detección y un acceso limitados a los nidos de mayor altura (Söderström et al. 1998, Colombelli-Négrel y Kleindorfer 2009). Además, se ha reportado que suelen depredar nidos de aves de manera oportunista, independientemente del grado de ocultamiento que posean los nidos (Dion et al. 2000, Weidinger 2002, Jones y Dieni 2007). Es probable, por lo tanto, que ciertos mamíferos utilicen estos bordes de caminos para desplazarse y que durante su desplazamiento encuentren nidos, principalmente a alturas bajas.

Diversos mamíferos han sido señalados como depredadores de nidos en la provincia de Buenos Aires, entre ellos los mamíferos pequeños *Akodon azarae*, *Oligoryzomys flavescens y Oxymycterus rufus*, y los mamíferos medianos *Lutreolina crassicaudata*, *Galictis cuja*, *Cavia aperea*, *Conepatus chinga*, *Felis catus* (gatos domésticos) y *Canis familiaris* (perros) (Canepuccia et al. 2008, Svagelj et al. 2009, Baladrón et al. 2012, Cardoni et al. 2012, Cozzani y Zalba 2012, Pretelli et al. 2016). Además, en este trabajo se registraron individuos de *Lutreolina crassicaudata*, *Galictis cuja*, *Cavia aperea*, *Conepatus chinga*, *Didelphis albiventer y Holochilus brasiliensis* durante los monitoreos, algunos de ellos en las proximidades de nidos depredados (observación personal). Estos animales, al

igual que las aves, podrían beneficiarse de los ambientes que ofrecen los bordes de caminos. Probablemente algunas especies obtengan recursos del pastizal de los bordes (ej. *Akodon azarae*), mientras que otras podrían refugiarse en las zanjas cubiertas de humedal (ej. *Lutreolina crassicaudata*) o en los árboles (ej. *Galictis cuja*) (Canevari y Vaccaro 2007).

Finalmente, se observó que los nidos de pastizal depredados tenían a su alrededor más cobertura de juncal-totoral que aquellos que no sufrieron depredación. Los nidos de pastizal son los más accesibles, y están expuestos a un rango mayor de depredadores (Jones y Dieni 2007). Mientras otros ambientes como el humedal o las arboledas pueden representar barreras para algunos animales, los fragmentos de pastizal podrían ser permeables prácticamente a cualquier tipo de depredador proveniente de los alrededores. En este sentido, se ha reportado que el éxito de nidificación de aves de pastizal aumenta con el tamaño del remanente de hábitat, es decir con la menor proporción de hábitat en contacto con el entorno (Pretelli et al. 2015), y también aumenta con la distancia del nido al límite del remanente de hábitat con otros ambientes (King et al. 2009). Es probable, entonces, que los nidos de pastizal adyacentes a humedales estén expuestos a una fauna de depredadores más diversa y experimenten un fenómeno de depredación aditiva de ambos ambientes (Tewksbury et al. 2006).

A diferencia de la cobertura de juncal-totoral, la cobertura de árboles no resultó mayor en el entorno de los nidos de pastizal depredados que en los no depredados. Sin embargo, ha sido propuesto que las aves de pastizal sufren mayores niveles de depredación y parasitismo de nidos cerca de árboles (Patten et al. 2006, Ellison et al. 2013). Por lo tanto, la existencia de bordes de caminos que consistan exclusivamente en franjas de pastizal

podría favorecer el éxito de nidificación de muchas especies de aves. En el Capítulo anterior (Capítulo V), se observó que la abundancia de distintas aves que nidifican en pastizal se asociaba positivamente con altas coberturas de cortaderas (*Cortaderia selloana*) en los bordes de caminos. En este sentido, este pasto nativo es ampliamente utilizado para nidificar por las aves de la región (Pretelli et al. 2013). Además, dado que pueden alcanzar alturas elevadas, las cortaderas pueden proveer sitios menos accesibles a algunos depredadores terrestres. Por lo tanto, si se intentara conservar bordes de pastizal para favorecer el éxito de nidificación, sería recomendable que los mismos cuenten con este pasto nativo.

En resumen, este trabajo permitió identificar distintos depredadores de nidos en los bordes de caminos y determinar variables que pueden influir sobre el éxito de nidificación. Los nidos construidos en los bordes probablemente estén sometidos a una importante presión de depredación por mamíferos. Por lo tanto, la altura de la vegetación podría ser un factor determinante del valor de conservación de estos hábitats lineales. Permitir el crecimiento de juncales y totorales, árboles nativos y pastos altos (ej. cortaderas) que provean sitios de nidificación elevados podría favorecer el éxito de estos nidos. Finalmente, conservar bordes que consistan en franjas de pastizal también podría favorecer el éxito de las aves que nidifican en ese ambiente.

CAPÍTULO VII

Discusión general

"We encourage managers not to dismiss potential habitat patches simply because they are small"

Weidman y Litvaitis 2011

Recopilación de los resultados obtenidos

Esta investigación se propuso estudiar a los bordes de caminos como hábitat para aves, y determinar los factores que podrían maximizar su valor de conservación en un pastizal modificado de la Pampa Deprimida. Mediante muestreos de vegetación se determinó que los ambientes de pastizal, humedal y bosque propios de esta subregión de la Pampa están presentes en los bordes (Capítulo III). Además, se observó a una gran parte de las especies de aves que habitan el área de estudio utilizando los bordes durante todo el año (Capítulo IV). A partir de observaciones comportamentales se determinó que las especies más abundantes utilizan activamente estas áreas como sitios de alimentación y nidificación (Capítulo IV). Dadas las características de su vegetación y su extenso uso por las aves de la región, los bordes de caminos constituirían una fuente de hábitat fundamental.

Además, se observó que las características de estos bordes impactan sobre su valor de conservación, ya que influyen sobre los atributos de la comunidad de aves presente en ellos (Capítulo V). La riqueza de especies de aves en los bordes de caminos se relacionó positivamente con su diversidad de ambientes, que aumenta con la presencia de humedales y árboles que se suman al pastizal siempre presente en los bordes. Dentro de cada ambiente, los tipos de vegetación nativa serían de gran importancia para las aves. En el caso del pastizal, las cortaderas fueron el único tipo de vegetación que se asoció con la abundancia de especies que nidifican en pastizal en la temporada reproductiva, sugiriendo que podrían ser ampliamente utilizadas como sitios de nidificación. Luego, incluso se encontraron nidos de algunas de estas especies como *Pseudoleistes virescens* e *Hymenops perspicillatus*, y también de *Phacellodomus striaticollis*, ubicados en cortaderas. Además, en cuanto al ambiente de bosque, los árboles nativos resultaron más relevantes que los exóticos para la

composición de especies de aves en los bordes, y se asociaron con la abundancia de especialistas de bosque mientras que los árboles exóticos no lo hicieron. Por lo tanto, aquellos bordes que poseen pastizal con presencia de cortaderas, junto con zanjas cubiertas de humedal y árboles nativos, resultarían prioritarios para la conservación.

El alimento también podría ser un factor relevante para las aves que utilizan los bordes durante el invierno. Los muestreos de recursos alimenticios directos e indirectos indicaron que la oferta de invertebrados, semillas y flores es notablemente menor en este período que durante la primavera (Capítulo III). Asimismo, al analizar la relación entre la abundancia de los gremios alimenticios y su alimento, se observó que en invierno la abundancia de aves granívoras aumenta con la abundancia de semillas en pie sobre la vegetación (Capítulo V). Dichos resultados sugieren que en esta época el alimento podría ser escaso, y que las aves podrían depender de la oferta presente en los bordes.

Además de las características de los bordes, las características del paisaje a su alrededor también influirían sobre la comunidad de aves. El bosque nativo del paisaje incrementó la riqueza de especies de aves y la abundancia de aves especialistas de bosque en los sitios, mientras que el humedal del paisaje tendió a incrementar la abundancia de aves especialistas de humedal. Es probable que las aves utilicen los bordes y otras zonas del paisaje de manera complementaria (Capítulo V). Por lo tanto, los bordes de caminos no funcionarían como sistemas aislados, y su potencial como herramientas de conservación podría maximizarse considerando no solo su configuración sino también la de otros elementos del paisaje (Hinsley y Bellamy 2000).

Finalmente, mediante el monitoreo de nidos artificiales y naturales, se identificaron factores que impactarían sobre el valor de conservación de los bordes de caminos por su relación con el éxito de nidificación (Capítulo VI). Los nidos artificiales permitieron detectar diversos depredadores de nidos, principalmente mamíferos, y el monitoreo de nidos naturales indicó que la altura del nido es un factor determinante de su supervivencia. Asimismo, el análisis de la vegetación alrededor de nidos depredados y no depredados sugirió que la cercanía de nidos de pastizal a otros ambientes podría aumentar su riesgo de depredación. Contrariamente al resultado obtenido para la riqueza de especies de aves, la supervivencia de los nidos de pastizal podría disminuir con la diversidad de ambientes en los bordes. Estos resultados destacan la importancia de estudiar no sólo la presencia y abundancia de las aves en los bordes de caminos sino también la supervivencia de sus nidos, ya que dichas variables pueden exhibir distintas respuestas a los factores ambientales (Johnson 2007).

