

## DEPREDADORES DE NIDOS EN PASTIZALES DEL PARQUE PROVINCIAL ERNESTO TORNQUIST (PROVINCIA DE BUENOS AIRES, ARGENTINA): IMPORTANCIA RELATIVA BAJO DISTINTAS INTENSIDADES DE PASTOREO

NATALIA COZZANI<sup>1,2</sup> Y SERGIO M. ZALBA<sup>1</sup>

<sup>1</sup> GEKKO, Grupo de Estudios en Conservación y Manejo, Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional del Sur. San Juan 670, 8000 Bahía Blanca, Buenos Aires, Argentina.

<sup>2</sup> ncozzani@uns.edu.ar

**RESUMEN.**— Los ambientes de pastizal están expuestos a un proceso de acelerada reducción, debido principalmente al avance de la agricultura, la ganadería y la urbanización, que ha llevado a la declinación de numerosas especies de aves. El Parque Provincial Ernesto Tornquist (provincia de Buenos Aires, Argentina) alberga una población de caballos cimarrones cuyo pastoreo modifica la estructura y composición de la vegetación. Durante tres temporadas reproductivas se identificaron los grupos de depredadores de nidos asociados a diferentes situaciones de pastoreo. Se realizaron ensayos de depredación de nidos artificiales utilizando huevos de Codorniz o de plastilina para simular puestas de aves de pastizal. Los restos de los huevos fueron comparados con una colección de referencia para poder atribuir su consumo a distintos grupos de depredadores. De un total de 612 nidos colocados durante los tres años, el 27.5% fracasó. Las causas del fracaso fueron, en orden decreciente de importancia, la desaparición de los huevos, la depredación por macromamíferos, por micromamíferos, por aves, el pisoteo del ganado, el consumo por depredadores no identificados y la depredación por ofidios. El ensamble de depredadores sería diferente en las distintas condiciones de intensidad de pastoreo, lo que generaría un efecto diferencial sobre el éxito de cría de las aves.

**PALABRAS CLAVE:** *aves de pastizal, conservación, depredación, nidos artificiales.*

**ABSTRACT.** NEST PREDATORS IN GRASSLANDS AT ERNESTO TORNQUIST PROVINCIAL PARK (BUENOS AIRES PROVINCE, ARGENTINA): THEIR RELATIVE IMPORTANCE UNDER DIFFERENT GRAZING INTENSITIES.— Natural grasslands are facing a rapid reduction, mainly due to the advance of agriculture, cattle ranching and urbanization, and this has led to the decline of many bird species. Ernesto Tornquist Provincial Park (Buenos Aires Province, Argentina) holds a population of feral horses responsible of an intense grazing pressure resulting in changes in the structure and composition of plant communities. During three breeding seasons we identified groups of nest predators associated to different grazing situations. We carried out artificial nest experiments using both Quail and plasticine eggs simulating clutches of grassland birds. Egg remains were compared with a reference collection in order to determine the group of predators that consumed them. From a total of 612 eggs used during the three years, 27.5% failed. In order of importance, nest failures were due to missing eggs, predation by large mammals, predation by small mammals, predation by birds, cattle trampling, consumption by unidentified predators, and predation by snakes. Predator assemblages would be different under different grazing pressure conditions, resulting in a differential effect on bird breeding success.

**KEY WORDS:** *artificial nests, conservation, grassland birds, predation.*

Recibido 19 septiembre 2011, aceptado 27 mayo 2012

Los ecosistemas de pastizal se encuentran intensamente transformados a lo largo de toda su distribución geográfica debido a los cambios en el uso de la tierra, principalmente para la agricultura y ganadería, resultando su situación a nivel mundial muy preocupante (Vickery et al. 1999). Muchas especies de aves

de pastizal han disminuido sus poblaciones o su distribución tanto en Europa como en América del Norte y en el sur de América del Sur (Vickery et al. 1999, Murphy 2003, Gabelli et al. 2004, Batáry et al. 2007). En Argentina hay 24 especies de aves de pastizal amenazadas, entre ellas algunas migratorias que pa-

san el invierno austral en América del Norte (Di Giacomo 2005).

Diversos autores proponen que gran parte de la declinación poblacional que han sufrido las especies de aves neotropicales se debe a la pérdida y fragmentación del hábitat original (Vickery et al. 1999, Askins et al. 2007), y la depredación de nidos parece ser una de las causas próximas de declinación más importantes asociada a estos cambios en el ambiente (Ricklefs 1969, Martin 1993, Vander Haegen et al. 2002). En particular, el pastoreo modifica la estructura de la vegetación, condicionando la selección de hábitats, la abundancia y la distribución de las aves de pastizal (Bowles 1993). A su vez, la depredación de nidos sería más intensa en los bordes de los fragmentos de vegetación natural (Gates y Gysel 1978) y en áreas perturbadas con respecto a zonas protegidas (Borges y Marini 2010), pudiendo esta situación explicar la disminución de aves que crían en paisajes fragmentados (Chalfoun et al. 2002).

La identidad de los depredadores (particularmente de aquellos que utilizan la zona de borde) y su capacidad de movimiento dentro de los parches resultan determinantes para la intensidad de su efecto sobre el éxito de cría de las aves silvestres (Andrén 1992, Chalfoun et al. 2002). Los depredadores de nidos varían entre hábitats y cada especie de depredador puede ser más o menos importante dependiendo del ambiente donde se encuentre (Donovan et al. 1997). En los pastizales del sudoeste de la provincia de Buenos Aires, en Argentina, se encuentran importantes depredadores mamíferos como el zorro gris (*Lycalopex gymnocercus*), el zorrino común (*Conepatus chinga*) y el peludo (*Chaetophractus villosus*), así como también una variedad de ofidios y aves capaces de depredar tanto huevos como pichones. El objetivo de este trabajo fue identificar los grupos de depredadores responsables de la depredación de nidos en el Parque Provincial Ernesto Tornquist, analizando su importancia relativa bajo distintas intensidades de pastoreo. Para ello se realizaron ensayos con nidos artificiales, los cuales se enfrentan a una serie de críticas (Paton 1994, Haskell 1995, Zanette 2002). Sin embargo, constituyen una herramienta práctica y económica para identificar depredadores, siempre que su análisis y resultados sean tomados con precaución (Ortega et al. 1998, Wilson et al. 1998, Githiru et al. 2005).

