PEDECIBA, UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

TESIS DE MAESTRÍA

Factores que influyen en el uso de hábitat de chorlos migratorios de pastizal en una laguna costera de Uruguay

Programa de desarrollo de las ciencias básicas.
Área Biología: Subárea Ecología y Evolución

Joaquín Aldabe

15/07/2016

Orientadores: Pablo Inchausti & Richard Lanctot

Agradecimientos

A Pablo Inchausti y Richard Lanctot por la excelente orientación que me brindaron. A Daniel Blanco que me abrió las puertas para trabajar con chorlos en Laguna de Rocha, y por el apoyo y confianza brindada. A Pablo Rocca por centenas de horas campo y magníficas discusiones y divertidas salidas de campo. A Héctor Caymaris, Verónica Correa y Yasmín Caymaris Correa, por apoyarnos y ser nuestros amigos. A Martín Segredo, Miguel Iendiowkov y propietarios del Establecimiento La Rinconada, y a Enrique Zunini por facilitar el acceso e información de los predios. A Mercedes Rivas, por confiar en mi trabajo y apoyarme y brindarme las condiciones para poder realizar esta maestría. A Javier Vitancurt por el apoyo en logística y por compartir nuestra pasión por las aves playeras y por la biodiversidad. A Natalia Arbulo por compartir opiniones y reflexiones que me ayudaron a avanzar en el trabajo., y por la ayuda en la identificación de órdenes de insectos. A Laura del Puerto por estar siempre dispuesta a escuchar y brindar comentarios y correcciones muy valiosas. A Enrique Castiglioni por el apoyo en la identificación de órdenes de insectos. A Lorena Rodríguez por facilitar materiales para los mapas. A Paula Laporta por ayudarme con los análisis de Distance Sampling. A Felipe García, Leandro Bergamino, Laura Pérez, Carolina Crisci, Natalia Arbulo, Laura del Puerto, Mercedes Rivas, Fabrizio Scarabino por los aportes en la preparación de la defensa. A todos mis compañeros del pdu, que día a día han estado apoyándome en todas mis actividades: Camila Gianotti, César Fagúndez, Emilio Fernández, Juan Martín Davezies, Laura del Puerto, Natalia Arbulo, José López, Mercedes Rivas. A Joaquín Marquez por escucharme y hacer comentarios muy útiles para la defensa. A Gerardo Evia y PROBIDES por prestarnos las cabañas. A Agustín y Esteban Carriquiry por su apoyo constante desde AVES URUGUAY. A Joaquín Lapetina por fructíferos intercambios sobre producción y conservación. A Guillermo Scarlato por apoyar el trabajo con chorlos en el área protegida Laguna de Rocha. A Lucía Bartesaghi por ayudarme con el SIG. A Rob Clay (BIRDLIFE INTERNATIONAL) por el apoyo institucional. A Alvaro Soutullo, Bettina Tassino y Alejandro Brazeiro por los valiosísimos aportes para mejorar esta tesis y por aceptar conformar el tribunal de la misma. A Alvaro Soutullo por corregir el proyecto de tesis. A Miguel Simó por asesorarme para la colecta de insectos. A Roy Ydenberg, Joop Jukema y Wally Johnson por facilitarme bibliografía. A Celcito y Sandra por su hospitalidad en la Estancia La Rinconada. A Diego Luna de MANOMET por su gran apoyo en la realización de los trabajos de chorlos migratorios en la Laguna de Rocha. Al USFWS, USFS, NFWF, PPR-MGAP, WCS, por financiar los trabajos que permitieron realizar esta tesis. Al SNAP por brindar apoyo institucional. A la Alianza del Pastizal, BirdLife International y Aves Uruguay por el permanente apoyo para realizar los trabajos que permitieron la realización de esta tesis.

A mis padres María Zenia Toribio y Luis Aldabe.

A Iara Stinton, a quien dedico y atribuyo gran responsabilidad por este logro en mi carrera. A lo más lindo que me ha dado la vida: mis hijos, Camilo y Clara.

Contenido

Resumen....4
Abstract....5
Capítulo 1. Introducción general....6
Marco teórico....6
Selección de hábitat en aves de pastizal....9
Factores ecológicos relacionados con la abundancia y distribución local de los chorlos de pastizal....11
Objetos de estudio: Chorlito canela Tryngites subruficollis y chorlo pampa Pluvialis dominica....12
Ecología y comportamiento del chorlito canela y chorlo pampa....15
Hipotésis y objetivos de la tesis....17
Objetivo general de la tesis....18
Objetivos específicos....18
Área de estudio....19
Capítulo 2. Patrones de uso de hábitat del chorlito canela y chorlo pampa en un sitio de invernada en Uruguay....23
Justificación....23
Hipótesis....23
Objetivo....23
Materiales y Métodos....23
Conteos de aves....26
Medidas de variables ambientales....27
Modelación estadística....29
Resultados....34
Chorlito canela....34
Chorlo pampa....41
Discusión....50
Capítulo 3. Mecanismos vinculados a la oferta de alimento y altura del pasto que subyacen a los factores proximales que determinan uso de hábitat del chorlito canela y chorlo pampa en Laguna de Rocha, Uruguay....55
Justificación....55
Hipótesis....56
Objetivos....56
Materiales y Métodos....57

Modelación estadística 60
Resultados 65
Discusión 72
Capítulo 4. ¿El chorlito canela (*Tryngites subruficollis*) se asocia al chorlo pampa (*Pluvialis dominica*) para disminuir el riesgo de depredación? 75
Justificación 75
Hipótesis 79
Predicciones 79
Materiales y métodos 80
Resultados 81
Discusión 82
Capítulo 5. Conclusiones y discusión general 86
Propuestas de manejo del hábitat 90
Bibliografía 94

FACTORES QUE INFLUYEN EN EL USO DE HÁBITAT DE CHORLOS MIGRATORIOS DE PASTIZAL EN UNA LAGUNA COSTERA DE URUGUAY

Resumen

Los patrones generales de uso de hábitat de alimentación en aves usualmente resultan del balance entre la ganancia de energía (e.g. tasa de alimentación) y el riesgo de depredación. En esta tesis se identifican las variables determinantes de la ocurrencia y abundancia de dos especies de aves migratorias de pastizal, el chorlito canela (*Tryngites subruficollis*) y el chorlo pampa (*Pluvialis dominica*), en un sitio de invernada en Uruguay, así como los mecanismos subyacentes que explican el efecto de estas variables. Se formularon modelos estadísticos de uso de hábitat basados en las abundancias de ambas especies de chorlos en parcelas individuales. Esto se realizó a través de la evaluación de valores contrastantes de variables explicativas (altura del pasto, distancia a la laguna, entre otras) en situaciones naturales en dos establecimientos ganaderos de la Laguna de Rocha. Los resultados demostraron que los pastizales cortos (<10 cm) y las parcelas más cercanas a la laguna son más utilizados por ambas especies; la biomasa de invertebrados en parcelas de pastizales cortos es levemente mayor en las parcelas cercanas a la laguna, pero no afectó la densidad de aves, por lo cual no hay elementos robustos para postular a la biomasa de invertebrados como factor determinante de las abundancias de ambas especies de chorlos. Sí se identificó al porcentaje de suelo desnudo como un factor determinante de uso de hábitat del chorlito canela. Por otro lado, se encontró que los pastizales cortos tienen menor biomasa de invertebrados que los pastizales altos, lo cual demuestra que la abundancia del alimento no explica la preferencia de ambas especies por pastizales cortos; seguramente la detectabilidad de las presas o de los depredadores está determinando dicha preferencia. Observaciones publicadas previamente y los resultados obtenidos aquí indican que hay una fuerte asociación entre el chorlito canela y el chorlo pampa. Mediante ensayos de campo se observó que ante una amenaza el chorlito canela aumenta la distancia inicial de vuelo (o vuelo de

escape) cuando está asociado al chorlo pampa (especie más sensible y alerta) respecto a la distancia inicial de vuelo de bandos mono específicos del chorlito canela. Considerando que a mayor distancia inicial de vuelo existe un menor riesgo de depredación, el presente estudio sugiere que la causa de asociación entre ambas especies es la disminución del riesgo de depredación del chorlito canela. Con fines de conservación del hábitat de ambas especies de chorlos se recomienda que a través del manejo del pastoreo de ganado se priorice que la altura del pastizal en las parcelas cercanas a la laguna sea corta (<6 cm) entre octubre y marzo, época de estadía de estas especies en las áreas de invernada.

Abstract

FACTORS INFLUENCING HABITAT USE BY TWO MIGRATORY GRASSLAND SHOREBIRDS IN A BRACKISH LAGOON IN URUGUAY

The main patterns of foraging habitat use observed in birds usually results from the trade-off between energy gain and predation risk. The main objective of this thesis was to assess the effects and relative importance of key environmental variables on the winter habitat use of Buff-breasted Sandpiper (BBSA) *Tryngites subruficollis* and American Golden Plover (AMGP) *Pluvialis dominica* in Rocha Lagoon, Uruguay, as well as the underlying mechanisms. Statistical models of habitat use were formulated based on abundance and presence/absence of both species in individual fields by contrasting values of the explanatory variables (grass height, distance to lagoon, and others) in naturally occurring situations in two farms. Results showed that short grass fields (<10 cm) and fields close to the lagoon body water were the most used by both species. This pattern may be related to the fact that invertebrate biomass in short grass field that are close to the lagoon body water is slightly higher than in more distant fields, however invertebrates biomass was not related to shorebirds densities, so this thesis cannot conclude that invertebrate biomass is driving habitat use patterns of both shorebird species. Apart from this, it was found that short grass fields had lesser

invertebrate biomass than tall grass fields, reflecting that invertebrate biomass is not driving short grass preference by both shorebird species. Probably the higher detectability of invertebrates and predators, associated with short grasses, are driving the short grass preference. Both species are highly gregarious, and it is common to observe mixed foraging flocks. Through field experiments it was observed that BBSA flight initiation distance increases when associated with AMGP compared with BBSA monospecific groups. Considering that at increasing flight initiation distances the predation risk decreases (when a threat approaches to birds), this study suggests that the cause of this interspecific association is a reduction of BBSA predation risk. For habitat conservation of both species it is recommended that through cattle grazing grass height is under 10 cm height, at least in those fields close to the lagoon body water (<2000 m).