Recomendaciones y consideraciones finales

Dada la importancia de los bordes de caminos para las aves, sería recomendable impulsar su protección, ya que actualmente estas áreas no cuentan con ningún tipo de amparo en el plano legal. Si bien en esta zona el único uso de los bordes de caminos detectado fue la ganadería en algunos sitios (observación personal), la Ley Provincial Nº 10342 avala el cultivo en rutas provinciales y caminos vecinales de Buenos Aires, dándoles a los municipios la potestad de permitir o no esta actividad. Desde 2011, distintas entidades solicitan que se derogue esta ley a nivel provincial (Ramírez 2013), siguiendo el ejemplo de

lo ocurrido en Santa Fe en marzo de ese mismo año. Allí, se prohibió por medio de una ordenanza provincial el cultivo en banquinas, argumentando que esta provincia ha sufrido un proceso de homogeneización de sus ecosistemas y que es necesario proteger los espacios que brindan heterogeneidad (Resolución Conjunta Nº 136 (MASPyMA), N°074 (MGyRE), N°040 (MP), N°497 (MS), N°114 (MTySS)). Más aún, prohibir el cultivo en banquinas de caminos y rutas provinciales de Buenos Aires se alinearía con lo establecido a nivel nacional. Desde 2008 la Dirección Nacional de Vialidad prohíbe que esta práctica se lleve a cabo en rutas nacionales, ofreciendo entre otros argumentos el empobrecimiento de los suelos que causan los monocultivos y la contaminación que provocan los herbicidas (Resolución N° 2.018 (DVN)).

Además de modificar lo establecido en la Ley Provincial Nº 10342, sería necesario velar por el cumplimiento de las normas vigentes de la provincia de Buenos Aires. Si bien es obligatorio que se mantengan franjas de vegetación al costado de los caminos, muchas veces estas zonas son eliminadas para aumentar la superficie de los campos o utilizadas con diversos fines (Germán von Saldern, Comisión Administradora de Servicios Rurales, comunicación personal).

Más aún, además de preservar los bordes de caminos, podrían adoptarse medidas para incrementar su valor de conservación. Por ejemplo, a fin de aumentar la oferta de alimento disponible en los bordes para las aves durante el invierno, podrían implementarse tareas de restauración activa. En ellas, podrían introducirse dicotiledóneas y gramíneas nativas que provean flores y semillas en invierno, tal como se ha sugerido en planes de manejo de bordes en otras regiones (Hinsley y Bellamy 2000, Vickery et al. 2009). Como

un punto de partida, podrían considerarse las especies vegetales que crecen en los bordes, detectadas durante los muestreos de alimento (Capítulo III).

Además, a fin de favorecer la riqueza de especies de aves que utilizan los bordes, podría promoverse la conservación de bordes con alta diversidad de ambientes de pastizal, humedal y bosque. El mantenimiento de este tipo de bordes no resultaría costoso, dado que cavar zanjas constituye un manejo de bordes de camino habitual que evita inundaciones (Secretario de Producción de Madariaga Gustavo Muznik, comunicación personal). Asimismo, los árboles nativos crecen espontáneamente cerca de los alambrados que delimitan los campos adyacentes a los bordes, ya que las aves que se posan en los alambrados dispersan sus semillas. Sin embargo, se requeriría un cierto ancho de borde para conservar estos ambientes y a la vez realizar las tareas de manejo habituales, que incluyen cortar el pasto y/o remover la tierra de una franja de 2 a 3 m adyacente al camino. Además, la presencia de una franja de pasto corto adyacente al camino es necesaria a fin de maximizar la seguridad vial (Revista Vial 2014). Por lo tanto, los bordes anchos contribuirían no solo a la heterogeneidad ambiental y a la presencia de diversas especies de aves, sino también a la seguridad de los vehículos.

Mantener no solo bordes diversos sino también bordes que consistan en franjas de pastizal puras maximizaría la preservación de las especies que utilizan los bordes, ya que la depredación de los nidos de pastizal podría aumentar con su cercanía a otros ambientes. Además, dado que en los bordes podría existir una importante presión de depredación por animales terrestres como algunos mamíferos, las cortaderas podrían proveer a las aves de pastizal sitios de nidificación elevados menos accesibles a este tipo de depredadores.

Existen otras acciones de fácil implementación que también podrían contribuir al éxito de nidificación. Dada la asociación positiva entre la supervivencia de los nidos y su altura, dicho éxito podría favorecerse simplemente permitiendo el crecimiento de la vegetación. Minimizar los manejos de los bordes durante la época reproductiva (de septiembre a enero) también minimizaría la destrucción de nidos. Además, dado que se han detectado en esta investigación nidos derribados por el paso de animales de gran porte y se han observado vacas alimentándose en los bordes (observación personal), sería recomendable evitar el acceso de ganado a estas áreas. Más aún, la presencia de ganado en los bordes implica un riesgo para los vehículos que circulan por los caminos.

Por último, además de los bordes de caminos, debería considerarse la importancia de los remanentes de hábitat circundantes a fin de preservar a la comunidad de aves. La correcta configuración de los bordes con el paisaje podría complementar la oferta de recursos para las especies que los utilizan. Dicha configuración consistiría, por ejemplo, en implementar bordes con franjas de árboles y humedal en aquellas zonas con mayor cantidad de bosques y humedales. Asimismo, los bordes de pastizal deberían implementarse cerca de relictos de pastizales naturales como cortaderales y pajonales. Además, dichos manejos futuros deberían considerar no solo la cobertura de los relictos de hábitat del paisaje en torno a los bordes sino también su tamaño y forma.

Esta investigación provee información acerca de la fuente de hábitat que constituyen los bordes de caminos para las aves en un pastizal modificado de la Pampa Deprimida. Asimismo, insta a las autoridades municipales, que actualmente son las principales responsables de decidir los manejos de los bordes de caminos, a garantizar la persistencia de estas áreas como franjas de vegetación natural. Por otro lado, es responsabilidad de los

investigadores proveer evidencias para que cesen definitivamente los cultivos en las banquinas de esta y otras regiones del país, como también idear manejos apropiados de los bordes de caminos para preservar a las comunidades de aves que los utilizan. Si bien dichos manejos en esta zona consistirían en la implementación de bordes diversos y bordes de pastizal, y en la introducción de plantas que provean flores y semillas en invierno, cada subregión de la Pampa debería ser estudiada en detalle para proponer planes de manejo de bordes apropiados. Se espera que esta tesis contribuya a la valoración de las áreas no explotadas de la Pampa Deprimida, y a la incorporación de medidas de conservación de la biodiversidad en los sistemas productivos.

BIBLIOGRAFÍA

Aguilar, T.M., Dias, R.I., Oliveira, A.C. y Macedo, R.H. 2008. Nest-site selection by Blueblack Grassquits in a Neotropical savanna: do choices influence nest success? *Journal of Field Ornithology*, 79: 24-31.

Agnusdei, M.G., Colabelli, M.R. y Fernández Grecco, R.C. 2001. *Crecimiento estacional de forraje de pasturas y pastizales naturales para el sudeste bonaerense. Boletín técnico*, 152. INTA, Buenos Aires.

Agra, M., Bilenca, D. y Codesido, M. 2015. Responses of birds to planting of *Lotus tenuis* pasture in the Flooding Pampas, Argentina. *Emu*, 115: 270-276.

Airola, D.A. y Barrett, R.H. 1985. Foraging and habitat relationships of insect-gleaning birds in a Sierra Nevada mixed-conifer forest. *The Condor*, 87: 205–216.

Alatalo, R.V. 1981. Habitat selection of forest birds in the seasonal environment of Finland. Annals Zoologici Fennici, 18: 103-114.

Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49: 227-266.

Arturi, M., y J. Goya. 2004. Estructura, dinámica y manejo de los talares del NE de Buenos Aires. En: *Ecología y manejo de los bosques de Argentina*. Eds. M. F. Arturi, J. L. Frangi, y J. F. Goya. pp. 1-24. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata, Buenos Aires.

Atkinson P.W., Fuller, R.J., Vickery, J.A., Conway, G.J., Tallowin, J.R., Smith, R.E. y Brown, V.K. 2005. Influence of agricultural management, sward structure and food resources on grassland field use by birds in lowland England. *Journal of Applied Ecology*, 42: 932-942

Azpiroz, A.B. 2012. Aves de las Pampas y Campos de Argentina, Brasil y Uruguay: una guía de identificación. Pressur, Buenos Aires.

Azpiroz, A.B., Isacch, J.P., Dias, R.A., Di Giacomo, A.S., Fontana, C.S. y Palarea, C.M. 2012. Ecology and conservation of grassland birds in southeastern South America: a review. *Journal of Field Ornithology*, 83: 217-246.

Baladrón, A.V., Malizia, A.I., Bó, M.S., Liébana, M.S. y Bechard, M.J. 2013. Population dynamics of the southern short-tailed opossum (*Monodelphis dimidiata*) in the Pampas of Argentina. *Australian Journal of Zoology*, 60: 238-245.

Baldi, G., Guerschman, J.P. y Paruelo, J.M. 2006. Characterizing fragmentation in temperate South America grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 116: 197-208.

Baldi, G. y Paruelo, J.M. 2008. Land-use and land cover dynamics in South American temperate grasslands. *Ecology & Society*, 13: 6.

Barbour, P.J. 2006. Ecological and economic effects of field borders in row crop agriculture production systems in Mississippi. PhD Thesis, Mississippi State University.

Bartoń, K. 2013. Package 'MuMIn'. R package version 1(5).