## MÉTODOS

### Área de estudio

Los muestreos se desarrollaron en el Parque Provincial Ernesto Tornquist, ubicado en el sistema de Ventania, al sudoeste de la provincia de Buenos Aires ( $38^{\circ}00'-38^{\circ}07'S$ ,  $61^{\circ}52'-62^{\circ}03'O$ ; Fig. 1). El parque abarca unas 6700 ha en el Distrito Pampeano Austral de la Provincia Fitogeográfica Pampeana (Cabrera 1976). El clima es templado, con una temperatura promedio anual de  $14^{\circ}C$  y una precipitación promedio anual de 800 mm (Burgos 1968). El área protegida conserva uno de los últimos relictos de pastizales naturales del bioma pampeano. El Parque Tornquist es un mosaico de pastizales con diferentes intensidades de pastoreo atravesados por arroyos de caudal variable a los que se asocian pajonales de paja colorada (*Paspalum quadrifarium*). Entre los pastizales se distribuyen también pequeños

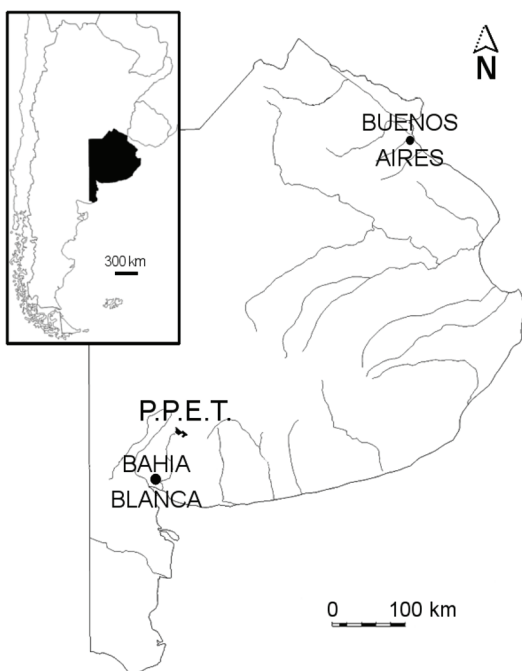


Figura 1. Ubicación del Parque Provincial Ernesto Tornquist (P.P.E.T.) en la provincia de Buenos Aires, Argentina.

bosques de especies leñosas exóticas como pinos y eucaliptos. El pastoreo en el parque está dado principalmente por caballos cimarrones que fueron introducidos en 1942 (Scorolli y López Cazorla 2010). Su presencia modifica la estructura y composición vegetal, aumentando la densidad de arbustos y la cobertura de suelo desnudo y favoreciendo la dispersión de especies exóticas (Loydi y Zalba 2009, Loydi et al. 2010, de Villalobos y Zalba 2010).

Los muestreos comprendieron dos áreas de pastizales en buen estado de conservación (Clausura y La Toma), áreas de pastoreo moderado y áreas de pastoreo intensivo. Las muestras de Clausura y pastoreo moderado corresponden a los años 2005, 2006 y 2007, y el resto solo a las temporadas 2006 y 2007. En la última temporada se realizaron también ensayos en bordes de arroyos, incluyendo áreas de pajonal y áreas adyacentes intensamente pastoreadas. El área denominada Clausura abarca unas 20 ha que permanecieron libres de caballos cimarrones desde 1996. Este cuadro está dominado por flechillas (*Stipa* spp. y *Piptochaetium* spp.) y se encuentra atravesado por dos arroyos con pajonales de paja colorada. En 2006 se iniciaron tareas para retirar a los caballos del parque; en ese momento este sector fue abierto al pastoreo con la finalidad de atraer a todos los animales, lo que produjo que el área estuviera sometida a herbivoría. Dentro del área de La Toma (aproximadamente 23 ha) se realizaron ensayos en dos sectores. Esta área contiene un flechillar denso con escaso suelo desnudo dominado por especies de los géneros *Stipa* y *Piptochaetium*, con arbustos dispersos. El campo vecino, ubicado fuera del parque, tiene un pastoreo intensivo, resultando muy marcado el contraste entre ambas zonas. El área de pastoreo moderado, de alrededor de 23 ha, posee una baja densidad de caballos y está dominada por gramíneas cespitosas. El área de pastoreo intensivo (aproximadamente 90 ha) abarca la mayor parte del área de estudio y muestra una mayor densidad de arbustos en una matriz vegetal muy baja, que no suele superar los 15 cm de altura. Los bordes de arroyos se encuentran en ambientes de pastoreo intensivo, acompañados por densos pajonales de paja colorada, siendo notable el contraste entre la altura de las matas de esta especie en los márgenes de los arroyos y la de las matas de las gramíneas pastoreadas adyacentes.

### Depredación de nidos

Durante tres temporadas reproductivas (octubre a diciembre de 2005, 2006 y 2007) se dispusieron 50 transectas de 90 m de longitud cada una en las áreas descriptas anteriormente (Clausura, La Toma, pastoreo moderado y pastoreo intensivo). A lo largo de cada transecta se ubicaron ocho huevos de Codorniz (*Coturnix japonica*) y dos de plastilina, espaciados cada 10 m, estando los huevos de plastilina en las posiciones número 2 y 8 desde el inicio y los de codorniz en el resto. En 2007 se dispusieron también 18 transectas de 60 m, cada una de ellas con seis huevos de Codorniz y uno de plastilina (en la posición número 2), en las áreas de pajonal en bordes de arroyos. De estas 18 transectas, 2 coincidían con el área de pastoreo intensivo, por lo que los cálculos se realizaron sobre una base de 16 transectas. Durante las tres temporadas reproductivas se colocó un total de 90 huevos en el área de Clausura, 240 en los dos sectores de La Toma, 90 en el área de pastoreo moderado, 80 en dos sectores del área de pastoreo intensivo y 112 en bordes de arroyos.

Los huevos se manipularon con guantes de látex y se dispusieron debajo de matas o de arbustos, imitando puestas de nidos de aves de pastizal. Los huevos de Codorniz han sido utilizados en ensayos con nidos artificiales en la zona de muestreo por considerarlos buenos modelos para reflejar lo que sucede con las aves de pastizal (Zalba y Cozzani 2004). Los huevos de plastilina se utilizaron para detectar las marcas de posibles depredadores y se moldearon utilizando guantes de látex para no impregnarlos con olores que pudieran modificar el comportamiento de los depredadores. Para simular el color de los huevos de aves que nidifican en el suelo se utilizó plastilina de color crema y marrón que fueron mezcladas para conseguir una coloración marmolada.