Capítulo 1. Introducción general

Marco teórico

Los patrones locales de abundancia de las especies están principalmente determinados por tres grupos de factores: i) las habilidades de dispersión, ii) la distribución de las condiciones ambientales que favorecen el establecimiento y permiten la supervivencia y reproducción, y iii) los factores bióticos constituidos por especies competidoras, depredadores, patógenos, y la disponibilidad y dinámica de los recursos como el alimento (Guisan & Thuiller 2005; Soberón & Peterson 2005). Los últimos dos grupos de factores corresponden a las variables de nicho escenopoéticas y bionómicas, respectivamente (*sensu* Hutchinson 1978). Las variables bionómicas son aquellas cuyos niveles o valores pueden ser impactadas por las poblaciones, y por las cuales las especies pueden competir, mientras que las variables escenopoéticas son condiciones ambientales cuyos valores o niveles no son impactadas por las poblaciones, y para las cuales la competencia es irrelevante (variables no interactivas). El nicho fundamental, definido como un hipervolumen de *n* dimensiones que engloba

las condiciones ambientales y recursos necesarios para la supervivencia y reproducción de una especie (Hutchinson, 1957) está básicamente determinado por las variables escenopoéticas, mientras que el nicho realizado, definido como el nicho remanente para una especie como resultado de la competencia con otras especies, está básicamente determinado por las variables bionómicas. La identificación de estos dos grupos de variables, así como sus importancias relativas sobre la abundancia de las poblaciones, es de relevancia para el manejo de poblaciones de animales silvestres (Manly *et al* 2002).

Los patrones generales de uso de hábitat de alimentación en aves usualmente resultan del balance entre la ganancia de energía y el riesgo de depredación (Cresswell 2008). Dado que tanto la abundancia del alimento como los niveles de riesgo de depredación rara vez están espacialmente distribuidos al azar, es esperable que los consumidores seleccionen aquellos parches de hábitat que maximizan la tasa de alimentación (un *proxi* razonable de la ganancia energética), al tiempo que minimizan el riesgo de ser depredados. Usualmente las aves seleccionan aquellos parches con mayor densidad de alimento, lo que generalmente se traduce en mayores tasas de ingesta de recursos (Holling 1959; Goss-Custard 1970). Sin embargo, las tasas de ingesta no están determinadas únicamente por la densidad del alimento en un parche. Elevados niveles de percepción del riesgo de depredación pueden reducir las tasas de ingesta como consecuencia del aumento del tiempo dedicado a la vigilancia, y forzar a los animales a seleccionar parches de hábitat con menor riesgo percibido de depredación, independientemente de la disponibilidad del alimento (Lima 1998; Whittingham & Devereux 2008). La percepción de riesgo en las aves cuya estrategia de depredación consiste en la detección temprana del depredador (para así posibilitar el escape) varía con la visibilidad de los alrededores del parche donde un individuo esté consumiendo recursos. En este sentido, hábitat "complejos" desde el punto de vista de la estructura vertical (e.g. presencia de árboles o colinas) pueden ser considerados más riesgosos por parte de las aves, y consecuentemente menos adecuados

(e.g. Whittingham *et al* 2004; Devereux *et al* 2005; Butler *et al* 2005a; Pomeroy 2006). Por otro lado, las tasas de ingesta de alimento son también determinadas por el acceso y detectabilidad de las presas consumibles (Whittingham & Markland 2002; Butler & Gillings 2004). Esto es, el alimento puede ser abundante, pero si no es accesible y/o detectable por impedimentos físicos del hábitat (e.g. penetrabilidad del sustrato), tales abundancias de alimento no se traducirían en elevadas tasas de consumo por parte del ave que esta forrajeando (McCracken & Tallowin 2004). Consecuentemente, la distribución espacial y la abundancia local de las aves en un hábitat están frecuentemente asociadas con las de sus presas (e.g. Piersma *et al* 1993; 1995; Verhulst *et al* 2007), minimizando, al mismo tiempo, el riesgo de ser depredadas.

Los ecosistemas de pastizal cubren una importante superficie terrestre del mundo (World Resources 2000-2001) y proveen valiosos servicios ecosistémicos (Lemaire *et al.* 2011). Los pastizales del Río de la Plata, situados en la región Sureste de Sudamérica, están entre los pastizales más extensos del Neotrópico (Soriano 1991). Uruguay está enteramente comprendido en los pastizales del Río de la Plata, siendo éste el ecosistema terrestre predominante en el país (Chebattarof 1942; Cabrera & Willink 1973; Cal *et al*. 2011). Los pastizales del Sureste de Sudamérica (principalmente comprendidos por los pastizales del Río de la Plata) albergan 109 especies de aves de pastizal. De éstas, 83 tienen poblaciones regulares en Uruguay (un 18% de las especies registradas en Uruguay, Aldabe *et al* 2013), de las cuales 23 realizan algún comportamiento de migración (Azpiroz *et al* 2012). Los chorlos y playeros pertenecen a las familias Charadriidae y Scolopacidae. Es un grupo que se caracteriza porque la mayoría de sus especies realizan migraciones de larga distancia. En Uruguay hay registradas 29 especies de chorlos y playeros, de los cuales 6 utilizan los pastizales y realizan migraciones de larga distancia (Claramunt & Cuello 2004).

Los pastizales de Uruguay han sido históricamente manejados para la producción de carne bovina y ovina, produciendo importantes cambios en la estructura y composición de la vegetación (Soriano

1991; Pallarés *et al* 2005). Para integrar la conservación de aves de pastizal con las actividades productivas que en este ecosistema se realizan es importante identificar los determinantes de los patrones de uso de hábitat de las distintas especies y comprender los mecanismos o procesos subyacentes a los patrones detectados.

Selección de hábitat en aves de pastizal

La estructura de la vegetación de pastizales templados frecuentemente incide sobre la distribución y abundancia local de las aves de pastizal a través de su efecto en el acceso y detección del alimento, y en los niveles de riesgo de depredación percibido por las aves (Devereux *et al* 2004; Atkinson *et al* 2004, 2005; Fisher & Davis 2010; Figura 1). Las aves de pastizal que se alimentan de invertebrados expuestos en la superficie del suelo, y que utilizan la visión para detectar a sus depredadores, usualmente prefieren vegetación corta y/o suelo desnudo que aumenta la detección y acceso a los invertebrados, así como la detección temprana de sus depredadores (Odderskaer *et al* 1997; Perkins *et al* 2000). Pastizales de alto porte u otra vegetación como coberturas de árboles que impiden la detección temprana de los depredadores pueden aumentar el riesgo de depredación percibido por las aves y consecuentemente reducir las tasas de ingesta de alimento, influyendo de esta manera en la selección de hábitat de aves de pastizal que dependen de la detección visual temprana de sus depredadores (Colwell & Dodd 1997; Whittingham & Evans 2004; Wilson *et al* 2013). Dado que el pastoreo vacuno y ovino tiene un gran impacto en la altura y densidad de la vegetación de pastizal, el uso de hábitat de aves de pastizal es usualmente afectado por la intensidad y manejo del pastoreo (Figura 1; Fondell & Ball 2004; Fuhlendorf *et al* 2006; Briske *et al* 2008; Isacch & Cardoni 2011).

La estructura vertical de la vegetación de pastizal puede, a su vez, tener profundos efectos directos sobre la comunidad de invertebrados, y por lo tanto sobre la abundancia de alimento para las aves insectívoras (McCracken *et al* 1995; Benton *et al* 2003; Vickery *et al* 2001). Consecuentemente, este

efecto puede influir indirectamente sobre la selección de parches de alimentación y, más en general, sobre los patrones de uso de hábitat de las aves (Figura 1). La abundancia y diversidad de artrópodos tiende a ser mayor conforme la altura de la vegetación se incrementa, particularmente debido al aumento de especies fitófagas y arañas (Atkinson *et al* 2005; Morris 2000; McCracken & Tallowin 2004). Sin embargo, muchas especies de aves no pueden aprovechar esta abundancia de artrópodos asociada a pastizales altos dado que los mismos dificultan la detección de los artrópodos por parte de las aves, aunque si la abundancia de artrópodos supera cierto umbral algunas aves podrían preferir alimentarse en pastizales altos en lugar de hacerlo en pastizales cortos (Butler *et al* 2005b). Por lo tanto, el efecto de la altura del pastizal sobre la selección de hábitat en aves de pastizal puede depender de la abundancia de invertebrados. Por otro lado, la abundancia de invertebrados en pastizales puede estar afectada por la humedad del suelo, con hábitats más secos tendientes a albergar menores abundancias de invertebrados (Green & Cadbury 1987; McCracken *et al* 1995; Eglington *et al* 2010).