Bates D., Sarkar D., Bates M.D. y Matrix L. 2007. The lme4 package R package version 2(1). 74.

Bayne, E.M. y Hobson, K.A. 1997. Comparing the effects of landscape fragmentation by forestry and agriculture on predation of artificial nests. *Conservation Biology*, 11: 1418-1429.

Bergin, T.M., Best, L.B., Freemark, K.E. y Koehler, K.J. 2000. Effects of landscape structure on nest predation in roadsides of a mid western agroecosystem: a multiscale analysis. *Landscape Ecology*, 15: 131-143.

Best, L.B. 2000. The value of buffer habitats for birds in agricultural landscapes. En: *A comprehensive review of Farm Bill contributions to wildlife conservation, 1985–2000.* Eds. W.L. Hohman y D.J. Halloum. pp. 75-94. U.S. Department of Agriculture, Natural Resource Conservation Service, Washington.

Bibby, C.J., Burgess, N.D., Hill, D.A. y Mustoe, S.H. 2000. *Bird census techniques*. Academic Press, Londres.

Bilenca, D.N. y Miñarro, F.O. 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.

Bilcke, G. 1984. Seasonal changes in habitat use of resident passerines. Ardea, 72: 95-99.

Bjornstad, O.N. 2016. ncf: spatial non-parametric covariance functions: estimation and testing. *Environmental & Ecological Statistics*, 8: 53-70.

Bland, J.M. y Altman, D.G. 1995. Multiple significance tests: the Bonferroni method. *BMJ*, 310: 170-171.

Bolker, B., Skaug, H., Magnusson, A. y Nielsen, A. 2012. The glmmADMB package. R package version 0.6-5.

Brotons, L., Wolff, A., Paulus, G. y Martin, J.L. 2005. Effect of adjacent agricultural habitat on the distribution of passerines in natural grasslands. *Biological Conservation*, 124: 407-414.

Burkart, S.E., Leon, R.J. y Movia, C.P. 1990. Inventario fitosociológico del pastizal de la Depresión del Salado (Prov. Bs. As.) en un área representativa de sus principales ambientes. *Darwiniana*, 30: 27-69.

Burham K.P. y Anderson D.R. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information—Theoretic Approach*. Springer—Verlag, Nueva York.

Cabrera, A.L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 14: 1-42.

Camadro, E.L. y Cauhépé, M.A. 2003. Las pampas intangibles. Ciencia Hoy, 13: 48-55.

Canevari, M. y Vaccaro, O. 2007. *Guía de mamíferos del sur de América del Sur (Vol. 19)*. L.O.L.A., Buenos Aires.

Canavelli, S.B., Branch, L.C., Cavallero, P., González, C. y Zaccagnini, M. E. 2014. Multi-level analysis of bird abundance and damage to crop fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 197: 128-136.

Canepuccia, A.D., Farias, A.A., Escalante, A.H., Iribarne, O., Novaro, A. y Isacch, J.P. 2008. Differential responses of marsh predators to rainfall-induced habitat loss and subsequent variations in prey availability. *Canadian Journal of Zoology*, 86: 407-418.

Cardoni, D.A., Isacch, J.P. e Iribarne, O. 2012. Effects of cattle grazing and fire on the abundance, habitat selection, and nesting success of the Bay-capped Wren-Spinetail (*Spartonoica maluroides*) in coastal saltmarshes of the Pampas region. *The Condor*, 114: 803-811.

Cerezo, A., Conde, M.C. y Poggio, S.L. 2011. Pasture area and landscape heterogeneity are key determinants of bird diversity in intensively managed farmland. *Biodiversity & Conservation*, 20: 2649-2667.

Cheli G.H. y Corley J.C. 2010. Efficient sampling of ground-dwelling arthropods using pitfall traps in arid steppes. *Neotropical Entomology*, 39: 912-917.

Codesido, M. y Bilenca, D.N. 2011. Capítulo II2: Los pastizales y el servicio de soporte de la biodiversidad: Respuesta de la riqueza de aves terrestres a los usos de la tierra en la provincia de Buenos Aires. En: *Valoración de servicios ecosistémicos: Conceptos, Herramientas y aplicaciones para el ordenamiento territorial*. Eds P. Laterra, E.G. Jobbágy y J.M. Paruelo. pp. 511-526. INTA, Buenos Aires.

Codesido, M., Zufiaurre, E. y Bilenca, D. 2015. Relationship between pest birds and landscape elements in the Pampas of central Argentina. *Emu*, 115: 80-84.

Colombelli-Négrel, D. y Kleindorfer, S. 2009. Nest height, nest concealment, and predator type predict nest predation in superb fairy-wrens (*Malurus cyaneus*). *Ecological Research*, 24: 921-928.

Comité Interinstitucional y Equipo Técnico de la Administración de Parques Nacionales. 2009. Plan de manejo del parque nacional Campos del Tuyú Repositiorio digital del ministerio de turismo de la nación. < http://repotur.yvera.gob.ar>

Comparatore, V. y Yagueddú, C. 2007. Diet of the Greater Rhea (*Rhea americana*) in an agroecosystem of the Flooding Pampa, Argentina. *Ornitologia Neotropical*, 18: 187-194.

Confer, J.L. y Pascoe, S.M. 2003. Avian communities on utility rights-of-ways and other managed shrublands in the northeastern United States. *Forest Ecology & Management*, 185: 193-205.

Conover, R.R., Burger L.W. y Linder, E.T. 2007. Winter avian community and sparrow response to field border width. *Journal of Wildlife Management*, 71: 1917-1923.

Conover, R.R., Dinsmore, S.J. y Wes Burger, L. 2011. Effects of conservation practices on bird nest density and survival in intense agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 141: 126-132.

Cozzani, N. 2010. Efectos del pastoreo sobre el éxito de cría de aves de pastizal pampeano. Tesis doctoral, Universidad Nacional de Bahía Blanca.

Cozzani, N. y Zalba, S.M. 2012. Depredadores de nidos en pastizales del Parque Provincial Ernesto Tornquist (provincia de Buenos Aires, Argentina): importancia relativa bajo distintas intensidades de pastoreo. *El Hornero*, 27: 137-148.

Cozzani, N., Zalba, S.M. y Mattos, E. 2009. Nidificación de aves de pastizal en el Parque Provincial E. Tornquist. Pp. 457–472 en: *Ambientes y recursos naturales del sudoeste bonaerense: producción, contaminación y conservación*. Eds N.J. Cassaniga y H.M. Arelovich. pp. 457-472. Editorial de la Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.

Crawley, M.J. 2012. The R book. John Wiley & Sons, Chichester.

Cueto, V.R. y Lopez de Casenave, J. 2000. Bird assemblages of protected and exploited coastal woodlands in east-central Argentina. *The Wilson Bulletin*, 112: 395-402.

Cueto, V.R. y Lopez de Casenave J. 2002. Foraging behavior and microhabitat use of birds inhabiting coastal woodlands in eastcentral Argentina. *The Wilson Bulletin*, 114: 342-348.

Davis, S.K. 2005. Nest-site selection patterns and the influence of vegetation on nest survival of mixed-grass prairie passerines. *The Condor*, 107: 605-616.

Del Hoyo, J., Del Hoyo, J., Elliott, A. y Sargatal, J. 1992. *Handbook of the birds of the world* (Vol. 1). Lynx edicions, Barcelona.

de la Peña, M.R. 2015. Aves Argentinas. Eudeba-Ediciones UNL, Buenos Aires.

Di Giacomo, A.S., De Francesco, M.V. y Coconier E.G. 2007. 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.

Di Giacomo, A.S. y Di Giacomo, A.G. 2004. Extinción, historia natural y conservación de las poblaciones del Yetapá de Collar (*Alectrurus risora*) en la Argentina. *Ornitología Neotropical*, 15: 145–157

Di Giacomo, A.S. y Lopez de Casenave, J. 2010. Use and importance of crop and field-margin habitats for birds in a neotropical agricultural ecosystem. *The Condor*, 112: 283-293.

Dion, N., Hobson, K.A. y Larivière, S. 2000. Interactive effects of vegetation and predators on the success of natural and simulated nests of grassland songbirds. *The Condor*, 102: 629-634.

Dolan, M.J., van Bohemen, H., Whelan, P., Akbar, K.F., O'Malley, V., O'Leary, G. y Keizer, P.J. 2006. Towards the sustainable development of modern road ecosystem. En: *The Ecology of Transportation: Managing Mobility for the Environment*. Eds J. Davenport y J.L. Davenport. pp. 275–331. Springer, Dordrecht.

Duchardt, C.J., Miller, J.R., Debinski, D.M. y Engle, D.M. 2016. Adapting the fire-grazing interaction to small pastures in a fragmented landscape for grassland bird conservation. *Rangeland Ecology & Management*, 69: 300-309.

Duelli, P., Blank, E. y Frech, M. 1991. The contribution of seminatural habitats to arthropod diversity in agricultural areas. *Proceedings of the Fourth ECE/XIII SIEEC*, 29-38.

Dunning, J.B., Danielson, B.J. y Pulliam, H.R. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, 65: 169-175.

Ellison, K.S., Ribic, C.A., Sample, D.W., Fawcett, M.J. y Dadisman, J.D. 2013. Impacts of tree rows on grassland birds and potential nest predators: a removal experiment. *PloS One* 8: e59151.