Las transectas se recorrían cada 3–4 días, registrando el número de huevos rotos o removidos, hasta totalizar unos 15 días, que es aproximadamente el tiempo de incubación en nidos de aves de pastizal (de la Peña 2005, Cozzani et al. 2009). Se consideró que un nido había sido depredado cuando se hallaron restos de huevos de Codorniz, marcas en los huevos de plastilina o cuando el huevo estaba ausente. Los nidos fracasados se refieren a los depredados por organismos conocidos (macro-

Tabla 1. Porcentaje promedio ( $\pm$  DE) de nidos artificiales fracasados en las distintas áreas del Parque Provincial Ernesto Tornquist (provincia de Buenos Aires, Argentina) y porcentaje relativo de esos nidos correspondientes a las distintas causas de fracaso.

	Nidos fracasados	n	Causa de fracaso						
			Macro mamíferos	Micro mamíferos	Aves	Ofidios	No identificados	Ausente	Pisoteo
Clausura	19.67 $\pm$ 8.96	90	11.11	26.19	30.95	0	5.56	5.56	20.63
La Toma	23.33 $\pm$ 7.07	240	6.39	39.17	3.13	1.67	5.00	44.65	0
Pastoreo moderado	57.00 $\pm$ 41.07	90	42.71	21.11	0	0	0	36.18	0
Pastoreo intensivo	25.00 $\pm$ 9.13	80	25.30	12.50	23.81	0	0	23.81	14.58
Bordes de arroyos	12.70 $\pm$ 11.13	112	18.75	18.75	12.51	0	12.51	24.96	12.51
Total	27.45	612	25.60	19.64	7.14	0.60	3.57	38.10	5.36

mamíferos, micromamíferos, aves, ofidios) o no conocidos (depredadores no identificados o huevos ausentes) y los pisoteados. Se realizó un Análisis de Varianza comparando la tasa de nidos fracasados en los tres años de estudio.

Los huevos de plastilina y los restos de cáscara se colectaron para comparar las marcas dejadas por los depredadores con una colección de referencia. Dicha colección consistió en fotografías de los restos de cáscara de huevos de Codorniz ofrecidos a individuos mantenidos en cautiverio en el Zoológico Municipal de Bahía Blanca. Se seleccionaron las especies cuya distribución natural abarca el Parque Tornquist, como el zorro gris, el zorrino común, el hurón menor (*Galictis cuja*) y aves rapaces como el Chimango (*Milvago chimango*) y el Carancho (*Polyborus plancus*). La colección de referencia se completó con restos de huevos de Codorniz ofrecidos a peludos criados en el Bioterio del Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia de la Universidad Nacional del Sur y con huevos de plastilina marcados por los investigadores utilizando cráneos de mamíferos.

Se comparó la importancia relativa de los distintos grupos de depredadores en las distintas áreas y años mediante un Análisis de Componentes Principales (Legendre y Legendre 1998). El análisis fue realizado a partir de los porcentajes de nidos fracasados en las dis-

tintas áreas en cada uno de los años de estudio correspondientes a cada una de las distintas causas de fracaso. Los valores se transformaron (arcoseno de la raíz cuadrada del valor original en porcentaje) para cumplir con el supuesto de homogeneidad de varianza. Para el análisis se excluyó la depredación por ofidios porque ésta se registró en un escaso número de muestras.

## RESULTADOS

El 27.45% del total de 612 huevos (de Codorniz y de plastilina) colocados en las distintas áreas fracasó por diferentes motivos (Tabla 1). En 2005 el promedio ( $\pm$  DE) de la tasa de depredación total fue de  $50.00 \pm 50.11\%$ , en 2006 fue de  $31.38 \pm 22.54\%$  y en 2007 de  $21.32 \pm 9.08\%$ . Estas diferencias no resultaron estadísticamente significativas ( $F = 3.88$ ,  $P = 0.28$ ).

El análisis de las marcas en los huevos de plastilina y de los restos de cáscara de huevo permitió agrupar a los posibles depredadores en cinco categorías: macromamíferos, micromamíferos, aves, ofidios y depredadores no identificados. En ocasiones la rotura se atribuyó a causas distintas de la depredación, como el pisoteo. Los huevos no hallados se clasificaron como ausentes. Se definieron, por lo tanto, siete causas de fracaso. Algunas que merecen aclaración se detallan a continuación.



**Depredación por macromamíferos.**— Los huevos de Codorniz o plastilina se consideraron depredados por macromamíferos cuando tenían señales de mordidas de tamaño mediano a grande. Los de Codorniz, en general, se hallaban “limpios” por haber sido lamidos (Figs. 2A y 2B). Los de plastilina presentaban marcas de molares y profundas mordidas (Figs. 2C y 2D). Las principales especies involucradas incluyen el zorro gris, el gato montés (*Oncifelis geoffroyi*), el zorrino común, el hurón menor, el peludo y la mulita pampeana (*Dasypus hybridus*).

**Depredación por micromamíferos.**— Los huevos de plastilina presentaban marcas de incisivos y huellas de uñas pequeñas (Figs. 2E y 2F). En los de Codorniz no se detectó un patrón que respondiera a la depredación por micromamíferos. Entre los posibles depredadores se encuentran el cuis común (*Galea musteloides*) y el colicorto pampeano (*Monodelphis dimidiata*).

**Depredación por aves.**— Los huevos de Codorniz tenían un agujero a causa de la picadura, en general con gran parte del contenido del huevo adentro o derramado en el suelo (Fig. 2G). Las especies capaces de depredar huevos en el Parque Tornquist incluyen al Chimango, el Carancho y el Tero Común (*Vanellus chilensis*). No se hallaron huevos de plastilina con señales de intentos de depredación por aves.

**Depredación por ofidios.**— Los huevos de plastilina presentaban marcas separadas por distancias de 0.95–1.55 cm (Fig. 2H), en concordancia con los colmillos de víboras y culebras de la zona. Las culebras que podrían depredar nidos en el Parque Tornquist son, principalmente, la culebra ratonera (*Philodryas patagoniensis*), la culebra verde y negra (*Liophis poecilogyrus*) y la culebra elegante (*Liophis elegantissimus*). Entre las víboras, la yarará grande o víbora de la cruz (*Bothrops alternatus*).

La depredación por aves fue más frecuente en el área de Clausura, donde la importancia relativa de los macromamíferos fue mucho menor (Tabla 1). En La Toma, la mayor depredación se atribuyó a los micromamíferos, con altos porcentajes de huevos ausentes (posiblemente debido a la acción de la yarará grande, que fue observada allí durante los muestreos). En contraste, en el área de pastoreo moderado predominaron los macromamíferos, aunque también se registró una gran cantidad de huevos ausentes. Los huevos artificiales ubicados en las áreas de pastoreo intensivo sufrieron depredación de todos los grupos en proporciones aproximadamente similares. En los bordes de arroyos la depredación fue en general menor, predominando los huevos ausentes, los depredados por macromamíferos y micromamíferos.