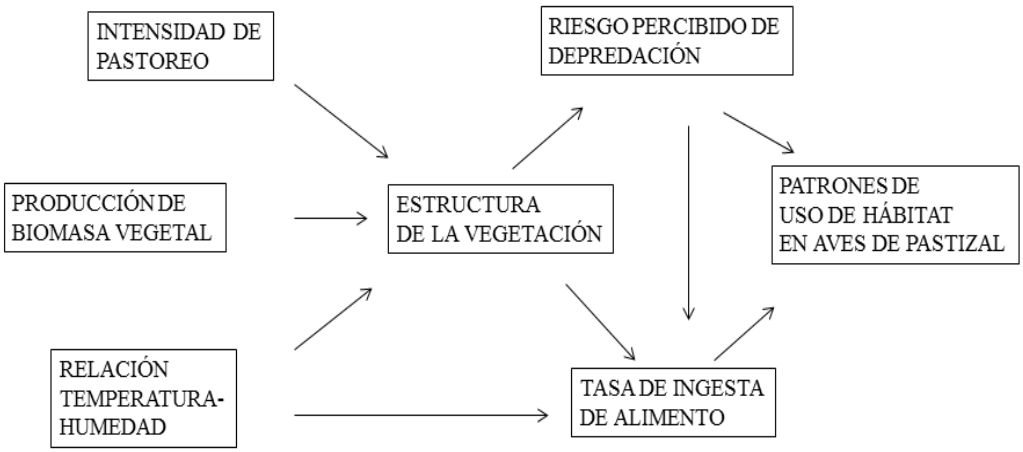


Figura 1. Representación esquemática de los factores y sus interacciones que pueden influir sobre los patrones de uso de hábitat de muchas aves de pastizal (modificado de Block & Brennan 1993).

Factores ecológicos relacionados con la abundancia y distribución local de los chorlos de pastizal

La importancia de los pastizales para los chorlos y playeros como áreas de invernada, reproducción y sitios de parada migratoria ha sido ampliamente reconocida. Muchas especies de chorlos migratorios de zonas templadas utilizan pastizales costeros para alimentarse y descansar durante la temporada no reproductiva (Myers & Myers 1979; Colwell & Dodd 1995, 1997; Isacch & Martínez 2003a; Evans *et al* 2008; Navedo *et al* 2013). La mayoría de los estudios que describen los patrones espaciales de uso de hábitat de chorlos de pastizal mostraron que sus distribuciones espaciales locales no son aleatorias, y que tanto la estructura de la vegetación, como las características del paisaje y el manejo del pastoreo de ganado están relacionados con tales patrones (Colwell & Dodd 1995, 1997; Lanctot *et al* 2002; Isacch & Martínez 2003a; Durant *et al* 2008). Estos estudios coinciden en que la altura del pasto es el principal factor que influye en el uso de hábitat de alimentación de chorlos de pastizal, que generalmente tienen una clara preferencia hacia pastizales cortos (Durant *et al.* 2008). Además, en áreas de reproducción los chorlos prefirieron pastos cortos independientemente de la abundancia de invertebrados (Devereux *et al* 2004; Douglas *et al* 2014a). Esta preferencia puede estar vinculada con una mejor detección de los invertebrados expuestos en el suelo (e.g. Butler & Gillings 2004). A su vez, en pastizales cortos, se observó que los chorlos de pastizal pueden preferir zonas con mayores abundancias de invertebrados (e.g. Pearce-Higgins & Yalden 2003; Furnell & Hull 2014; Douglas & Pearce-Higgins 2014) que maximizan sus tasas de ingesta de alimento. Las características del paisaje de las zonas de pastizales como la cobertura forestal y la topografía también han influido en el uso de hábitat de chorlos de pastizal, con menores ocupaciones en las proximidades de bordes de forestación y pendientes pronunciadas (Wilson *et al* 2013; Douglas *et al* 2014b). Estas relaciones pueden reflejar la necesidad de los chorlos de ocupar hábitats con visibilidad despejada que permitan una rápida detección de los depredadores que se aproximan (Ydenberg *et al* 2002; Wilson *et al*

2013). Los depredadores que más acechan a los chorlos y playeros en general son aves rapaces; algunos ejemplos son el halcón peregrino *Falco peregrinus,* halconcito común *Falco sparverius*, halcón plomizo *Falco femoralis* (per.obs.) y el ñacurutú *Bubo virginianus* (Page & Whitacre 1975) entre otras aves. La táctica de caza más exitosa cuando capturan aves playeras consiste en ser sigilosos y rápidos para sorprender a las presas que están en el suelo o levantando vuelo para escapar (Cresswell 1996). Por otro lado, la penetrabilidad del suelo (altamente relacionada con la humedad del suelo) puede ser un factor importante en aquellas especies de chorlos que introducen el pico en el sedimento para obtener su alimento (Ausden & Bolton 2012), mientras que aquellas especies de chorlos que se alimentan de invertebrados que están expuestos en la superficie se beneficiarían de pastizales con suelo descubierto, dado que facilitaría la detección visual de los invertebrados por parte de las aves (e.g. Evans *et al* 2008).

Objetos de estudio: Chorlito canela Tryngites subruficollis y chorlo pampa Pluvialis dominica

El chorlito canela *Tryngites subruficollis* y el chorlo pampa *Pluvialis dominica* (Figura 2) son especies migratorias de larga distancia que nidifican en la tundra del Ártico durante el invierno austral (verano boreal) y habitan los pastizales costeros del Río de la Plata durante el verano austral (invierno boreal) (Lanctot *et al* 2002, 2010; Isacch & Martínez 2003a, b). La principal extensión de ocurrencia del chorlito canela en las áreas de invernada es en los sectores costeros de los pastizales del Río de la Plata (Soriano 1991; Figura 3). Mientras que el chorlito canela se concentra en lagunas costeras salobres en Uruguay y Brasil, en la pampa húmeda de Argentina tiene una distribución más extendida (Lanctot *et al.* 2002). La distribución del chorlo pampa en las áreas de invernada es más amplia que la del chorlito canela, extendiéndose por buena parte de los pastizales del Río de la Plata (Johnson & Connor 2010; Clay et al 2010). Ambas especies se concentran en pastizales ubicados sobre las márgenes de las lagunas costeras de Uruguay y Brasil (Aldabe obs. pers.). A partir de observaciones repetidas en el tiempo en varios sitios en las áreas de invernada, se sugiere que el

chorlito canela y el chorlo pampa tienen una razonable fidelidad en el uso de los mismos sitios de invernada a lo largo de veranos australes consecutivos (Lanctot *et al* 2002; Isacch & Martínez 2003b; Almeida 2009; Aldabe 2014). Basado en conteos de aves, la Laguna de Rocha, ubicada en el este de Uruguay, ha sido reconocida entre los sitios más importantes para el chorlito canela y chorlo pampa en los pastizales del Río de la Plata, albergando un 6% de la población global del primero (Blanco & Aldabe 2007; Lanctot *et al* 2002, 2010; Clay *et al.* 2010).

a

b

c

d

e

f

Figura 1.2. Ilustraciones fotográficas del chorlito canela (a, b, c) y el chorlo pampa (d, e, f). Fotos: J. Aldabe.

Figura 3. Áreas de concentración del chorlito canela *Tryngites subruficollis* en las áreas de invernada. Tomado de Lanctot *et al* 2004.

Ecología y comportamiento del chorlito canela y chorlo pampa

En las áreas de invernada, ambas especies están asociadas primariamente con pastizales naturales cortos (<10 cm), con intenso pastoreo vacuno y ovino (Lanctot *et al* 2002; Isacch & Martínez 2003a;

Blanco *et al* 2004). El chorlito canela fue observado más frecuentemente en pastizales con una altura entre 2 y 5 cm en buena parte de su rango de invernada (Lanctot *et al.* 2002). El chorlito canela estuvo muy asociado a pastizales halófitos (Lanctot *et al.* 2004), y ocasionalmente registrado en cultivos agrícolas en áreas de invernada (Blanco *et al.* 2006; Aldabe & Rocca 2010). Existe información contrastante sobre el efecto de la humedad del suelo sobre las abundancias del chorlito canela y el chorlo pampa. Issach & Martínez (2003a) hallaron una correlación significativa negativa entre la abundancia de ambas especies con humedad creciente del suelo, pero la inusual condición de sequía en el período de su estudio pudo haber sesgado los resultados. Contrariamente, Almeida (2009) no observó un efecto de la humedad del suelo sobre la densidad del chorlito canela, aunque sugirió que las áreas inundadas podrían ser evitadas por esta especie. En relación a la importancia de los efectos de la depredación sobre el uso de hábitat del chorlito canela y chorlos pampa, Isacch & Martínez (2003a) no encontraron relación entre las abundancias de estas especies y la presencia de potenciales aves depredadoras (e.g. chimangos *Milvago chimango* y caranchos *Polyborus plancus, sensu* Isacch & Martínez 2003a).

Las dos especies se alimentan de invertebrados terrestres mayoritariamente expuestos sobre la superficie del suelo en áreas de pastizal, y dependen mayoritariamente de la visión para detectar y consumir sus presas (Isacch *et al* 2005; Van Gils *et al* 2013; Wiersma & Boesman 2013; obs.pers.). Los estudios sistemáticos de dieta son limitados para ambas especies, pero se considera que se alimentan de un amplio rango de artrópodos y otros invertebrados (Lanctot & Laredo 1994; Isacch *et al* 2005; Johnson & Connor 2010). Ambas especies son gregarias, y es muy común observar bandos mixtos forrajeando en los pastizales (Isacch & Martínez 2003a). Como otras especies de chorlos y playeros (e.g. Ydenberg *et al* 2002), el chorlito canela y el chorlo pampa dependen de la detección temprana de los depredadores para volar y escapar seguros (obs.pers.). La asociación entre estas especies ha sido sugerida como un mecanismo que aumenta la detección de depredadores cuando están alimentándose (Issach & Martínez 2003a). En particular, el chorlito canela parece aprovechar

las mayores capacidades de vigilancia y previa reacción de escape del chorlo pampa como estímulo para reaccionar y escapar con mayor anticipación ante la presencia de disturbios (Aldabe obs.pers.).