Evans, K.L. 2004. The potential for interactions between predation and habitat change to cause population declines of farmland birds. *Ibis*, 146: 1-13.

Fahrig, L. 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, 40: 1649-1663.

Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R. J., Serami C, Siriwardena G.M. y Martin, J. L. 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14: 101-112.

Fandiño, B. y Giraudo, A.R. 2010. Revisión del inventario de aves de la provincia de Santa Fe, Argentina. *Revista FABICIB*, 14, 116–137.

Fauna y Flora de la Argentina Nativa. 2017. URL: http://faunayfloradelargentinanativa.blogspot.com

Fernández, G. J., Posse, G., Ferretti, V. y Gabelli, F. M. 2004. Bird–habitat relationship for the declining Pampas meadowlark populations in the southern Pampas grasslands. *Biological Conservation*, 115: 139-148.

Filloy, J. y Bellocq, M.I. 2007. Patterns of bird abundance along the agricultural gradient of the Pampean region. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 120: 291-298.

Filloy, J., Zurita, G.A., Corbelli, J.M. y Bellocq, M.I. 2010. On the similarity among bird communities: Testing the influence of distance and land use. *Acta Oecologica*, 36: 333-338.

Fitzgibbon, C.D. 1997. Small mammals in farm woodlands: the effects of habitat, isolation and surrounding land-use patterns. *Journal of Applied Ecology*, 34: 530-539.

Flaspohler D.J., Temple S.A. & Rosenfield, R.N. 2001. Species-specific edge effects on nest success and breeding bird density in a forested landscape. *Ecological Applications* 11: 32-46.

Forman, R.T.T. 1995. Some general principles of landscape and regional ecology. Landscape Ecology, 10: 133-142.

Forman, R.T.T. y Alexander, L.E. 1998. Roads and their major ecological effects. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 29: 207-231.

Fraga, R.M. 2003. Distribution, natural history and conservation of the Black-and-white Monjita (*Heteroxolmis dominicana*) in Argentina, a species vulnerable to extinction. *Ornitología Neotropical*, 14: 145–156.

Fuller R.J., Hinsley S.A. y Swetnam R.D. 2004. The relevance of non-farmland habitats, uncropped areas and habitat diversity to the conservation of farmland birds. *Ibis*, 146: 22-31.

Fulton, G.R., Smith, M., Na, C.M. y Takahashi, S. 2008. Road ecology from a road-side assemblage of forest birds in south-western Australia. *Ornithological Science*, 7: 47-57.

Goijman, A.P., Conroy, M.J., Bernardos, J.N. y Zaccagnini, M.E. 2015. Multi-season regional analysis of multi-species occupancy: implications for bird conservation in agricultural lands in east-central Argentina. *PloS One*, 10: e0130874.

Giordano, P.F., Navarro, J.L. y Martella, M. B. 2010. Building large-scale spatially explicit models to predict the distribution of suitable habitat patches for the Greater Rhea (*Rhea americana*), a near-threatened species. *Biological Conservation*, 143: 357-365.

Greenacre, M.J. 1984. *Theory and applications of correspondence analysis*. Academic Press, Londres.

Grueber, C.E., Nakagawa, S., Laws, R.J. y Jamieson, I.G. 2011. Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology*, 24: 699-711.

Haila, Y. 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications*, 12: 321-334.

Herrera, L.P., Laterra, P., Maceira, N.O., Zelaya, K.D. y Martínez, G.A. 2009. Fragmentation Status of Tall-Tussock Grassland Relicts in the Flooding Pampa, Argentina. *Rangeland Ecology & Management*, 62: 73–82.

Herrera, L.P., Sabatino, M.C., Jaimes, F.R. y Poggio, S.L. 2017. Una propuesta para valorar el estado de conservación de los bordes de caminos rurales en el sudeste bonaerense. *Ecología Austral*, 27: 404-414.

Hinsley, S.A. y Bellamy, P.E. 2000. The influence of hedge structure, management and landscape context on the value of hedgerows to birds: a review. *Journal of Environmental Management*, 60: 33-49.

Hogrefe, T.C., Yahner, R.H. y Piergallinin N.H. 1998. Depredation of artificial ground nests in a suburban versus a rural landscape. *Journal of the Pennsylvania Academy of Science*, 72: 3-6.

Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P., Heiberger, R.M., Schuetzenmeister, A., Scheibe, S. y Hothorn, M.T. 2016. Package 'multcomp'. Simultaneous inference in general parametric models. R package version 1.4-10.

Hsieh, T.C., Ma, K.H. y Chao, A. 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology & Evolution*, 7: 1451-1456.

Huijser, M.P. y Clevenger, A.P. 2006. Habitat and corridor function of rights-of-way. En: *The ecology of transportation: managing mobility for the environment*. Eds J. Davenport y J. Davenport. pp. 233-254. Springer, Dordrecht.

Hurlbert, A.H. y Haskell, J.P. 2002. The effect of energy and seasonality on avian species richness and community composition. *American Naturalist*, 161: 83-97.

Isacch, J.P., Maceira, N.O., Bo, M.S., Demaría, M.R. y Peluc, S. 2005. Bird habitat relationship in semi-natural grassland and exotic pastures in west pampas of Argentina. *Journal of Arid Environments*, 62: 267-283.

Isacch J.P. y Martínez M.M. 2001. Estacionalidad y relaciones con la estructura del hábitat de la comunidad de aves de pastizales de paja colorada (*Paspalum quadrifarium*) manejados con fuego en la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ornitolología Neotropical*, 12: 345-354.

IUCN Red List of Threatened Species. 2019. < http://www.iucnredlist.org/>

Johnson, M.D. 2007. Measuring habitat quality: a review. *The Condor*, 109: 489-504.

Johnson, A.E. 2017. Conservation and land management practices and their impact on sustaining breeding and non-breeding grassland bird populations in the Southeast. Doctoral dissertation, George Mason University, Virginia.

Jones, S.L. y Dieni, J.S. 2007. The relationship between predation and nest concealment in mixed-grass prairie passerines: an analysis using program MARK. *Studies in Avian Biology*, 34: 117-124.

King, D.I., Chandler, R.B., Collins, J.M., Wayne, R.P. y Thomas, E.L. 2009. Effects of width, edge and habitat on the abundance and nesting success of scrub-shrub birds in powerline corridors. *Biological Conservation*, 142: 2672-2680.

Kociolek, A.V. y Clevenger, A.P. 2009. Effects of Paved Roads on Birds: A Literature review and recommendations for the Yellowstone to Yukon Ecoregion. Western Transportation Institute, Montana.

Kociolek, A.V., Clevenger, A.P., St. Clair, C.C. y Proppe, D. S. 2011. Effects of road networks on bird populations. *Conservation Biology*, 25: 241-249.

Kotliar, N.B. y Wiens, J.A. 1990. Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos*, 59: 253-260.

Krapovickas, S. y Di Giacomo, A.S. 1998. Conservation of pampas and campos grasslands in Argentina. *Parks*, 8: 47-53.

Lacoretz, M.V. 2018. Análisis de la estructura del ensamble de aves de los montes de tala (*Celtis ehrenbergiana*) del este de la provincia de Buenos Aires. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires.

Lagerlöf, J., Stark, J. y Svensson, B. 1992. Margins of agricultural fields as habitats for pollinating insects. *Agriculture, Ecosystems & Environments*, 40: 117–124.

Lara, B. y Gandini, M. 2014. Análisis de la fragmentación de pastizales en la Pampa Deprimida (Argentina). Semiárida, Revista de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de La Pampa, 24: 21-30.

Le Coeur, D., Baudry, J., Burel, F. y Thenail, C. 2002. Why and how we should study field boundary biodiversity in an agrarian landscape context. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 89: 23-40.

Lefebvre, M., Espinosa, M., Gomez y Paloma, S., Paracchini, M. L., Piorr, A. y Zasada, I. 2015. Agricultural landscapes as multi-scale public good and the role of the Common Agricultural Policy. *Journal of Environmental Planning & Management*, 58: 2088-2112.

Legendre, P. y Gallagher, E.D. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129: 271-280.

Legendre, P. y Legendre, L.F. 2012. *Numerical ecology* (Vol. 24). Elsevier, Amsterdam.

León, R., Rusch, G. y Oesterheld, M. 1984. Los pastizales pampeanos, impacto agropecuario. *Phytocoenología*, 12: 201-218.

Leston, L. 2013. Transmission lines as tall-grass prairie habitats: local mowing, spraying, and surrounding urbanization as determinants of wildlife richness and abundance. PhD Thesis, University of Manitoba.

Leveau, L. y Leveau, C. 2004. Riqueza y abundancia de aves en agroecosistemas pampeanos durante el período post-reproductivo. *Ornitología Neotropical*, 15: 371–380.

Leveau, L.M. y Leveau, C.M. 2011. Uso de bordes de cultivo por aves durante invierno y primavera en la Pampa Austral. *El Hornero*, 26: 159-16.

López Alfonsín, M.A. 2016. El sistema nacional de áreas protegidas en Argentina. Jusbaires, Buenos Aires.

Lumley, T. y Therneau, T. 2014. The survival package. R package version 2.37-7.

Magurran, A.E. 2004. Measuring Biological Diversity. Blackwell Publishing, Malden.

Maron, M. y Lill, A. 2005. The influence of livestock grazing and weed invasion on habitat use by birds in grassy woodland remnants. *Biological Conservation*, 124: 439-450.