El Análisis de Componentes Principales desarrollado a partir de los porcentajes de nidos

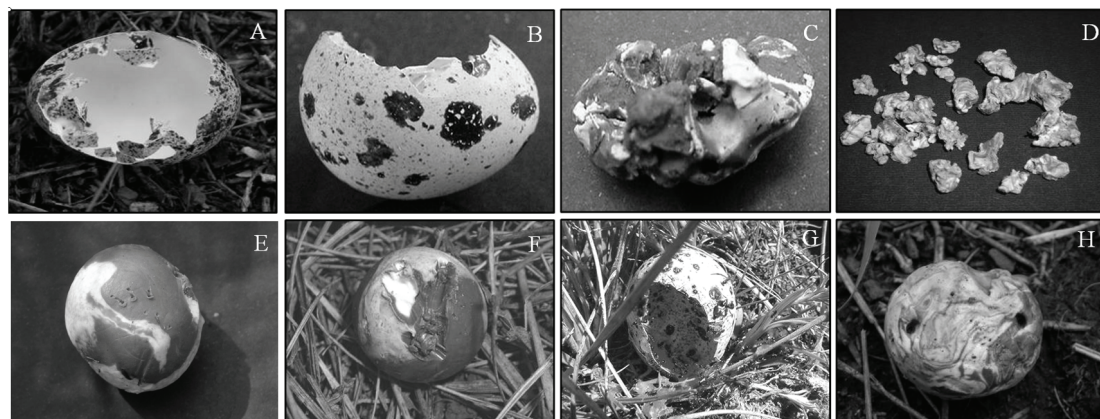


Figura 2. Ejemplos de huevos de Codorniz y de plastilina depredados por distintos tipos de organismos. (A, B) Huevos de Codorniz depredados por macromamíferos, mostrando la marca de la mordedura en forma de herradura. (C, D) Huevos de plastilina depredados por macromamíferos, con marcas de molares (C) y caninos (D). (E, F) Huevos de plastilina con marcas de uñas (E) e incisivos (F) de micromamíferos. (G) Huevo de Codorniz depredado por aves, mostrando un agujero y parte del contenido del huevo en su interior o derramado. (H) Huevo de plastilina marcado por ofidios.

artificiales fracasados atribuidos a las distintas causas se presenta en la figura 3. El primer componente principal explicó un 27% de la varianza total, mientras que el segundo explicó un 26%. El primer componente separó las transectas con altos valores de depredación por macromamíferos y con huevos ausentes, que estuvieron asociadas a la zona de pastoreo moderado durante 2005 y 2006. Las transectas del área de Clausura se diferenciaron principalmente en el segundo componente, asociadas a altos porcentajes de depredación por aves. Las transectas de La Toma tuvieron una dispersión mayor, aunque algunas se relacionaron con la depredación por micromamíferos y con los depredadores no identificados. Más del 70% de las transectas del área de pastoreo intensivo se asociaron negativamente a la depredación por micromamíferos, y una única muestra de esa área presentó una fuerte asociación con la depredación por aves. Las transectas de las áreas de pajonal en bordes de arroyos se relacionaron débilmente con la depredación por micromamíferos y por depredadores no identificados. Finalmente, el área intensamente pastoreada adyacente a los arroyos se asoció con los nidos pisoteados y depredados por aves.

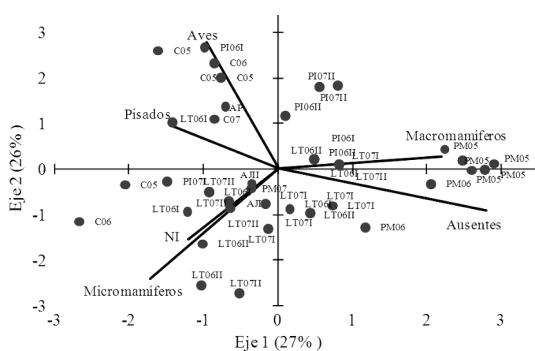


Figura 3. Análisis de Componentes Principales realizado a partir de los porcentajes de nidos artificiales fracasados en las distintas áreas del Parque Provincial Ernesto Tornquist (provincia de Buenos Aires, Argentina) en cada uno de los años de estudio (2005, 2006 y 2007) correspondientes a cada una de las distintas causas de fracaso. NI: depredadores no identificados, C: Clausura, LT: La Toma, PM: pastoreo moderado, PI: pastoreo intensivo, AJ: áreas de pajonal en bordes de arroyos, AP: área intensamente pastoreada adyacente a bordes de arroyos. I y II se refieren a distintos sectores dentro de una misma área.

## DISCUSIÓN

Este trabajo constituye un aporte para la identificación de los depredadores responsables de la reducción del éxito reproductivo de las aves de pastizal pampeano y su relación con la herbivoría, una de las principales fuerzas estructuradoras de estos ambientes. El ensamble de depredadores está influido de manera directa por las características de los ambientes de pastizal (Nack 2002) y las áreas con mayor diversidad de depredadores que actúen sobre nidos construidos en distintos microhábitats ofrecerán menos sitios seguros donde nidificar (Dion et al. 2000). La identificación de los depredadores de nidos, particularmente de aquellos que afectan especies de aves cuya conservación está comprometida, permitiría diseñar estrategias de manejo apropiadas para cada caso (Carter et al. 2007).

Es importante notar que el uso de huevos de Codorniz o de plastilina para simular la depredación de nidos naturales ha sido criticado (Paton 1994, Haskell 1995, Zanette 2002). Algunos autores sostienen que las tasas de depredación de nidos artificiales difieren de las de nidos reales (Major y Kendal 1996, Davison y Bollinger 2000, Robinson et al. 2005). Berry y Lill (2003) postulan que la probabilidad de que los nidos sean depredados depende de los depredadores involucrados y señalan que la ubicación del nido artificial puede resultar clave, coincidiendo con Mezquida y Marone (2003). Wilson et al. (1998) opinan que los huevos de Codorniz resultan más atractivos para los depredadores, que además se ven favorecidos por la falta de defensa del nido. Como contrapartida, es posible que los adultos alerten involuntariamente a los depredadores sobre la presencia de huevos o pichones en los nidos naturales, exponiéndolos más (Mullin y Cooper 1998). Además, los nidos naturales serían detectados más fácilmente que los artificiales debido al olor de las aves (Martin 1987). Por otra parte, los animales que depredan nidos artificiales pueden ser distintos a los que depredan huevos de nidos naturales o, al menos, la importancia relativa de las distintas especies de depredadores podría variar de acuerdo al tipo de nido (Thompson y Burhans 2004). El efecto diferencial de los depredadores puede variar de acuerdo con el tipo de huevo que se utiliza en los experimentos (Martin y Li 1992, Yahner