El chorlito canela está considerado como "Cercana a la Amenaza" según la UICN (BirdLife International 2012) debido a sobrecaza a principios de 1900 y posiblemente pérdida de hábitat en las áreas de invernada. El chorlo pampa se ubica en la categoría "Preocupación Menor" por UICN, aunque la tendencia poblacional actual está en decrecimiento (BirdLife International 2012). En Uruguay ambas especies son consideradas como "Prioritarias para la Conservación" (Aldabe *et al.* 2013) por la Dirección Nacional de Medio Ambiente, Ministerio de Vivienda, Ordentamiento Territorial y Medio Ambiente.

Hipótesis y objetivos de la tesis

Aunque está bien estudiado que el chorlito canela y el chorlo pampa prefieren pastizales cortos en las áreas de invernada, se ha observado agregación espacial de individuos en áreas de pasto corto en tres sitios de invernada en donde ambas especies se concentran en grandes números. En Bahía de Samborombón, Argentina, ambas especies no utilizaron algunos potreros con altura del pasto menor a 10 cm (Issach & Cardoni 2011). En Laguna de Rocha, Uruguay y en Lagoa do Peixe, Brasil la abundancia parece ser mayor en potreros cercanos al espejo de agua en comparación con potreros más alejados del margen de estas lagunas (Aldabe *et al.* 2008; Almeida pers.com.). Este último patrón parece ser independiente de la altura del pasto, dado que en ambos sitios predominan las áreas de pasto corto a distintas distancias de las lagunas. Estas observaciones sugieren que otras variables aparte de la altura del pasto pueden estar influyendo los patrones de uso de hábitat de estas especies (Figura1). El posible efecto de otras variables como la biomasa de invertebrados, la buena visibilidad de los alrededores en donde se alimentan (e.g. distancia a los árboles más cercanos), y el porcentaje de suelo descubierto que facilita la detección del alimento podrían afectar la abundancia de estas

especies. Estas variables nunca han sido evaluadas y podrían tener un efecto sobre la abundancia local de estas aves en los sitios de invernada en Uruguay. Por otro lado, tampoco se han estudiado los mecanismos subyacentes a estas regularidades en el uso de hábitat de ambas especies (e.g. ¿Por qué seleccionan pastos cortos?). En esta tesis se describe el patrón de uso de hábitat del chorlito canela y el chorlo pampa, identificando las variables de hábitat asociadas con sus abundancias locales (capítulo 2). Luego, a partir de las variables de hábitat identificadas, se evalúan los posibles mecanismos subyacentes a estas asociaciones (capítulos 3 y 4). Finalmente se exponen las conclusiones y se identifican pautas para el manejo del hábitat de invernada en Uruguay (capítulo 5).

Objetivo general de la tesis

El objetivo general de esta tesis es evaluar el efecto e importancia relativa de variables que determinan las abundancias locales del chorlito canela y chorlo pampa, y comprender los mecanismos subyacentes a estos efectos en un sitio de invernada en la costa uruguaya. Se formulan modelos estadísticos de uso de hábitat basados en las abundancias de ambas especies de chorlos en potreros individuales a través de la evaluación de valores contrastantes de variables explicativas en situaciones naturales. Estos modelos podrán constituir un paso hacia la formulación de modelos empíricos de manejo del hábitat de estas especies en otros sitios de invernada en Sudamérica.

Objetivos específicos

1) Detectar y describir los patrones de uso de hábitat del chorlito canela y chorlo pampa en un sitio de invernada en Uruguay (capítulo 2)
2) Describir los mecanismos subyacentes a los patrones observados en el objetivo específico 1 (capítulos 3 y 4)

3) Desarrollar pautas para el manejo del hábitat de estas especies (capítulo 5)

Área de estudio

El trabajo de campo se desarrolló en los campos de la Laguna de Rocha, sureste de Uruguay (Figuras 4 y 5). La Laguna de Rocha es un cuerpo de agua salobre de unos 9 mil ha de superficie, con escasa profundidad (0.6 m en promedio) que se conecta con el océano Atlántico a través de la apertura intermitente de su barra arenosa (Conde *et al.* 2015). Forma parte de una cadena de lagunas costeras salobres que se extiende por el este de Uruguay y Sudeste de Brasil. Los principales tipos de hábitat en los alrededores de la Laguna de Rocha son dunas, humedales con vegetación emergente y pastizales (Rodríguez-Gallego *et al* 2012a). Los pastizales adyacentes a la laguna son utilizados para el pastoreo del ganado vacuno y ovino durante todo el año (Figura 4 y 6). Tanto el chorlito canela como el chorlo pampa utilizan estos pastizales para alimentarse durante la primavera y buena parte del verano austral.

Los pastizales de la Laguna de Rocha se pueden clasificar en campos bajos inundables y campos altos no inundables (Figura 4 y 6). Los campos bajos inundables están ubicados sobre el margen del espejo de agua, y se inundan cuando se incrementa el nivel del agua de la laguna, usualmente durante el invierno. Los campos altos están en zonas de terreno elevado tierra adentro y no tienen contacto directo con el margen del espejo de agua (Figura 4). La mayoría de los campos inundables en la zona aledaña a la laguna de Rocha son campos naturales (i.e. sin sembrado de especies vegetales productivas) pastoreados. Los campos altos tienden a ser más secos que los inundables, y el uso del suelo puede ser campo natural o mejorado a través de la siembra de leguminosas y raigrás (Lapetina 2011). La unidad de manejo del pastoreo en todos los establecimientos cercanos a la laguna es el potrero, cuya superficie es variable, pero cuyo tipo de suelo y, estructura y composición de la vegetación son relativamente homogéneas. Cada potrero posee al menos un espejo de agua artificial

para brindar agua al ganado, y al menos una cobertura de árboles de alto porte (generalmente *Eucaliptus*) para brindar sombra y abrigo al ganado (Figura 4). La superficie y altura de la cobertura de árboles es variable entre potreros.

Figura 4. Imagen de la sección NW de la Laguna de Rocha. Contiguo al espejo de agua se observan los pastizales de la planicie de inundación (con parches dispersos de *Juncus* sp.). Al fondo y frente de la imagen se observan pastizales sobre campos de lomada (no inundables) y cortinas de árboles para sombra y abrigo del ganado. Foto: J. Aldabe

El trabajo de campo de la tesis fue llevado a cabo en dos establecimientos ganaderos de la Laguna de Rocha: La Rinconada (con 4500 ha de superficie) y Establecimiento La Laguna (con 1300 ha de superficie) (Figura 5), separados por unos 3 km. En general ambos establecimientos tienen características similares en relación a tipos de suelo, topografía, manejo y poseen campos bajos inundables y campos altos no inundables.

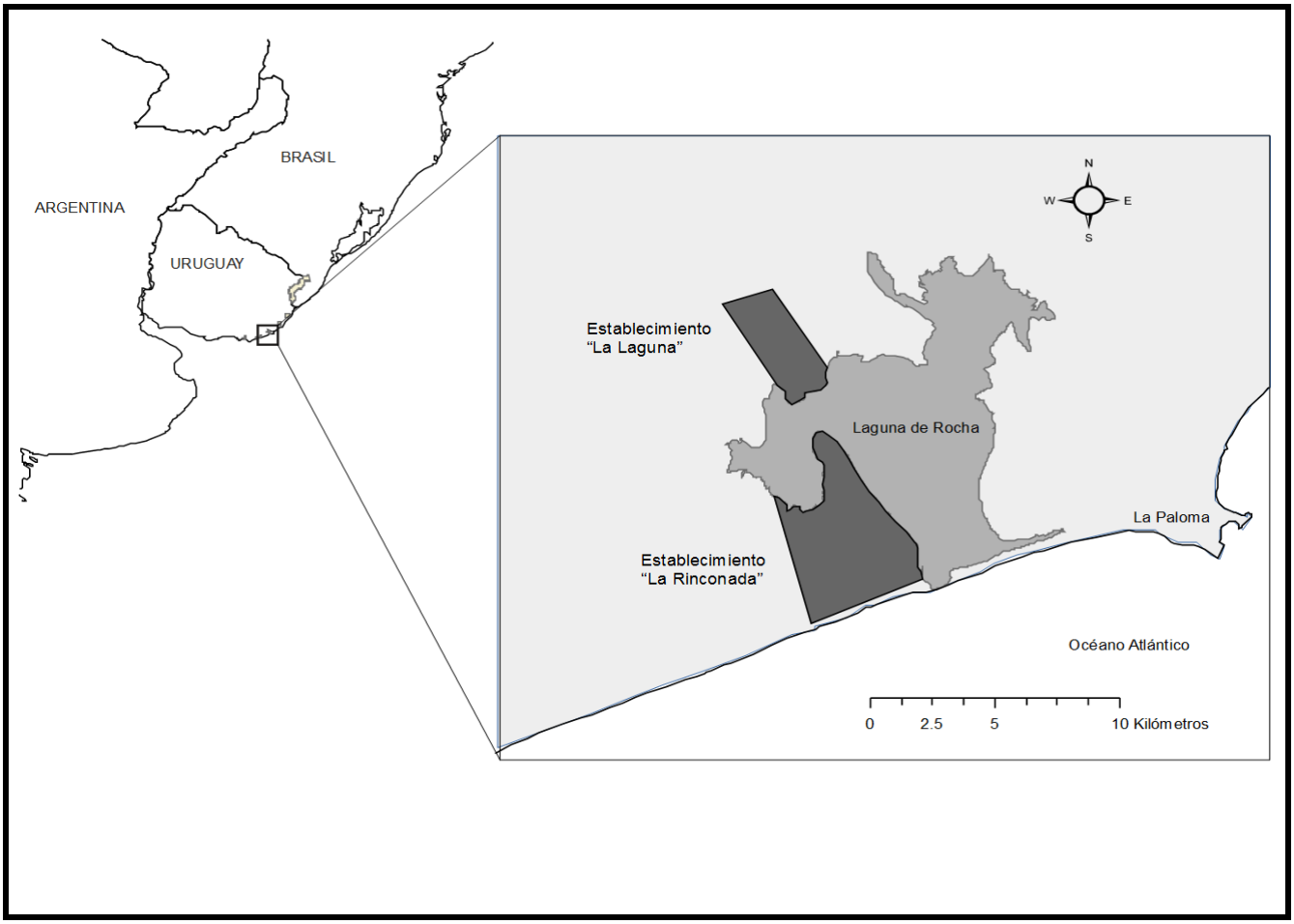


Figura 5. La Laguna de Rocha está localizada en el sureste de Sudamérica. En verde se destacan los establecimientos ganaderos en donde se realizaron los trabajos de campo de la presente tesis.