Marone, L. 1992. Seasonal and year-to-year fluctuations of bird populations and guilds in the Monte Desert, Argentina. *Journal of Field Ornithology*, 63: 294-308.

Marshall, E.J. y Moonen, A.C. 2002. Field margins in northern Europe: their functions and interactions with agriculture. *Agriculture, Ecosystystems & Environment*, 89: 5-21.

Martin, T.E. 1993. Nest predation and nest sites. New perspectives on old paterns. *BioScience*, 43: 523-532.

Martin, T.E. y Geupel, G.R. 1993. Nest-monitoring plots: methods for locating nests and monitoring success. *Journal of Field Ornithology*, 64: 507-519.

Matteucci, S.D. 2012. Ecorregión Pampa. En: Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos. Pp. 391-445. Eds. J. Morello, S. Matteucci, A. Rodríguez y M. Silva. Orientación Gráfica Editora, Buenos Aires, Argentina.

Matteucci, S.D. y Colma, A. 1982. *Metodología para el estudio de la vegetación*. OEA, Washington DC.

Mazerolle, M.J. y Villard, M.A. 1999. Patch characteristics and landscape context as predictors of species presence and abundance: a review. *Ecoscience*, 6: 117-124.

McIntyre, S. y Hobbs, R. 1999. A framework for conceptualizing human effects on landscapes and its relevance to management and research models. *Conservation Biology*, 13: 1282-1292.

Mermoz M.E., Depalma D.M., Valverde A.C., Gancedo J.M. & Charnelli E.M. 2016. Evaluación de bordes de caminos de la Pampa Deprimida como fuentes de recursos para aves de pastizal. *El Hornero*, 31: 13-26.

Meunier F.D., Verheyden C. y Jouventin P. 1999. Bird communities of highway verges: influence of adjacent habitat and roadside management. *Acta Oecologica*, 20: 1-13.

Miller, J.R. y Cale, P. 2000. Behavioral mechanisms and habitat use by birds in a fragmented agricultural landscape. *Ecological Applications*, 10: 1732-1748.

Miguet, P., Gaucherel, C. y Bretagnolle, V. 2013. Breeding habitat selection of Skylarks varies with crop heterogeneity, time and spatial scale, and reveals spatial and temporal crop complementation. *Ecological Modelling*, 266: 10-18.

Ministerio de Desarrollo Sustentable. 2016. Estrategia Nacional sobre la Biodiversidad: plan de acción 2016-2020. URL: <www.argentina.gob.ar>

Ministerio de Desarrollo Sustentable y Aves Argentinas. 2017. *Categorización de las aves de la Argentina (2015)*. Informe del Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación y de Aves Argentinas, edición electrónica. C.A., Buenos Aires.

Narosky, T. y Di Giacomo, A.G. 1993. *Las aves de la provincia de Buenos Aires: Distribución y estatus*. Vázquez Mazzini Editores, Aves Argentinas/AOP, Birdlife International, Buenos Aires.

Narosky, T. e Yzurieta D. 2003. *Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay. Edición de Oro*. Vázquez Mazzini Editores, Aves Argentinas/AOP, Birdlife International, Buenos Aires.

Newton, I. 1998. Population limitation in birds. Academic Press, San Diego.

NSW Roadside Environment Committee. 2014. *Managing Roadsides: Assessment*. NSW Roadside Environment Committee, Sydney.

Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, R.B., Simpson, G.L. y Wagner, H. 2013. Vegan: community ecology package. R package version 2.0-7.

Ottens, H.J., Kuiper, M.W., Flinks, H., Ruijven, J.V., Siepel, H., Koks, B.J., Berendse, F. y Snoo, G.R. 2014. Do field margins enrich the diet of the Eurasian Skylark Alauda arvensis on intensive farmland? *Ardea*, 102: 161-174.

Paradis, E., Blomberg, S., Bolker, B., Brown, J., Claude, J., Cuong, H.S. y Desper, R. 2019. Package 'ape'. Analyses of phylogenetics and evolution, R package version 2(4).

Paruelo, J.M., Guerschman, J.P. y Verón, S.R. 2005. Expansión agrícola y cambios en el uso del suelo. *Ciencia Hoy*, 15: 14-23.

Patten, M.A., Shochat, E., Reinking, D.L., Wolfe, D.H. y Sherrod, S.K. 2006. Habitat edge, land management, and rates of brood parasitism in tall grass prairie. *Ecological Applications*, 16: 687-695.

Perelman, S.B., Burkart, S.E. y León, R.J.C. 2003. The role of a native tussock grass (*Paspalum quadrifarium* Lam.) in structuring plant communities in the Flooding Pampa grasslands, Argentina. *Biodiversity & Conservation*, 12: 225–238.

Perelman, S.B., León, R.J. y Oesterheld, M. 2001. Cross-scale vegetation patterns of Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology*, 89: 562-577.

Pinheiro, J.C. y Bates, D.M. 2000. *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*. Springer, Nueva York.

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S. y Sarkar, D. 2014. nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-117.

Port J. y Schottler S. 2017. The effect of floristic composition on bird communities in a set of four grassland reconstruction types. *Ecological Restoration*, 35: 112-119.

Pretelli, M.G., Isacch, J.P. y Cardoni, D.A. 2013. Year-round abundance, richness and nesting of the bird assemblage of tall grasslands in the south-east pampas region, Argentina. *Ardeola*, 60: 327-343.

Pretelli, M.G., Isacch, J.P. y Cardoni, D.A. 2015. Effects of fragmentation and landscape matrix on the nesting success of grassland birds in the Pampas grasslands of Argentina. *Ibis*, 157: 688-699.

Pretelli, M.G., Isacch, J.P. y Cardoni, D.A. 2016. Variation in parental care in the spectacled tyrant *Hymenops perspicillatus* is associated with increased nest predation in grassland fragments. *Journal of Ornithology*, 157: 451-460.

R Core Team. 2017. *R: A language and environment for statistical computing version*3.3.2. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. http://www.r-project.org/

Ramírez, C. 2013. Bordes de vías y banquinas, ¿a quién le sirven? URL: https://www.unicen.edu.ar/content/

Reif, J. 2013. Long-term trends in bird populations: a review of patterns and potential drivers in North America and Europe. *Acta Ornithologica*, 48: 1-16.

Revista Vial. 2014. La importancia de las banquinas en la seguridad vial. URL: http://revistavial.com/la-importancia-de-las-banquinas-en-la-seguridad-vial/

Ricklefs, R.E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 9: 1-48.

Ries, L. y Sisk, T.D. 2004. A predictive model of edge effects. *Ecology*, 85: 2917-2926.

Rimieri, P., Scheneiter, J.O. y Carrete, J.R. 2002. Pasturas cultivadas de la región pampeana húmeda. *Idia XXI. Revista de Información sobre Investigación y Desarrollo Agropecuario*, 2: 19-22.

Robinson, R.A., Hart, J.D., Holland, J.M. y Parrott, D. 2004. Habitat use by seed-eating birds: a scale-dependent approach. *Ibis*, 146: 87-98.

Robinson, R.A. y Sutherland, W.J. 1999. The winter distribution of seed-eating birds: habitat structure, seed density and seasonal depletion. *Ecography*, 22: 447-454.

Robinson, R.A. y Sutherland, W.J. 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology*, 39: 157-176.

Šálek, M., Hula, V., Kipson, M., Daňková, R., Niedobová, J. y Gamero, A. 2018. Bringing diversity back to agriculture: Smaller fields and non-crop elements enhance biodiversity in intensively managed arable farmlands. *Ecological Indicators*, 90: 65-73.

Santabárbara, J., Rubio, E. y Martínez, T. 2016. *Manual de análisis de supervivencia:* curvas de supervivencia y regresión de Cox. Prensas de la Universidad de Zaragoza, Zaragoza.

Schmidt, K.A. y Whelan, C. 1999. The relative impacts of nest predation and brood. Parasitism on seasonal fecundity in songbirds. *Conservation Biology*, 13: 46–57.

Schrag, A.M., Zaccagnini, M.E., Calamari, N., Canavelli, S. 2009. Climate and land-use influences on avifauna in central Argentina: broad-scale patterns and implications of agricultural conversion for biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 132: 135-142.

Scott, P.E., DeVault, T.L., Bajema, R.A. y Lima, S.L. 2002. Grassland vegetation and bird abundances on reclaimed Midwestern coal mines. *Wildlife Society Bulletin*, 30: 1006-1014.

Seiler, A. 2001. *Ecological effects of roads: a review*. Introductory Research Essay. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala.

Shaffer, T. L. 2004. A unified approach to analyzing nest success. *The Auk*, 121: 526-540. Sistema Integrado de Información Agropecuaria (2019) URL: http://www.siia.gov.ar/ Smith, M.D., Barbour, P.J., Burger, L.W. y Dinsmore, S.J. 2005. Density and diversity of overwintering birds in managed field borders in Mississippi. *The Wilson Bulletin*, 117: 258–269.

Smucker K.M., Hutto R.L. y Steele B.M. 2005. Changes in bird abundance after wildfire: importance of fire severity and time since fire. *Ecological Applications*, 15: 1535-1549.

Söderström B., Pärt T. y Rydén J. 1998. Different nest predator faunas and nest predation risk on ground and shrub nests at forest ecotones: an experiment and a review. *Oecologia*, 117: 108-118.