y Mahan 1996, Svalgeli et al. 2003). Los huevos de Codorniz usados en este trabajo tienen un tamaño intermedio dentro del rango de variación del tamaño de los huevos de las aves de pastizal (mayores que los de los passeriformes pero menores que los de los tinámidos). Aun así, los nidos artificiales presentan ventajas para detectar patrones generales cuando las muestras de nidos naturales son escasas (Donovan et al. 1997), especialmente en el caso de aves que nidifican en matas o en el suelo, cuyos nidos resultan difíciles de hallar (Willebrand y Marcström 1988). De este modo, se consigue manejar un número grande de nidos y controlar su ubicación y distribución para poner a prueba hipótesis acerca de las causas asociadas a su éxito o fracaso (Moore y Robinson 2004).

El uso de los restos del huevo como indicador de la identidad de los depredadores también debe ser tomado con cautela (Marini y Melo 1998), particularmente cuando se intenta definir la identidad a nivel específico. Comparando los restos de huevos depredados con la evidencia aportada por cámaras que identifican de manera inequívoca al depredador responsable, Hernandez et al. (1997) encontraron una gran variabilidad en las características de los restos dejados por una misma especie de depredador y, a la vez, gran similitud entre especies diferentes de depredadores dentro de un mismo grupo (macromamíferos y aves en su estudio). En este trabajo esta incertidumbre se reduce al utilizar categorías amplias de depredadores y por la utilización de la colección de referencia, que permite clasificar con un nivel de confianza relativamente alto a una proporción importante de los eventos de depredación.

Los resultados del trabajo muestran que distintos grupos de depredadores podrían actuar de manera diferencial sobre huevos de plastilina o de Codorniz. Como los niveles de depredación variarían de acuerdo al huevo empleado, los resultados deberían ser tomados con cautela. Además, ningún modelo de huevo permitió identificar a todos los grupos de depredadores, por lo que se recomienda, a futuro, utilizar un huevo de cada tipo por nido para aumentar las probabilidades de hallar marcas de todos ellos.

La mayoría de los huevos que pudieron ser asignados a algún tipo de depredador fueron consumidos por macromamíferos. En este

trabajo no se pudo determinar qué especies son las que más utilizan este recurso como alimento; sin embargo, estudios de la densidad de carnívoros en el área señalan que el zorro gris sería la especie más común en el Parque Tornquist, seguido por el zorrino común, el hurón menor y el gato montés, todos ellos con abundancias significativamente inferiores (Luengos Vidal 2003). Las variaciones en la densidad de los macromamíferos en los distintos sectores del parque son consistentes con algunas diferencias halladas en su importancia relativa como depredadores de nidos. La densidad de zorro gris en las áreas de pastoreo moderado e intensivo es mayor que en La Toma (Luengos Vidal 2003), coincidiendo con las tasas relativas de depredación de huevos por macromamíferos registradas. Casanave et al. (2003) reportaron que el peludo y la mulita pampeana concentran sus actividades en áreas con estepa gramínea baja, lo que coincide también con las áreas con mayor depredación por macromamíferos.

Diferentes estudios asignan distinta importancia a los micromamíferos como depredadores de huevos. Schmidt et al. (2001), por ejemplo, los señalan como los principales responsables de la depredación de nidos en el estado de Nueva York (EEUU), mientras que otros reportan un impacto muy bajo (Baker et al. 1999). Estas diferencias se han atribuido a las características de los ambientes donde se llevan a cabo los estudios, ya que los roedores pequeños utilizan sitios de vegetación alta (Comparatore et al. 1996) para protegerse de depredadores aéreos y, por este motivo, su impacto suele ser mayor en ese tipo de hábitat (Dion et al. 2000, Nack 2002). Esto es consistente con las diferencias detectadas en este estudio, con una depredación mayor en La Toma (área dominada por pastizales altos y cerrados) respecto del área de pastoreo intensivo. En el área de Clausura este grupo no fue el principal depredador, probablemente debido al pastoreo que sufrió durante el año de manejo de caballos. Los mamíferos más grandes, en cambio, seleccionarían sitios con menor densidad de vegetación que les permiten moverse con facilidad en busca de alimento (Larivière y Messier 1998, Nack 2002). La tasa de depredación por micromamíferos encontrada en este trabajo (aproximadamente 20%) podría reflejar, al menos en parte, la dificultad que representa el consumo de un huevo

de Codorniz para un mamífero pequeño. Haskell (1995) y Pärt y Wretenberg (2002) reportaron que los roedores consumen huevos de plastilina pero no los de Codorniz. En el área de estudio es probable que el mayor tamaño de los huevos artificiales (en comparación con una parte significativa de los huevos de las aves silvestres), así como su cáscara más gruesa y resistente, dificulten que los incisivos de los pequeños roedores y marsupiales los rompan. Los huevos de aves passeriformes en general tienen cáscaras más débiles comparadas con los de Codorniz y se ha observado que son efectivamente depredados por micromamíferos (Maier y DeGraaf 2000). De este modo, es posible que la importancia relativa de este grupo como depredador haya sido subestimada y que su papel sea mucho más importante, particularmente para especies con huevos pequeños (e.g., *Anthus correndera*, *Sicalis luteola*).

El papel de las aves como depredadores de huevos en pastizales suele ser considerado minoritario en comparación con la importancia de los mamíferos (Skagen et al. 1999, Eriksson et al. 2001). Sin embargo, en algunos casos las aves toman un rol preponderante (Yahner y DeLong 1992, Zanette y Jenkins 2000, Willson et al. 2001, Mezquida y Marone 2002, França y Marini 2009, França et al. 2009). Aunque en varios trabajos se distinguieron marcas de picos de aves en huevos de cerámica, plastilina o arcilla (Zanette y Jenkins 2000, Eriksson et al. 2001, Willson et al. 2001, França y Marini 2009), en este estudio las aves solo pudieron ser identificadas a través de las evidencias dejadas en los restos de huevos de Codorniz, lo que podría resultar en una subestimación de su importancia relativa.