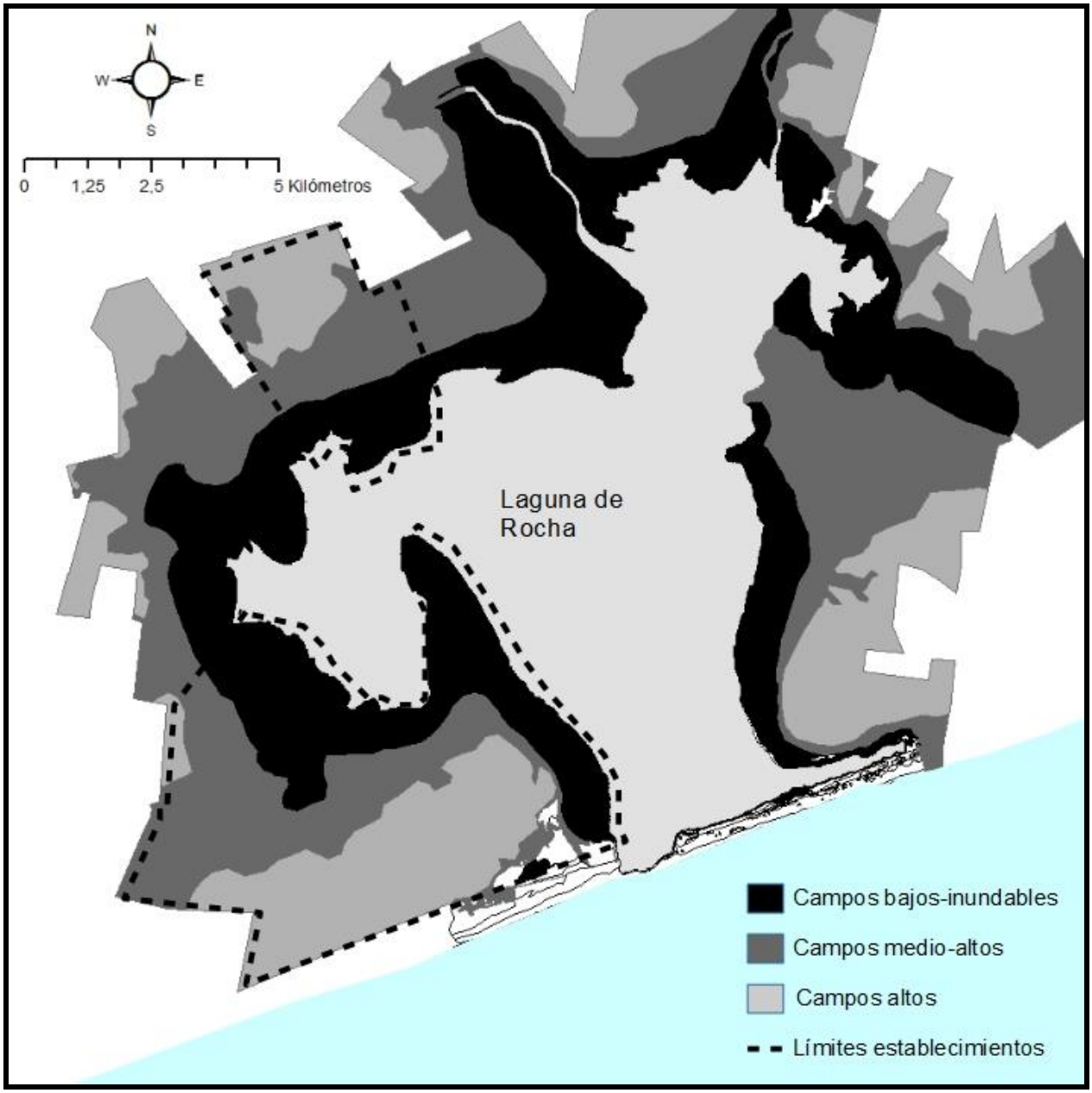


Figura 6. Unidades ambientales del área protegida Laguna de Rocha. Tomado de propuesta de Plan de manejo Laguna de Rocha (Rodríguez-Gallego *et al* 2012b)

Capítulo 2. Patrones de uso de hábitat del chorlito canela y chorlo pampa en un sitio de invernada en Uruguay

Justificación

Tal como se desarrolla y discute en la introducción de esta tesis (*Objetos de estudios*, página 9), observaciones de campo sugieren que el chorlito canela y el chorlo pampa que se alimentan en los pastizales de Argentina, Brasil y Uruguay, utilizan con mayor frecuencia algunos potreros o zonas de pasto corto (≤10 cm) en relación a otros potreros o zonas también de pasto corto (≤10 cm) en establecimientos productivos cuya superficie varía entre 1000 y 4500 has (Issach & Cardoni 2011; Blanco & Aldabe 2007; Almeida com.pers.). Esto sugiere que, además de la altura del pastizal, hay otros factores no identificados que están determinando el uso del hábitat de estos chorlos de pastizal en las áreas de invernada.

Hipótesis

La distancia a la laguna, la visibilidad de los alrededores, el tipo de pastizal y la altura del pasto influyen sobre la distribución y abundancia del chorlito canela y el chorlo pampa.

Objetivo

Detectar y describir el patrón de uso de hábitat e identificar los factores asociados a la abundancia del chorlito canela y chorlo pampa durante 4 temporadas en el Establecimiento La Rinconada, Laguna de Rocha, Uruguay.

Materiales y Métodos

Para detectar el patrón espacial y temporal de uso de hábitat se realizaron conteos simultáneos de chorlito canela y chorlo pampa en 16 potreros de la Estancia la Rinconada, Depto de Rocha (Figura

5 en Capítulo 1) en diciembre de los años 2006 a 2009 y en 2012. Ambas especies arriban a las áreas de invernada en las inmediaciones de la Laguna de Rocha en setiembre y octubre, y comienzan la migración hacia las áreas de reproducción a mediados y finales de enero (Isacch & Martínez 2003b; Almeida 2009), siendo diciembre un momento de relativa estabilidad en las abundancias locales (i.e. no hay movimientos migratorios) y por eso es el mes más adecuado para estudiar el uso de hábitat de estas especies. Los mismos 16 potreros fueron muestreados una vez en cada una de las 4 temporadas (Figura 1). Los potreros muestreados fueron seleccionados de manera de representar un rango de variación ambiental de las variables a evaluar (ver más abajo), y de maximizar la superficie muestreada del establecimiento. El establecimiento La Rinconada fue seleccionado porque ocupa aproximadamente una cuarta parte de la superficie total de los establecimientos que tienen pastizales en el margen de la laguna de Rocha (Figura 5 en Capítulo 1; Figura 1). Además, es similar al resto de los establecimientos desde el punto de vista de la estructura de la vegetación, de tipos de suelo, topografía, uso del suelo y manejo del pastoreo. En este sentido, los resultados obtenidos en este estudio pueden ser extrapolables a todos los establecimientos ganaderos de la Laguna de Rocha. La superficie promedio de los potreros muestreados es 119,5 has (SE=23,7; rango: 32 a 345 has). La forma de los potreros es típicamente cuadrada o rectangular, aunque algunos potreros tienen formas más complejas (Figura 1). En cada potrero se realizó el conteo de aves (ver más abajo) a lo largo de una transecta lineal de 700 m a 1000 m de largo que fue aleatoriamente localizada.

Las variables consideradas como potencialmente relevantes para explicar las abundancias del chorlito canela y el chorlo pampa fueron la distancia a la laguna, la altura del pasto, la obstrucción visual por coberturas forestales, el tipo y estrategia de pastoreo (más abajo se detallan los métodos empleados para registrar estas variables). Estas variables fueron seleccionadas en base a la revisión bibliográfica y discusión en el capítulo 1 sobre las variables ambientales que afectan la distribución y abundancia de chorlos y playeros de pastizal. La distancia a la laguna fue seleccionada dado que

observaciones de campo en Laguna de Rocha, Uruguay y Lagoa do Peixe, Brasil sugieren que hay una disminución en la abundancia de ambas especies conforme la distancia a la laguna aumenta (ver capítulo 1). Los potreros más cercanos a la laguna generalmente se inundan como consecuencia del aumento de las precipitaciones y el estado cerrado de la barra arenosa. Esto ocurre típicamente durante los meses de otoño e invierno, hasta que la barra es abierta y la laguna desagota hacia el océano Atlántico disminuyendo rápidamente su nivel (Conde *et al.* 2015). Los potreros más lejanos no se inundan debido a que el terreno es más elevado. Por lo tanto, a medida que aumenta la distancia a la laguna se espera un gradiente de humedad que posiblemente afecte la biomasa de invertebrados, y consecuentemente la abundancia local de estas dos especies de aves durante la primavera y el verano austral (ver en Capítulo 1 "*Selección de hábitat en aves de pastizal"*, página 4).