Soriano, O., León R.J.C., Sala O.E., Lavado R.S., Deregibus V.A., Cauhepé M.A., Scaglia O.A., Velázquez C.A. & Lemcoff J.H. 1991. Río de La Plata grassland. En: *Natural grasslands: introduction and Western Hemisphere*. Ed R.T. Coupland. pp. 367-407. Elsevier, Amsterdam.

Sosa, R.A. y Lopez de Casenave, J. 2017. Edge effect on bird nest predation in the fragmented caldén (*Prosopis caldenia*) forest of central Argentina: an experimental analysis. *Ecological Research*, 32: 129-134.

Spooner, P.G. 2015. Minor rural road networks: values, challenges, and opportunities for biodiversity conservation. *Nature Conservation*, 11: 129–14.

Sullivan, D. 2009. Google Earth Pro. EContent, 32(3): 16-18.

Svagelj, W.S., Mermoz, M.E. y Fernández, G.J. 2003. Effect of egg type on the estimation of nest predation in passerines. *Journal of Field Ornithology*, 74: 243-249.

Svagelj, W.S., Fernández, G.J., y Mermoz, M.E. 2009. Effects of nest-site characteristics and parental activity on cowbird parasitism and nest predation in Brown-and-yellow Marshbirds. *Journal of Field Ornithology*, 80: 9-18.

Szpeiner, A., M. Martínez-Ghersa y C. Ghersa. 2007. Agricultura pampeana, corredores biológicos y biodiversidad. *Ciencia Hoy*, 17: 38-43.

Tabachnick, B.G. y Fidel, L.S. 2007. *Using multivariate statistics*. Pearson, Boston.

Ter Braak, J.F. 1988. CANOCO – a FORTRAN program for canonical community ordination by partial detrended canonical correspondence analysis, principal component analysis and redundancy analysis (version 2.1). Agricultural Mathematics Group, Wageningen.

Tewksbury, J.J., Garner, L., Garner, S., Lloyd, J.D., Saab, V. y Martin, T.E. 2006. Tests of landscape influence: nest predation and brood parasitism in fragmented ecosystems. *Ecology*, 87: 759-768.

Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M. y Jeltsch, F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31: 79-92.

Thompson, F.R. y Burhans, D.E. 2004. Differences in predators of artificial and real songbird nests: evidence of bias in artificial nest studies. *Conservation Biology*, 18: 373-380.

Tricart, J. 1973. Geomorfología de la Pampa Deprimida: base para los estudios edafológicos y agronómicos. INTA, Buenos Aires.

Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batary, P. y Ewers, R.M. 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87: 661-685.

Vallecillo, S., Brotons, L. y Herrando, S. 2008. Assessing the response of open-habitat bird species to landscape changes in Mediterranean mosaics. *Biodiversity & Conservation*, 17: 103-119.

Verboom, B. y Huitema, H. 1997. The importance of linear landscape elements for the pipistrelle *Pipistrellus pipistrellus* and the serotine bat *Eptesicus serotinus*. *Landscape Ecology*, 12: 117-125.

Vervoorst, F.B. 1967. La vegetación de la República Argentina: VII. *Las comunidades* vegetales de la depresión del Salado (Provincia de Buenos Aires). INTA, Buenos Aires.

Vickery, J.A., Feber, R.E. y Fuller, R.J. 2009. Arable field margins managed for biodiversity conservation: a review of food resource provision for farmland birds. Agriculture, Ecosystems & Environment, 133: 1-13.

Vierling, K.T. 2000. Source and sink habitats of red-winged blackbirds in a rural/suburban landscape. *Ecological Applications*, 10: 1211-1218.

Viglizzo, E.F., Frank, F.C. y Carreño, L.V. 2011 Ecological and environmental footprint of 50 years of agricultural expansion in Argentina. *Global Change Biology*, 17: 959-973.

Volpedo, A.V., Yunes Nuñez, T. y Fernández Cirelli, A. 2005. El humedal mixohalino de Bahía Samborombón: conservación y perspectivas. En: *Humedales Fluviales de América del Sur. Hacia un manejo sustentable*. pp. 89-110. Eds. J. Peten y J. Cappato. Fundación Proteger, Entre Ríos.

Warner, R.E. 1994. Agricultural land use and grassland habitat in Illinois: future shock for midwestern birds? *Conservation Biology*, 8: 147-156.

Weidinger, K. 2002. Interactive effects of concealment, parental behaviour and predators on the survival of open passerine nests. *Journal of Animal Ecology*, 71: 424-437.

Weidman, T. y Litvaitis, J.A. 2011. Are small habitat patches useful for grassland bird conservation? *Northeastern Naturalist*, 18: 207-216.

Whittingham, M.J., Devereux, C.L., Evans, A.D. y Bradbury, R.B. 2006. Altering perceived predation risk and food availability: management prescriptions to benefit farmland birds on stubble fields. *Journal of Applied Ecology*, 43:640-650.

Whittingham, M.J. y Evans, K.L. 2004. The effects of habitat structure on predation risk of birds in agricultural landscapes. *Ibis*, 146: 210-220.

Wiens, J.A. 1989a. *The Ecology of bird communities. Vol. 1: Foundations and patterns*. Cambridge University Press, Cambridge.

Wiens, J.A. 1989b. *The Ecology of bird communities. Vol. 1: Foundations and patterns.*Vol. 2: Processes and variations. Cambridge University Press, Cambridge.

Wiens, J.A., Van Horne, B. y Rotenberry, J.T. 1987. Temporal and spatial variations in the behavior of shrubsteppe birds. *Oecologia*, 73: 60-70.

Wilson, J.D., Morris, A.J., Arroyo, B.E., Clark, S.C. y Bradbury, R.B. 1999. A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 75: 13-30.

Winter, M., Johnson, D.H. y Faaborg, J. 2000. Evidence for edge effects on multiple levels in tallgrass prairie. *The Condor*, 102: 256-266.

Wuczyński, A. 2016. Farmland bird diversity in contrasting agricultural landscapes of southwestern Poland. *Landscape & Urban Planning*, 148: 108-119.

Wuczyński, A., Kujawa, K., Dajdok, Z., & Grzesiak, W. 2011. Species richness and composition of bird communities in various field margins of Poland. *Agriculture*, *Ecosystems & Environment*, 141: 202-209.

Yahner, R.H. y Wright, A.L. 1985. Depredation on artificial ground nests: effects of edge and plot age. *The Journal of Wildlife Management*, 49: 508-513.

Zanette, L. y Jenkins, B. 2000. Nesting success and nest predators in forest fragments: a study using real and artificial nests. *The Auk*, 117: 445-454.

Zufiaurre, E., Codesido, M., Abba, A.M. y Bilenca, D. 2017. The role of stubble type and spilled seed biomass on the abundance of seed-eating birds in agroecosystems. *Ardeola*, 64: 31-48.

Zuria, I. y Gates, J.E. 2013. Community composition, species richness, and abundance of birds in field margins of central Mexico: local and landscape-scale effects. *Agroforestry Systems*, 87: 377-393.

Zuur, A., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A. y Smith, G.M. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R.* Springer Science & Business Media, Nueva York.

APÉNDICES

Apéndice III.I. Componentes principales que describieron la estructura de la vegetación de los bordes de caminos a escala local y de paisaje. Para cada componente principal (CP) se muestra la variabilidad explicada (%) entre paréntesis y las cargas de cada estructura de la vegetación.

Escala local

	Primavera		Invierno	
	CP 1 (26.3)	CP 2 (16.4)	CP 1 (24.4)	CP 2 (16.6)
Pasto bajo	-0.1	-0.75	-0.11	0.77
Pasto alto	0.59	0.06	0.58	-0.33
Dicotiledóneas	-0.14	0.48	-0.34	-0.26
Cortaderas	-0.05	0.11	0.01	0.27
Juncal	-0.53	-0.05	-0.47	-0.21
Totoral	-0.53	0.24	-0.45	-0.27
Árboles nativos	0.19	0.33	0.28	-0.15
Árboles exóticos	0.08	-0.11	0.13	0.02

Escala de paisaje

	Primavera		Invierno	
	CP 1 (27)	CP 2 (23.4)	CP 1 (28.3)	CP 2 (24.1)
Ganadería	0.75	0.18	0.66	-0.02
Cultivo	-0.09	-0.71	0.09	-0.52
Forestaciones	-0.05	0.07	-0.24	-0.55
Pastizal	-0.59	0.52	-0.68	0.21
Humedal	-0.21	-0.24	0.01	0.41
Bosque nativo	-0.16	-0.37	-0.14	-0.45

Apéndice IV.I. Especies que integran la comunidad de aves utilizando bordes de caminos en las distintas estaciones (primavera de 2015 y verano, otoño e invierno de 2016). Se muestran las estaciones en las que se registró a cada especie, y los ambientes que utilizan. P: primavera, V: verano, O: otoño, I: invierno. Aquellas especies que consumen mayoritariamente uno de los recursos alimenticios muestreados en los bordes se clasificaron como insectívoras de superficie (is), insectívoras aéreas (ia) y granívoras (g).