La depredación de nidos naturales por ofidios ha sido reportada en numerosos trabajos (Mahan 1956, Best 1978, Thompson et al. 1999, Renfrew y Ribic 2003). Algunos autores consideran a todos los huevos ausentes en este tipo de ensayos como depredados por víboras (Best 1978, Kozma y Mathews 1997); sin embargo, esto les atribuiría una importancia muy grande y no confirmada. En otros trabajos no se encontraron evidencias de depredación por ofidios en ensayos con huevos de Codorniz y de arcilla (Eriksson et al. 2001) o plastilina (Zanette y Jenkins 2000). Marini y Melo (1998) realizaron ensayos con 22 especies de serpientes en cautiverio y nin-

guna consumió huevos de Codorniz, lo que los llevó a advertir que su importancia como depredadores podría ser subestimada cuando es evaluada con nidos artificiales. En este estudio, la importancia de los ofidios resultó muy baja, aunque algunas marcas en huevos de plastilina muestran intentos de depredación de este grupo. Se debe considerar que al menos parte de los huevos ausentes, cuyo porcentaje sí resultó elevado, podrían haber sido depredados por ofidios. Por lo tanto, la incidencia de la depredación por este grupo no debería ser despreciada aun cuando no se cuenta con una buena estimación, en especial en función de los antecedentes que prueban su importancia (Weatherhead y Blouin-Demers 2004).

El porcentaje de huevos ausentes registrado en este trabajo (cerca del 40%) es muy similar al hallado por Bergin et al. (1997) en pastizales del centro de EEUU. En los ensayos con animales en cautiverio se observó que tanto el zorro gris como el hurón menor con frecuencia tomaban los huevos y los llevaban al interior de sus madrigueras, y en el campo se hallaron huevos con marcas de macromamíferos a distancias de hasta 10 m de los sitios donde originalmente habían sido colocados. Del mismo modo, Hernandez et al. (1997) reportaron que el zorro gris (*Urocyon cinereoargenteus*) come los huevos artificiales a distancias superiores a los 25 m en Texas (EEUU) y mencionan un trabajo no publicado en el que casi el 100% ( $n = 454$ ) de los huevos depredados por zorro colorado (*Vulpes vulpes*) eran trasladados lejos del nido artificial. Los peludos también podrían comer todo el huevo de Codorniz sin dejar ningún rastro y las aves posiblemente pueden tomar el huevo con su pico y consumirlo en un sitio más favorable, a resguardo de otros depredadores.

El pisoteo por ganado resultó la segunda causa de fracaso de los nidos en el estudio de Renfrew et al. (2005). En este trabajo el pisoteo afectó aproximadamente al 5% de los nidos artificiales y en otro estudio desarrollado en el área con nidos naturales no se observó ningún nido con signos de haber sufrido este efecto (Cozzani 2010). Más allá del pisoteo y de los cambios en la vegetación que resultan en una mayor exposición de los nidos, los grandes herbívoros exóticos podrían tener una influencia directa sobre el éxito de cría, ya que recientemente se ha confirmado



mediante el uso de cámaras la depredación de nidos por vacas y ovejas (Nack y Ribic 2005, Bolton et al. 2007). En general este efecto ha sido subestimado debido al desconocimiento de los investigadores, pero no debe ser minimizado ya que su posible impacto sobre las aves dependerá de la carga de ganado.

Los resultados de este trabajo muestran que las distintas áreas fueron afectadas de manera diferente por los distintos depredadores y que estas diferencias están asociadas con la historia e intensidad de pastoreo, la que a su vez moldea la estructura de la vegetación. Tanto Willson et al. (2001) como Vander Haegen et al. (2002) encontraron mayores tasas de depredación de nidos artificiales en sitios con menor densidad de pastos. Las matas densas de vegetación actuarían generando una barrera visual y olfatoria que disminuiría la eficiencia de los depredadores (Ricklefs 1969). En el Parque Tornquist, los pastizales de La Toma son más densos que los de Clausura y esto podría influir sobre la detectabilidad de los nidos, así como sobre el ensamble de depredadores asociados. En Clausura predominó la depredación por aves, que en La Toma resultó prácticamente insignificante. La alta tasa de depredación en el área de pastoreo moderado durante 2006 (75%) podría responder a la distribución de las áreas de acción de los depredadores. Esta área tuvo una importancia relativamente alta de depredación por macromamíferos, que coincide con los registros por radiotelemetría de un individuo de zorrino común (D Castillo, com. pers.). Esta situación, que condiciona la interpretación de algunos de los resultados del trabajo, es difícil de manejar considerando el tamaño reducido del parque donde se realizaron los muestreos y la extensión del área de acción de este tipo de depredadores.

Estudios complementarios y, en particular, el uso de huevos de tamaño más similar al de los passeriformes de pastizal, así como la comparación de las evidencias de depredación con las de otras técnicas de identificación de depredadores como las cámaras-trampa, permitirán aumentar la confiabilidad de los resultados que aquí se presentan. Éstos deberían complementarse también con evaluaciones de la importancia de la acción de distintos grupos de depredadores sobre pichones, particularmente en el caso de las aves altriciales, ya que la depredación en esta fase podría

llegar a ser más importante que antes de la eclosión. Mientras tanto, se destaca la importancia de las características de los ambientes de pastizal como determinantes de variaciones en la importancia relativa de distintos grupos de depredadores y el valor de esta información para proyectar los riesgos que podrían enfrentar distintas especies de aves en función de las características de los hábitats en que se encuentran.

#### AGRADECIMIENTOS

Los autores quieren agradecer a los estudiantes de biología de la Universidad Nacional del Sur que participaron en las tareas de campo, especialmente a Evangelina Mattos, a Birders' Exchange que donó equipamiento utilizado en este trabajo, al personal del Parque Provincial Ernesto Tornquist y a los revisores anónimos que brindaron valiosas recomendaciones para mejorar el trabajo. Este proyecto fue financiado por el CONICET y la Secretaría de Ciencia y Tecnología de la Universidad Nacional del Sur.