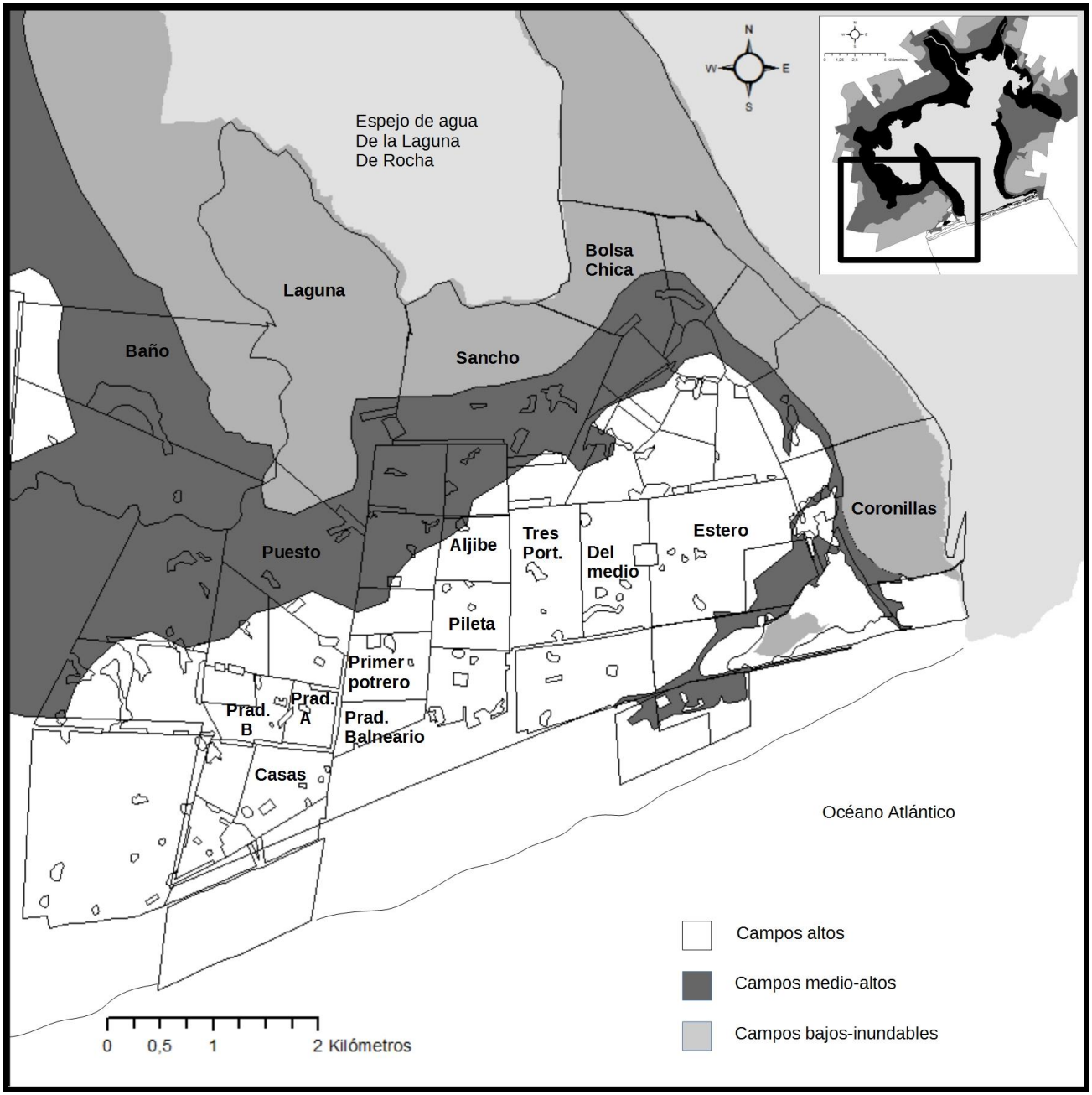


Figura 2.1. Mapa de la Laguna de Rocha destacándose la ubicación de los potreros de la Estancia La Rinconada. Los potreros con nombre fueron los muestreados entre 2006 -2008 y 2012.

Conteos de aves

En cada potrero se realizó el método de conteo por transecta lineal (Bibby *et al* 2000), en donde un observador contó todos los individuos de chorlito canela y chorlo pampa (independientemente de la distancia al observador) con la ayuda de binoculares 10x40, caminando en la mañana (entre las 7 am y 11 am) y la tarde (entre las 15 hs y las 20 hs), en condiciones climáticas favorables (i.e. se evitó

hacer conteos con lluvia y/o viento fuerte). Para minimizar la probabilidad de contar el mismo individuo dos veces, se prestó especial atención a la ubicación de las aves, contándose solo los individuos en contacto con el pastizal frente al observador (i.e. no se contaron los individuos situados a espaldas del observador). Además, para evitar contar dos veces el mismo individuo situado en frente al observador, se caminó a una velocidad moderada con el fin de dejar atrás del observador los individuos ya contabilizados. Al considerar a las aves que tenían contacto directo con el pastizal se evitó a los individuos que estaban de paso por el potrero pero no hicieron uso del mismo.

Medidas de variables ambientales

Se registró la altura del pasto, y características del paisaje y manejo del pastoreo en cada potrero muestreado. La altura del pasto fue registrada cada 100 m a lo largo de cada transecta y a partir de estas mediciones se calculó el promedio para cada potrero. Debido a que la altura del pasto en cada potrero es relativamente homogénea, la media es un métrico representativo de la altura de la vegetación de cada potrero. La distancia a la laguna fue estimada como la distancia entre el punto medio de la transecta y el punto más cercano del espejo de agua de la laguna, utilizando imágenes satelitales y el programa ArcGis 10.0 (ESRI 2010). Para estimar la cobertura forestal de cada potrero, se calculó el ángulo promedio en un radio de 700 m (medido con imagen satelital y ArcGis 10.0) ocupado por vegetación arbórea en tres puntos de la transecta (extremos y punto medio) (Figura 2). La longitud del radio fue seleccionada en base a la distancia que la cobertura forestal afectó de manera más fuerte la distribución de tres especies de chorlos de pastizal en Europa (Wilson *et al* 2013). Las variables de manejo de hábitat de cada potrero incluyeron el tipo de pastizal (natural o mejorado) y la estrategia de pastoreo (rotativo o continuo) que fueron obtenidas interrogando al administrador del establecimiento. La tabla 1 muestra una síntesis de las covariables medidas.

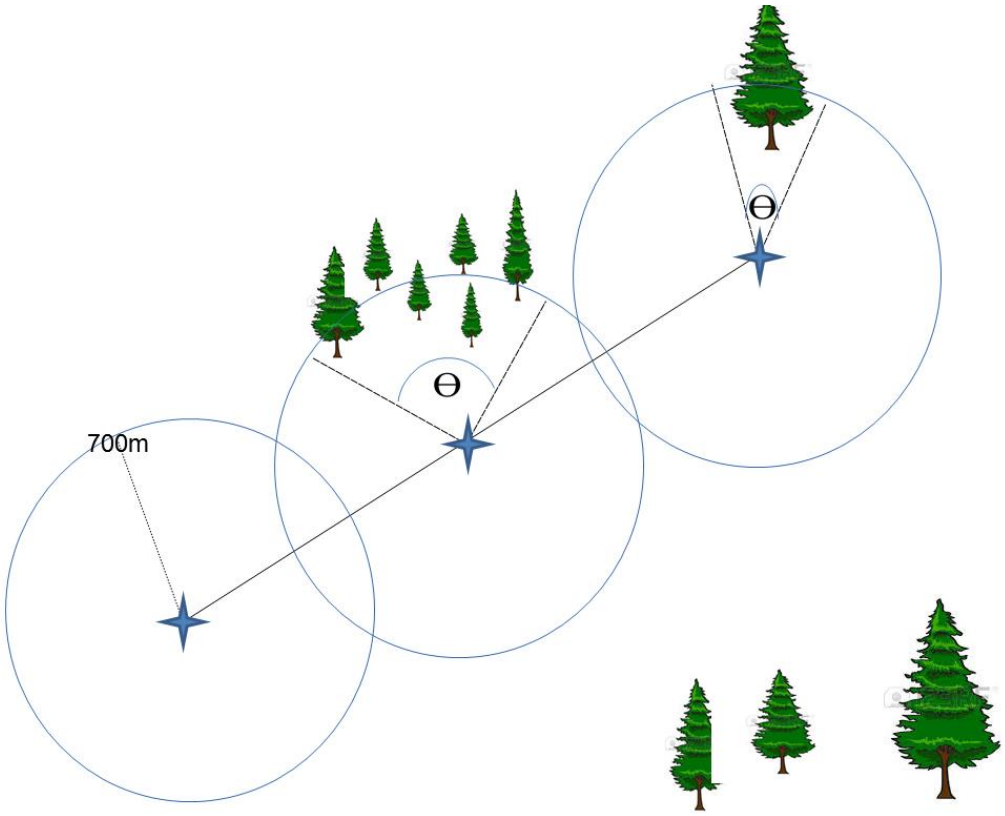


Figure 2.2. Diagrama que muestra cómo se estimó la cobertura visual por árboles como una obstrucción visual para los chorlos de pastizal. Θ es el ángulo ocupado por los árboles en un radio de 700 m. La línea recta corresponde a la transecta lineal, y las cruces corresponden al extremo inicial, punto medio y extremo final de la transecta.