Orden, familia, especie	Estaciones	Pastizal	Humedal	Bosque
ACCIPITRIFORMES				
Accipitridae				
Circus buffoni	P, V, O, I	X	X	
Circus cinereus	O	X	X	
Elanus leucurus	P, O, I	X		X
Rupornis magnirostris	P, O, I			X
Rostrhamus sociabilis	P, V, O		X	
ANSERIFORMES				
Anatidae				
Anas flavirostris	P, I		X	
Anas georgica	I		X	
Spatula versicolor	P, I		X	
Callonetta leucophrys	P		X	
Dendrocygna viduata	P		X	
Netta peposaca	P		X	
Anhimidae				
Chauna torquata (g)	I		X	
APODIFORMES				
Trochilidae				
Chlorostilbon lucidus	P, V, O			X
CHARADRIIFORMES				
Charadriidae				
Vanellus chilensis (is)	P, V, O, I	X	X	
Laridae				
Chroicocephalus maculipennis	P, I		X	
Gelochelidon nilotica	I		X	
Recurvirostridae				
Himantopus mexicanus	P		X	

Apéndice IV.I. Continuación.

Orden, familia, especie	Estaciones	Pastizal	Humedal	Bosque
CICONIIFORMES				
Threskiornithidae				
Platalea ajaja	P		X	
COLUMBIFORMES				
Columbidae				
Columbina picui (g)	P, O, I			X
Patagioenas maculosa (g)	V, O	X		X
Patagioenas picazuro (g)	P, V, O, I	X	X	X
Zenaida auriculata (g)	P, V, O, I	X	X	X
CUCULIFORMES				
Cuculidae				
Coccyzus melacoryphus	I			X
Guira guira	P, V, O, I	X	X	X
FALCONIFORMES				
Falconidae				
Caracara plancus	P, V, O, I	X	X	X
Falco femoralis	O, I	X	X	X
Falco sparverius	O, I	X		X
Milvago chimango	P, V, O, I	X	X	X
GRUIFORMES				
Rallidae				
Aramides cajanea	V		X	
Fulica armillata	P, I		X	
Fulica leucoptera	P, O, I		X	
Fulica rufifrons	P, I		X	
Gallinula galeata	P		X	
Pardirallus sanguinolentus	P, O, I		X	
Porphyriops melanops	P, I		X	
PASSERIFORMES	7			
Emberizidae				
Ammodramus humeralis	O	X		
Zonotrichia capensis (g)	P, V, O, I	X	X	X
Fringillidae	-, ·, ·, -		••	
Spinus magellanicus (g)	P, V, O, I	X	X	X

Apéndice IV.I. Continuación.

Orden, familia, especie	Estaciones	Pastizal	Humedal	Bosque
Furnariidae				
Anumbius annumbi (is)	P, V, O, I	X		X
Certhiaxis cinnamomeus (is)	P, V, O		X	
Cinclodes fuscus (is)	O, I		X	
Limnoctites sulphuriferus (is)	P, V, O, I		X	
Furnarius rufus (is)	P, V, O, I	X	X	X
Leptasthenura platensis (is)	P, I			X
Limnornis curvirostris (is)	I		X	
Phleocryptes melanops (is)	P, V, O, I		X	
Phacellodomus striaticollis (is)	P, V, O, I	X		X
Spartonoica maluroides (is)	P, V, O	X		
Hirundinidae				
Hirundo rustica (ia)	P, V	X	X	
Progne chalybea (ia)	P	X		X
Progne elegans (ia)	O	X		X
Progne tapera (ia)	P	X		X
Tachycineta leucopyga (ia)	I			X
Tachycineta leucorrhoa (ia)	P, V	X		X
Icteridae				
Agelaioides badius	P, V, O, I	X		X
Agelasticus thilius (is)	P, V, O, I		X	
Amblyramphus holosericeus (is)	P, O, I		X	
Chrysomus ruficapillus	P, I		X	
Molothrus bonariensis	P, V, O, I	X	X	X
Molothrus rufoaxillaris	P, V, O, I	X		X
Pseudoleistes virescens (is)	P, V, O, I	X	X	
Sturnella superciliaris	P, V, O, I	X		
Mimidae				
Mimus patagonicus	O, I			X
Mimus saturninus	P, V, O, I	X		X
Mimus triurus	I	X		X
Motacillidae				
Anthus correndera (is)	P, V, O	X		
Anthus furcatus (is)	O	X		
Polioptilidae				
Polioptila dumicola (is)	P			X

Apéndice IV.I. Continuación.

Orden, familia, especie	Estaciones	Pastizal	Humedal	Bosque
Thraupidae				
Donacospiza albifrons (is)	P, V, O, I	X	X	
Embernagra platensis (g)	P, V, O, I	X	X	
Paroaria coronata	P, O	X		X
Pipraeidea bonariensis	P, V, O, I			X
Poospiza nigrorufa (g)	P, V, O, I		X	X
Sicalis flaveola (g)	P, V, O, I	X		X
Sicalis luteola (g)	P, V, O, I	X		
Sporophila caerulescens (g)	P, V	X		X
Troglodytidae				
Cistothorus platensis (is)	P, O	X		
Troglodytes aedon (is)	P, V, O, I	X	X	X
Turdidae				
Turdus rufiventris	P, O, I	X		X
Tyrannidae				
Hymenops perspicillatus (ia)	P, V, O, I	X	X	
Lessonia rufa (is)	O		X	
Machetornis rixosa (is)	P, O, I	X		X
Myiophobus fasciatus (ia)	P, I			X
Pitangus sulphuratus	P, V, O, I	X	X	X
Pseudocolopteryx flaviventris (ia)	P, V, O		X	
Pyrocephalus rubinus (ia)	P, V	X		X
Satrapa icterophrys (ia)	P, V, O, I		X	X
Serpophaga nigricans (ia)	P, V, O, I		X	
Serpophaga subcristata (ia)	P, V, O, I			X
Suiriri suiriri (ia)	P			X
Tachuris rubrigastra (ia)	P, O, I		X	
Tyrannus melancholicus (ia)	P, V, O	X		X
Tyrannus savana (ia)	P, V	X		X
PELECANIFORMES				
Ardeidae				
Ardea alba	P, V		X	
Butorides striata	O		X	
Egretta thula	V		X	
Syrigma sibilatrix	O		X	

Apéndice IV.I. Continuación.

Orden, familia, especie	Estaciones	Pastizal	Humedal	Bosque
Threskiornitidae				
Plegadis chihi	P, V, O, I		X	
PICIFORMES				
Picidae				
Colaptes campestris (is)	V, I	X		X
Colaptes melanochloros (is)	P, V, O, I			X
PODICIPEDIFORMES				
Podicipedidae				
Podilymbus podiceps	P		X	
Rollandia rolland	P, I		X	
PSITTACIFORMES				
Psittacidae				
Myiopsitta monachus	P, V, O, I	X		X
STRINGIFORMES				
Stringidae				
Athene cunicularia	P	X		
TINAMIFORMES				
Tinamidae				
Nothura maculosa	P, V, O, I	X		
Rhynchotus rufescens	P, V, I	X		

Apéndice IV.II. Componentes del análisis de correspondencia que describió los comportamientos realizados por las aves en bordes de caminos durante la temporada reproductiva. Para cada componente, se muestra la variabilidad explicada (%) entre paréntesis y el peso de los comportamientos.

	Componente 1 (70%)	Componente 2 (27%)
Refugio	0.26	0.08
Alimentación	0.66	-0.25
Interacción	-0.18	0.47
Reproducción	-0.38	-0.17

Apéndice IV.III. Componentes del análisis de correspondencia que describió los sustratos utilizados por las aves en bordes de caminos durante la temporada reproductiva. Para cada componente, se muestra la variabilidad explicada (%) entre paréntesis y el peso de los sustratos.

	Componente 1 (47%)	Componente 2 (22%)
Pasto Bajo	0.62	-0.38
Pasto Alto	0.25	0.18
Cortaderas	-0.12	0.76
Talar	0.35	-0.35
Humedal	-1.03	-0.22
Posaderos	0.34	0.03

Apéndice V.I. Modelos globales de los atributos comunitarios de la comunidad de aves en los bordes de caminos. DVL: diversidad de ambientes a escala local, JTL: juncal-totoral a escala local, ANL: árboles nativos a escala local, PAL: pasto alto a escala local, PBL: pasto bajo a escala local, BNP: bosque nativo a escala de paisaje, HUP: humedal a escala de paisaje, CUP: cultivos a escala de paisaje.

Atributo	Modelo global
Primavera	
Riqueza	DVL + BNP
Abundancia de especialistas pastizal	-
Abundancia de especialistas humedal	JTL + HUP + ANL
Abundancia de especialistas bosque	ANL + BNP + PAL + CUP
Invierno	
Riqueza	-
Abundancia de especialistas pastizal	ANL
Abundancia de especialistas humedal	JTL + ANL + PBL
Abundancia de especialistas bosque	ANL + BNP + PAL

Apéndice V.II. Especies detectadas utilizando los bordes de caminos en primavera (2016) e invierno (2017). Se muestran las frecuencias de cada especie en cada estación, y los ambientes que utilizan. P: pastizal, H: humedal, B: bosque. Aquellas especies que consumen mayoritariamente uno de los recursos alimenticios muestreados en los bordes se clasificaron como insectívoras de superficie (is), insectívoras aéreas (ia) y granívoras (g).