#### BIBLIOGRAFÍA CITADA

- ANDRÉN H (1992) Corvid density and nest predation in relation to forest fragmentation: a landscape perspective. *Ecology* 73:794-804
- ASKINS RA, CHÁVEZ-RAMÍREZ F, DALE BC, HAAS CA, HERKERT JR, KNOPF FL Y VICKERY PD (2007) Conservation of grassland birds in North America: understanding ecological processes in different regions. *Ornithological Monographs* 64:1-46
- BAKER BW, STANLEY TR Y SEDGWICK JA (1999) Predation of artificial ground nests on White-Tailed Prairie Dog colonies. *Journal of Wildlife Management* 63:270-277
- BATÁRY P, BÁLDI A Y ERDŐS S (2007) The effects of using different species conservation priority lists on the evaluation of habitat importance within Hungarian grasslands. *Bird Conservation International* 17:35-43
- BERGIN TM, BEST LB Y FREEMARK KE (1997) An experimental study of predation on artificial nests in roadsides adjacent to agricultural habitats in Iowa. *Wilson Bulletin* 109:437-448
- BERRY L Y LILL A (2003) Do predation rates on artificial nests accurately predict predation rates on natural nests? The effects of nest type, egg type and nest-site characteristics. *Emu* 103:207-214
- BEST LB (1978) Field sparrow reproductive success and nesting ecology. *Auk* 95:9-22
- BOLTON M, BUTCHER N, SHARPE F, STEVENS D Y FISHER G (2007) Remote monitoring of nests using digital camera technology. *Journal of Field Ornithology* 78:213-220

- BORGES FJA Y MARINI MÂ (2010) Birds nesting survival in disturbed and protected Neotropical savannas. *Biodiversity and Conservation* 19:223–236
- BOWLES M (1993) *Long-term grazing effects on sand prairie and grassland bird habitat at the Savanna Army Depot: with recommendations for management and recovery*. Morton Arboretum, Lisle
- BURGOS J (1968) El clima de la provincia de Buenos Aires en relación con la vegetación natural y el suelo. Pp. 33–100 en: CABRERA AL (ed) *Flora de la provincia de Buenos Aires*. INTA, Buenos Aires
- CABRERA AL (1976) Regiones fitogeográficas argentinas. Pp. 1–85 en: *Enciclopedia argentina de agricultura y ganadería. Tomo II, Fascículo 1*. ACME, Buenos Aires
- CARTER GM, LEGARE ML, BREININGER DR Y ODDY DM (2007) Nocturnal nest predation: a potential obstacle to recovery of a Florida Scrub-Jay population. *Journal of Field Ornithology* 78:390–394
- CASANAVE EB, MANFREDI MC Y LUENGOS VIDAL EM (2003) Ecología comportamental de los armadillos en un pastizal serrano. Pp. 115–125 en: *Anales de las Segundas Jornadas Interdisciplinarias del Sudoeste Bonaerense. Tomo 3*. Editorial de la Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca
- CHALFOUN AD, RATNASWAMY MJ Y THOMPSON FR (2002) Songbird nest predators in forest-pasture edge and forest interior in a fragmented landscape. *Ecological Applications* 12:858–867
- COMPARATORE VM, MARTÍNEZ MM, VASSALLO AI, BARG M Y ISACCH JP (1996) Abundancia y relaciones con el hábitat de aves y mamíferos en pastizales de *Paspalum quadrifarium* (paja colorada) manejados con fuego (Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Interciencia* 21:228–237
- COZZANI N (2010) *Efectos del pastoreo sobre el éxito de cría de aves de pastizal pampeano*. Tesis de doctorado, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca
- COZZANI N, ZALBA SM Y MATTOS E (2009) Nidificación de aves de pastizal en el Parque Provincial E. Tornquist. Pp. 457–472 en: CAZZANIGA NJ Y ARELOVICH HM (eds) *Ambientes y recursos naturales del sudoeste bonaerense: producción, contaminación y conservación*. Editorial de la Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca
- DAVISON WB Y BOLLINGER E (2000) Predation rates on real and artificial nests of grassland birds. *Auk* 117:147–153
- DI GIACOMO AS (2005) *Áreas importantes para la conservación de las aves en Argentina. Sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad*. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires
- DION N, HOBSON KA Y LARIVIÈRE S (2000) Interactive effects of vegetation and predators on the success of natural and simulated nests of grassland songbirds. *Condor* 102:629–634
- DONOVAN TM, JONES PW, ANNAND EM Y THOMPSON FR III (1997) Variation in local scale edge effects: mechanisms and landscape context. *Ecology* 78:2064–2075
- ERIKSSON LM, EDENIUS L, ARESKOU V Y MERITT DA JR (2001) Nest-predation at the edge: an experimental study contrasting two types of edges in the dry Chaco, Paraguay. *Ecography* 24:742–750
- FRANÇA LF Y MARINI MÂ (2009) Teste do efeito de borda na predação de ninhos naturais e artificiais no cerrado do Planalto Central, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 26:241–250
- FRANÇA LF, SOUSA NOM, DOS SANTOS LR, DUCA C, GRESSLER DT, BORGES FJA, LOPES LE, MANICA LT, PAIVA LV, DE MEDEIROS RCS Y MARINI MÂ (2009) Passeriformes: nest predators and prey in a Neotropical savanna. *Revista Brasileira de Zoologia* 26:799–802
- GABELLI FM, FERNÁNDEZ GJ, FERRETTI V, POSSE G, COCONIER E, GAVIEIRO HJ, LLAMBIÁS PE, PELÁEZ PI, VALLÉS ML Y TUBARO PL (2004) Range contraction in the pampas meadowlark *Sturnella defilippii* in the southern pampas grasslands of Argentina. *Oryx* 38:164–170
- GATES JE Y GYSEL LW (1978) Avian nest dispersion and fledging success in field-forest ecotones. *Ecology* 59:871–873
- GITHIRU M, LENS L Y CRESSWELL W (2005) Nest predation in a fragmented Afrotropical forest: evidence from natural and artificial nests. *Biological Conservation* 123:189–196
- HASKELL DG (1995) Forest fragmentation and nest predation: are experiments with Japanese Quail eggs misleading? *Auk* 112:767–770
- HERNANDEZ F, ROLLINS D Y CANTU R (1997) Evaluating evidence to identify ground-nesting predators in west Texas. *Wildlife Society Bulletin* 25:826–831
- KOZMA JM Y MATHEWS NE (1997) Breeding bird communities and nest plant selection in Chihuahuan desert habitats in South-Central New Mexico. *Wilson Bulletin* 109:424–436
- LARIVIÈRE S Y MESSIER F (1998) Effect of density and nearest neighbours on simulated waterfowl nests: can predators recognize high-density nesting patches? *Oikos* 83:12–20
- LEGENDRE P Y LEGENDRE L (1998) *Numerical ecology*. Segunda edición. Elsevier, Amsterdam
- LOYDI A, DISTEL RA Y ZALBA SM (2010) Large herbivore grazing and non-native plant invasions in montane grasslands of central Argentina. *Natural Areas Journal* 30:148–155
- LOYDI A Y ZALBA SM (2009) Feral horses dung piles as invasion windows in natural grasslands. *Plant Ecology* 201:471–480
- LUENGOS VIDAL EM (2003) *Estudio comparado de metodologías de captura y de estimación de las poblaciones de zorro pampeano: Pseudalopex gymnocercus*. Tesis de magister, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca
- MAHAN HD (1956) Nocturnal predation on Song Sparrow eggs by Milk Snake. *Wilson Bulletin* 68:245