Tabla 1. Covariables medidas para modelar la abundancia del chorlito canela y el chorlo pampa

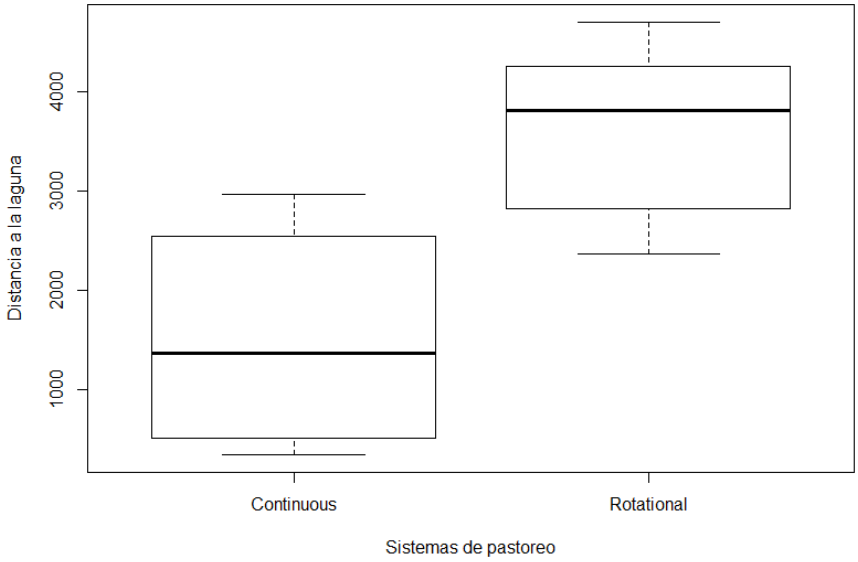
Variable	Tipo de variable	Niveles	Descripción
Altura del pastizal	Continua		Medida al cm más cercano
Superficie del potrero	Continua		
Tipo de pastizal	Factor de 2 niveles	Natural	
		Mejorado o artificial	Mejorado con especies forrajeras exóticas
Cobertura forestal	Continua		Ángulo promedio que es cubierto por forestación en tres círculos de un radio de 700 m a lo largo de cada transecta. El ángulo cubierto se convirtió a porcentaje (100% corresponde a 360º)
Distancia a la laguna	Continua		
Estrategia de pastoreo	Factor de 2 niveles	Pastoreo continuo	Pastoreo permanente a lo largo del año
		Pastoreo rotativo	Pastoreo con alternancia de ocupación y descanso a lo largo del año

Modelación estadística

Como análisis exploratorio se realizó un análisis de cluster jerárquico aglomerativo (representado generalmente como un dendrograma) para detectar similitudes de las abundancias y frecuencias de observación de ambas especies entre los potreros durante las 4 temporadas del estudio. De manera exploratoria (no analítica), se buscó asociar los clusters de potreros en términos de las variables ambientales a priori identificadas como relevantes (Tabla 1). A partir de esto, se postuló para la modelación estadística variables que potencialmente estén influyendo sobre el patrón observado (ver más abajo). Para el análisis de cluster se utilizó la distancia de Hellinger (distancia euclidiana sobre la raíz cuadrada de las abundancias relativas) para realizar la matriz de disimilitud. La distancia de Hellinger es un coeficiente de asociación (distancia) métrico y simétrico, que considera los ceros dobles como cualquier otro par (Zuur *et al* 2007). Esto es deseable dado que se consideró cero real e

informativo a dos muestras (potreros) sin aves. Para seleccionar el mejor método de clasificación aglomerativa se comparó las distancias originales con las distancias del dendrograma (distancias cofenéticas). El método que tuvo la mayor correlación de Pearson fue el seleccionado para realizar el dendrograma definitivo (Borcard *et al* 2011).

Previo a los análisis con modelos lineales generalizados, se realizaron análisis de correlación entre todas las variables explicativas numéricas para detectar aquellas que estuvieran fuertemente correlacionadas (denotada por un valor absoluto de correlación de Pearson >0.7; Dormann *et al* 2013). De este análisis resultó que la cobertura forestal estuvo fuertemente correlacionada con la distancia a la laguna (corr=0.84, t=12.6, p<0.01); por lo tanto, la cobertura forestal fue excluida de la modelación. Las asociaciones entre variables explicativas categóricas y continuas fueron evaluadas gráficamente (mediante la realización de boxplots). De este análisis gráfico resultó que uno de los dos niveles de la variable "tipo de pastizal" y "estrategia de pastoreo" (de dos niveles cada una) estuvo en campos con distancia elevada a la laguna, mientras que el otro nivel de ambas variables categóricas estuvo restringido a los potreros cercanos a la laguna (Figuras 3). Por lo tanto, considerando este desbalance de los datos, así como la elevada correlación entre la distancia a la laguna y la cobertura forestal, se optó por mantener únicamente la distancia a la laguna y altura del pasto como las variables explicativas potencialmente relevantes para comenzar la modelación de los conteos.



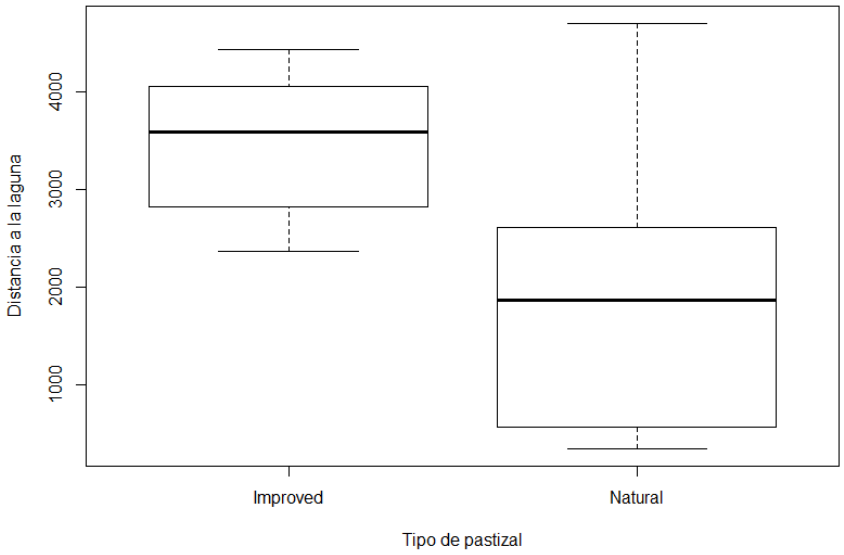


Figura 3. Arriba: boxplot del número de potreros con los dos sistemas de pastoreo en el Establecimiento La Rinconada (Rocha, Uruguay) según la distancia a la laguna. Los potreros con pastoreo continuo están, en general, cerca del espejo de agua de la laguna, mientras que los potreros con manejo rotativo del pastoreo están más alejados del espejo de agua de la laguna. Abajo: boxplot del número de potreros con los dos tipos de pastizal en la Estancia La Rinconada. Los potreros con campo natural están ubicados más cerca de la laguna en relación a los potreros mejorados.

Las variables explicativas numéricas fueron centradas y estandarizadas para comparar sus magnitudes de efecto sobre la variable de respuesta de cada modelo (Schielzeth 2010). Se realizaron

modelos lineales generalizados (GLM) separados para cada especie, empleando la abundancia (conteo de individuos) de cada especie en cada potrero y año como variable de respuesta, la función de conexión logarítmica y función de distribución de probabilidades Poisson. Frecuentemente, los GLM Poisson presentan sobre dispersión, siendo el exceso de ceros en los datos una frecuente causa de la misma (Zuur *et al* 2009). La detección de sobre dispersión de cada modelo se evaluó calculando el cociente entre la suma de los residuales de Pearson al cuadrado/grados de libertad de los residuales; este cociente deber ser ≤1 (Zuur *et al* 2009). Sin embargo, ese cociente fue claramente mayor a 1 para los GLM ajustados tanto con la distribución Poisson como con la distribución Binomial Negativa. La probable causa de este ajuste inadecuado fue exceso de ceros (con respecto al esperado según las distribuciones Poisson y Binomial Negativa), dado que el 65% de los conteos del chorlito canela y 56% de los conteos del chorlo pampa fueron ceros (Tablas 2 y 3, Resultados). Por lo tanto, se utilizaron modelos "obstáculo" (o "hurdle", en inglés) o modelos en dos partes que permiten analizar datos de conteos con excesos de ceros (Mullahy, 1986). Como el nombre lo indica, estos modelos consisten de dos partes o componentes. Un primer componente utilizando la distribución Poisson o la Binomial Negativa truncadas en cero, para modelar los conteos positivos. Un segundo componente denominado "hurdle" modela los ceros empleando una distribución binomial (Zeileis *et al* 2008). En ambos componentes del modelo se pueden emplear variables explicativas (Zuur *et al* 2009). En los modelos tipo hurdle, la naturaleza de los ceros (e.g. ceros falsos, ceros verdaderos) no es relevante (Zuur *et al* 2009) (Figura 5). La idea subyacente de los modelos de dos partes es que puede haber ciertos procesos ecológicos determinando la presencia/ausencia local, y otros (o acaso los mismos) explicando la abundancia local dado que una especie está presente (Zuur *et al* 2009).