Orden, familia, especie	Frecuencia primavera	Frecuencia invierno	Ambiente
ACCIPITRIFORMES			
Accipitridae			
Circus buffoni	4.4	1.2	P-H
Elanus leucurus	1.1	6.4	P-B
Rupornis magnirostris	1.1	7.6	В
Rostrhamus sociabilis	11.1	-	Н
ANSERIFORMES			
Anatidae			
Anas cyanoptera	1.1	-	Н
Anas flavirostris	2.2	3.8	Н
Anas platalea	1.1	-	Н
Spatula versicolor	7.7	10.2	Н
Cygnus melancoryphus	1.1	1.2	Н
Dendrocygna viduata	1.1	-	Н
Netta peposaca	2.2	-	Н
APODIFORMES			
Trochilidae			
Chlorostilbon lucidus	4.4	-	В
CHARADRIIFORMES			
Charadriidae			
Vanellus chilensis (is)	4.4	5.1	P-H
Laridae			
Chroicocephalus maculipennis	6.6	1.2	Н
Recurvirostridae			
Himantopus mexicanus	1.1	-	Н
Scolopacidae			
Tringa melanoleuca	1.1	-	Н
CICONIIFORMES			
Ciconiidae			
Ciconia maguari	-	1.2	Н

Apéndice V.II. Continuación.

Orden, familia, especie	Frecuencia primavera	Frecuencia invierno	Ambiente
Threskiornithidae			
Platalea ajaja	1.1	-	Н
COLUMBIFORMES			
Columbidae			
Leptotila verreauxi (g)	1.1	-	В
Columbina picui (g)	5.5	7.6	В
Patagioenas maculosa (g)	-	1.2	P-B
Patagioenas picazuro (g)	6.6	5.1	Todos
Zenaida auriculata (g)	40	28.2	Todos
CUCULIFORMES			
Cuculidae			
Coccyzus melacoryphus	-	1.2	В
Guira guira	17.7	6.4	Todos
FALCONIFORMES			
Falconidae			
Caracara plancus	7.7	10.2	Todos
Falco femoralis	-	2.5	Todos
Falco sparverius	-	2.5	P-B
Milvago chimango	23.3	24.3	Todos
GRUIFORMES			
Aramidae			
Aramus guarauna	1.1	-	Н
Rallidae			
Fulica armillata	2.2	1.2	Н
Fulica leucoptera	4.4	8.9	Н
Fulica rufifrons	6.6	8.9	Н
Gallinula galeata	3.3	-	Н
Pardirallus sanguinolentus	10	11.5	Н
Porphyriops melanops	3.3	3.8	Н
PASSERIFORMES			
Emberizidae			
Zonotrichia capensis (g)	100	75.6	Todos
Fringillidae			
Spinus magellanicus (g)	8.8	24.3	Todos

Apéndice V.II. Continuación.

Orden, familia, especie	Frecuencia primavera	Frecuencia invierno	Ambiente
Furnariidae			
Anumbius annumbi (is)	16.6	20.5	P-B
Certhiaxis cinnamomeus (is)	1.1	3.8	H
Cinclodes fuscus (is)	-	28.2	H
Limnoctites sulphuriferus (is)	14.4	26.9	H
Furnarius rufus (is)	35.5	38.4	Todos
Leptasthenura platensis (is)	3.3	-	В
Phleocryptes melanops (is)	27.7	33.3	H
Phacellodomus striaticollis (is)	34.4	33.3	P-B
Spartonoica maluroides (is)	3.3	1.2	P
Hirundinidae			
Hirundo rustica (ia)	46.6	-	P-H
Progne tapera (ia)	5.5	-	P-B
Tachycineta leucopyga (ia)	-	3.8	В
Tachycineta leucorrhoa (ia)	35.5	1.2	P-B
Icteridae			
Agelaioides badius	28.8	24.3	P-B
Agelasticus thilius (is)	53.3	51.2	H
Amblyramphus holosericeus (is)	4.4	7.6	H
Chrysomus ruficapillus	1.1	-	H
Molothrus bonariensis	72.2	16.6	Todos
Molothrus rufoaxillaris	13.3	7.6	P-B
Pseudoleistes virescens (is)	64.4	56.4	P-H
Sturnella superciliaris	3.3	-	P
Mimidae			
Mimus saturninus	31.1	24.3	P-B
Motacillidae			
Anthus correndera (is)	1.1	-	P
Polioptilidae			
Polioptila dumicola (is)	5.5	8.9	В

Apéndice V.II. Continuación.

Orden, familia, especie	Frecuencia primavera	Frecuencia invierno	Ambiente
Thraupidae			
Donacospiza albifrons (is)	1.1	2.5	P-H
Embernagra platensis (g)	62.2	65.3	P-H
Paroaria coronata	1.1	1.2	P-B
Pipraeidea bonariensis	6.6	3.8	В
Poospiza nigrorufa (g)	51.1	28.2	H-B
Sicalis flaveola (g)	16.6	17.9	P
Sicalis luteola (g)	97.7	25.6	P
Sporophila caerulescens (g)	4.4	-	P-B
Troglodytidae			
Cistothorus platensis (is)	1.1	1.2	P
Troglodytes aedon (is)	42.2	43.5	Todos
Turdidae			
Turdus rufiventris	12.2	2.5	P-B
Tyrannidae			
Elaenia parvirostris (ia)	1.1	-	В
Hymenops perspicillatus (ia)	66.6	46.1	P-H
Machetornis rixosa (is)	2.2	3.8	P-B
Myiophobus fasciatus (ia)	3.3	-	В
Pitangus sulphuratus	52.2	65.3	Todos
Pseudocolopteryx flaviventris (ia)	54.4	-	Н
Pyrocephalus rubinus (ia)	20	-	P-B
Satrapa icterophrys (ia)	10	10.2	H-B
Serpophaga nigricans (ia)	5.5	15.3	Н
Serpophaga subcristata (ia)	8.8	3.8	В
Suiriri suiriri (ia)	1.1	1.2	В
Tachuris rubrigastra (ia)	5.5	8.9	Н
Tyrannus melancholicus (ia)	17.7	1.2	P-B
Tyrannus savana (ia)	43.3	-	P-B
PELECANIFORMES			
Ardeidae			
Ardea alba	2.2	-	Н
Ixobrychus involucris	1.1	1.2	Н

Apéndice V.II. Continuación.

Orden, familia, especie	Frecuencia primavera	Frecuencia invierno	Ambiente
Threskiornitidae			
Phimosus infuscatus	1.1	-	H
Plegadis chií	3.3	-	H
PICIFORMES			
Picidae			
Colaptes campestris (is)	-	1.2	P-B
Colaptes melanochloros (is)	3.3	7.6	В
PODICIPEDIFORMES			
Podicipedidae			
Podilymbus podiceps	-	1.2	H
Rollandia rolland	1.1	1.2	Н
PSITTACIFORMES			
Psittacidae			
Myiopsitta monachus	14.4	12.8	P-B
STRINGIFORMES			
Stringidae			
Athene cunicularia	1.1	-	P
TINAMIFORMES			
Tinamidae			
Nothura maculosa	10	3.8	P
Rhynchotus rufescens	21.1	5.1	P

Apéndice V.III. Componentes del análisis de redundancia. Se muestran los autovalores, la proporción de variabilidad explicada (restringida) y la proporción de variabilidad total (no restringida) de los primeros dos componentes, como también su significancia.

	Primavera		Invierno	
	Componente 1	Componente 2	Componente 1	Componente 2
Autovalor	0.046	0.021	0.052	0.025
Variabilidad explicada (%)	50.8	22.9	43.8	21.1
Variabilidad total (%)	11.3	5.1	8	4
Estadístico F	11.4***	5.16***	6.9***	3.4***

^{***} p < 0.001

Apéndice V.IV. Abreviaciones de los nombres de las especies que integran la comunidad de aves presente en los bordes de caminos.

Abreviación	Nombre científico	Abreviación	Nombre científico
agba	Agelaioides badius	pibo	Pipraeidea bonariensis
agth	Agelasticus thilius	podu	Polioptila dumicola
amho	Amblyramphus holosericeus	poni	Poospiza nigrorufa
anan	Anumbius annumbi	prta	Progne tapera
anve	Spatula versicolor	psfl	Pseudocolopteryx flaviventris
capl	Caracara plancus	psvi	Pseudoleistes virescens
cifu	Cinclodes fuscus	pyru	Pyrocephalus rubinus
come	Colaptes melanochloros	rhru	Rhynchotus rufescens
copi	Columbina picui	roso	Rostrhamus sociabilis
crsu	Limnoctites sulphuriferus	ruma	Rupornis magnirostris
empl	Embernagra platensis	saic	Satrapa icterophrys
flru	Fulica rufifrons	seni	Serpophaga nigricans
fule	Fulica leucoptera	sesu	Serpophaga subcristata
furu	Furnarius rufus	sifl	Sicalis flaveola
gugu	Guira guira	silu	Sicalis luteola
hiru	Hirundo rustica	spma	Spinus magellanicus
hype	Hymenops perspicillatus	spml	Spartonoica maluroides
mich	Milvago chimango	tale	Tachycineta leucorrhoa
misa	Mimus saturninus	taru	Tachuris rubrigastra
mobo	Molothrus bonariensis	trae	Troglodytes aedon
moru	Molothrus rufoaxillaris	turu	Turdus rufiventris
mymo	Myiopsitta monachus	tyme	Tyrannus melancholicus
papi	Patagioenas picazuro	tysa	Tyrannus savana
pasa	Pardirallus sanguinolentus	zeau	Zenaida auriculata
phme	Phleocryptes melanops	zoca	Zonotrichia capensis
phst	Phacellodomus striaticollis		