- MAIER TJ Y DEGRAAF RM (2000) Predation on Japanese quail vs. House sparrow eggs in artificial nests: small eggs reveal small predators. *Condor* 102:325–332
- MAJOR RE Y KENDAL CE (1996) The contribution of artificial nest experiments to understanding avian reproductive success: a review of methods and conclusions. *Ibis* 138:298–307
- MARINI MÂ Y MELO C (1998) Predators of quail eggs, and the evidence of the remains: implications for nest predation studies. *Condor* 100:395–399
- MARTIN TE (1987) Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:453–487
- MARTIN TE (1993) Nest predation and nest sites. New perspectives on old patterns. *BioScience* 43:523–532
- MARTIN TE Y LI P (1992) Life history traits of open- vs. cavity-nesting birds. *Ecology* 73:579–592
- MEZQUIDA ET Y MARONE L (2002) Microhabitat structure and avian nest predation risk in an open Argentinean woodland: an experimental study. *Acta Oecologica* 23:313–320
- MEZQUIDA ET Y MARONE L (2003) Are results of artificial nest experiments a valid indicator of success of natural nests? *Wilson Bulletin* 115:270–276
- MOORE RP Y ROBINSON WD (2004) Artificial bird nests, external validity, and bias in ecological field studies. *Ecology* 85:1562–1567
- MULLIN SJ Y COOPER RJ (1998) The foraging ecology of the Gray Rat Snake (*Elaphe obsoleta spiloides*) — visual stimuli facilitate location of arboreal prey. *American Midland Naturalist* 140:397–401
- MURPHY MT (2003) Avian population trends within the evolving agricultural landscape of eastern and central United States. *Auk* 120:20–34
- NACK JL (2002) *Effects of predators and cattle on ground-nesting grassland birds in southwestern Wisconsin pastures*. Tesis de maestría, University of Wisconsin, Madison
- NACK JL Y RIBIC CA (2005) Apparent predation by cattle at grassland bird nests. *Wilson Bulletin* 117:56–62
- ORTEGA CP, ORTEGA JC, RAPP CA Y BACKENSTO SA (1998) Validating the use of artificial nests in predation experiments. *Journal of Wildlife Management* 62:925–932
- PÄRT T Y WRETNBERG J (2002) Do artificial nests reveal relative nest predation risk on real nests? *Journal of Avian Biology* 33:39–46
- PATON P (1994) The effect of edge on avian nest success how strong is the evidence? *Conservation Biology* 8:17–26
- DE LA PEÑA MR (2005) *Reproducción de las aves argentinas (con descripción de pichones)*. LOLA, Buenos Aires
- RENFREW RB Y RIBIC CA (2003) Grassland passerine nest predators near pasture edges identified on videotape. *Auk* 120:371–383
- RENFREW RB, RIBIC CA Y NACK JL (2005) Edge avoidance by nesting grassland birds: a futile strategy in a fragmented landscape. *Auk* 122:618–636
- RICKLEFS RE (1969) An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology* 9:1–48
- ROBINSON WD, STYRSKY JN Y BRAWN JD (2005) Are artificial bird nests effective surrogates for estimating predation on real bird nests? A test with tropical birds. *Auk* 122:843–852
- SCHMIDT KA, GOHEEN JR, NAUMANN R, OSTFELD RS, SCHAUER EM Y BERKOWITZ A (2001) Experimental removal of strong and weak predators: mice and chipmunks preying on songbird nests. *Ecology* 82:2927–2936
- SCOROLLI AL Y LÓPEZ CAZORLA AC (2010) Demography of feral horses (*Equus caballus*): a long-term study in Tornquist Park, Argentina. *Wildlife Research* 37:207–214
- SKAGEN SK, STANLEY TR Y DILLON MB (1999) Do mammalian nest predators follow human scent trails in the shortgrass prairie? *Wilson Bulletin* 111:415–420
- SVAGELJ WS, MERMOZ ME Y FERNÁNDEZ GJ (2003) Effect of egg type on the estimation of nest predation in passerines. *Journal of Field Ornithology* 74:243–249
- THOMPSON FR III Y BURHANS DE (2004) Differences in predators of artificial and real songbird nests: evidence of bias in artificial nest studies. *Conservation Biology* 18:373–380
- THOMPSON FR III, DIJAK W Y BURHANS DE (1999) Video identification of predators at songbird nests in old fields. *Auk* 116:259–264
- VANDER HAEGEN WM, SCHROEDER MA Y DEGRAAF RM (2002) Predation on real and artificial nests in shrubsteppe landscapes fragmented by agriculture. *Condor* 104:496–506
- VICKERY PD, TUBARO PL, DA SILVA JMC, PETERJOHN BG, HERKERT JR Y CAVALCANTI RB (1999) Conservation of grassland birds in the Western Hemisphere. *Studies in Avian Biology* 19:2–26
- DE VILLALOBOS AE Y ZALBA SM (2010) Continuous feral horses grazing and grazing exclusion in mountain pampean grasslands in Argentina. *Acta Oecologica* 36:514–519
- WEATHERHEAD PJ Y BLOUIN-DEMERS G (2004) Understanding avian nest predation: why ornithologists should study snakes. *Journal of Avian Biology* 35:185–190
- WILLEBRAND T Y MARCSTRÖM V (1988) On the danger of using dummy nests to study predation. *Auk* 105:378–379
- WILLSON M, MORRISON JL, SIEVING KE, DE SANTO TL, SANTISTEBAN L Y DÍAZ I (2001) Patterns of predation risk and survival of birds nests in a Chilean agricultural landscape. *Conservation Biology* 15:447–456
- WILSON GR, BRITTINGHAM MC Y GOODRICH LJ (1998) How well do artificial nests estimate success of real nests? *Condor* 100:357–364
- YAHNER RH Y DELONG CA (1992) Avian predation and parasitism on artificial nests and eggs in two fragmented landscapes. *Wilson Bulletin* 104:162–168

- YAHNER RH Y MAHAN CG (1996) Effects of egg type on depredation of artificial ground nests. *Wilson Bulletin* 108:129–136
- ZALBA SM Y COZZANI N (2004) The impact of feral horses on grassland bird communities. *Animal Conservation* 7:35–44
- ZANETTE L (2002) What do artificial nests tells us about nest predation? *Biological Conservation* 103:323–329
- ZANETTE L Y JENKINS B (2000) Nesting success and nest predators in forest fragments: a study using real and artifical nests. *Auk* 117:445–454