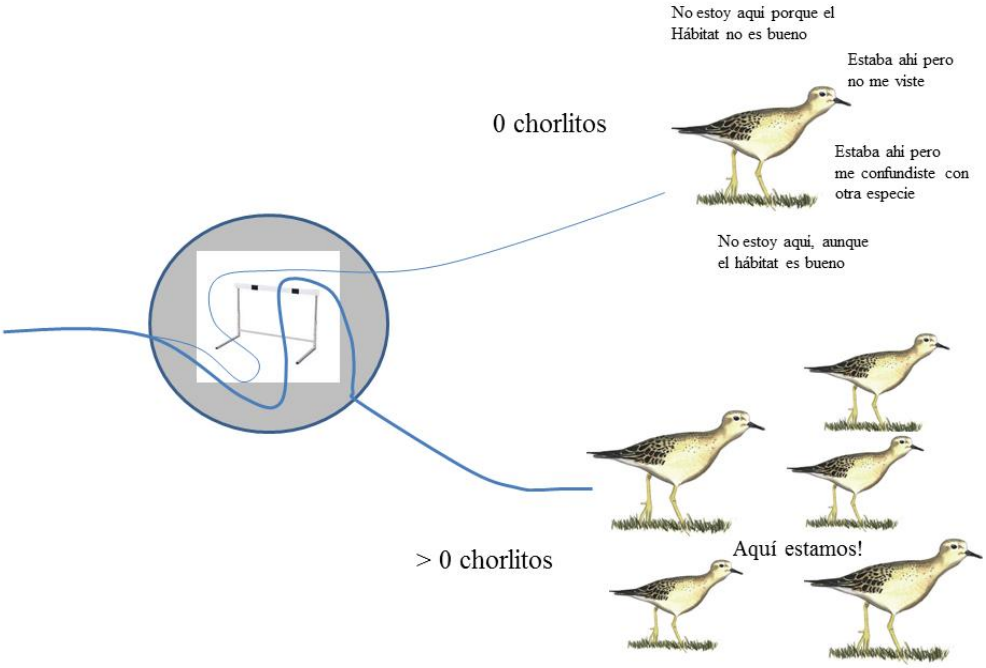


Figura 5. Esquema de modelo de dos partes, o modelo de "obstáculo". Hay dos procesos; uno es el que está causando los ceros versus valores distintos de cero, el otro proceso está explicando los conteos distintos de cero. Adaptado de Zuur *et al* (2009).

La función de distribución de probabilidades utilizada en los modelos hurdle para los conteos estrictamente positivos fue la binomial negativa, ya que el modelo con distribución Poisson siempre tuvo una elevada sobre dispersión (Zuur *et al* 2009). La superficie de cada potrero fue incluida como *offset* en todos los modelos para dar cuenta del efecto que los diferentes tamaños de potreros tienen en los conteos realizados (Fox *et al* 2015). Cuando las unidades de observación son diferentes en alguna dimensión (e.g. diferentes tamaños poblacionales, distinto tamaño de parcela o tiempo de observación) y el resultado o conteo es generalmente proporcional a esa dimensión, se debe compensar el conteo por las unidades de observación. En el caso de los conteos de chorlos, es esperable que la superficie del potrero influya sobre las abundancias, por lo que se relativizó el conteo a la superficie del potrero. Esto se logra utilizando a la variable "superficie del potrero" como un *offset*, e integrándola como un componente más del predictor lineal con pendiente 1 (Crawley 2007). Los supuestos y ajuste de cada modelo fueron evaluados con análisis gráficos de residuales

(Zuur *et al* 2009).

Los modelos estadísticos iniciales para cada especie consideraron la altura del pasto y la distancia a la laguna y su interacción. Dichos modelos fueron simplificados intentando remover los términos que fuesen estadísticamente no significativos cuando las diferencias entre los valores del Criterio de Información de Akaike (AIC; Burnham & Anderson 2002) entre dos modelos fuese menor a dos unidades (Zuur *et al* 2007). Todos los análisis estadísticos fueron realizados en R 3.2.2 (R Core Team, 2015). Los modelos hurdle fueron realizados con la librería pscl (Jackman, 2015) y los gráficos de los modelos finales ajustados con la librería visreg (Breheny & Burchett, 2012).

Resultados

Chorlito canela

Se observó agrupación (cluster) de los potreros según las abundancias y frecuencia de registros del chorlito canela durante todo el período del estudio (Tabla 2; Figura 6), indicando que en el conjunto de las temporadas el chorlito canela usó en forma diferencial los potreros . La especie fue registrada en promedio en 36% de los potreros por año (N=16). En el dendrograma se destacan dos grandes grupos de potreros (Figura 4). El cluster “d” está compuesto por potreros con 2 o 3 conteos con abundancias relativamente elevadas de chorlito canela a lo largo de buena parte del período de estudio (Figura 7; Tabla 2), que se ubican cerca del espejo de agua de la laguna (Figura 1), y que mostraron una mediana de altura del pasto inferior a 10 cm (Figura 7). El cluster “c” está compuesto por potreros con conteos de cero durante todo el período del estudio (Tabla 2); estos potreros mostraron una mediana de altura del pasto >10 cm (Figura 7) y se ubicaron relativamente lejos del espejo de agua de la laguna (Figura 1). Los clusters “a” y “b” están compuestos por potreros con conteos relativamente bajos del chorlito canela en una o dos de las cuatro temporadas estudiadas

(Tabla 2); estos potreros se ubican a una distancia relativamente lejana del espejo de agua de la laguna (Figura 1) y tuvieron una mediana de pasto corto < 10 cm durante todo el período del estudio (Figura 7). Estos resultados sugieren que tanto la altura del pasto como la distancia a la laguna son variables que influyen sobre la abundancia del chorlito canela en cada potrero. Es interesante destacar que el año 2012 mostró un patrón de agregación espacial notablemente más elevado que los otros años (Tabla 2), y que la mayoría de los potreros en los cuales no hubo registros la altura del pasto excedió los 10 cm. Sólo un 25% de los 16 potreros tuvo pasto corto <10 cm en 2012, y fue en éstos donde se observaron las aves en ese año. Esta situación fue distinta en los años previos en los cuales el porcentaje de potreros con pasto corto (<10 cm) fue 62.5% en 2006, 81% en 2007 y 87.5% en 2008. Los potreros que mostraron conteos mayores a cero entre 2006 y 2008, tuvieron el pasto alto en 2012, y no se registraron individuos (Tabla 2). Nuevamente, este resultado apoya fuertemente la importancia de la altura del pasto en el uso de potreros por parte del chorlito canela.

Tabla 2. Conteos de chorlito canela por potrero y año

Nombre del potrero	2006	2007	2008	2012
Casas	0	0	0	0
Pradera B	0	0	0	0
Pradera A	0	0	0	0
Baño	65	7	18	0
Puesto	1	54	0	0
Tres Porteras	0	0	3	0
Del Medio	0	0	0	57
Sancho	57	66	59	0
Laguna	94	4	14	0
Bolsa Chica	0	52	7	0
Estero	0	0	22	7
Coronillas	14	55	60	0
Pradera Balneario	0	0	0	0
Primer Potrero	0	0	0	0
Pileta	0	0	0	0
Aljibe	0	2	0	66
Total	231	240	183	130

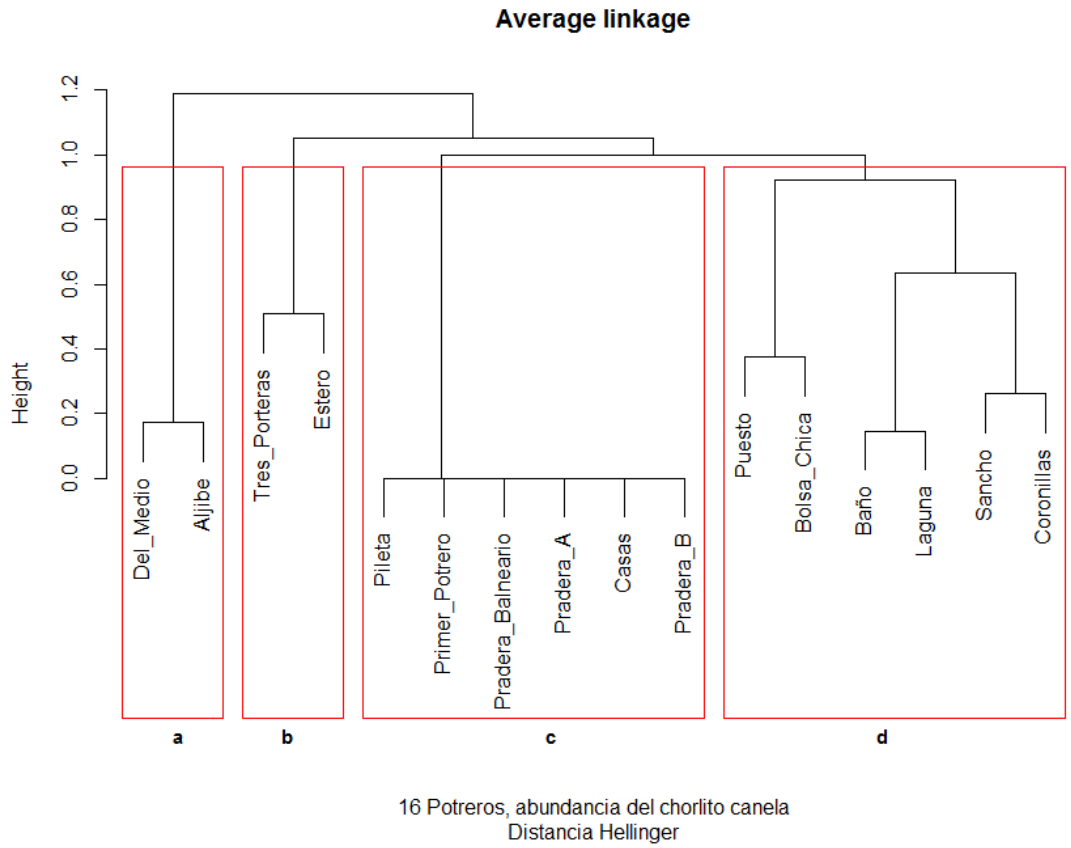


Figura 6. Dendrograma que agrupa los potreros en función de los conteos del chorlito canela. Se visualizan dos grandes grupos (“c” y “d”), determinados por las abundancias y frecuencia de observaciones mayores a cero (grupo de la derecha del diagrama). Los grupos “a” y “b” están determinados por potreros con pocos individuos y en uno o dos años.

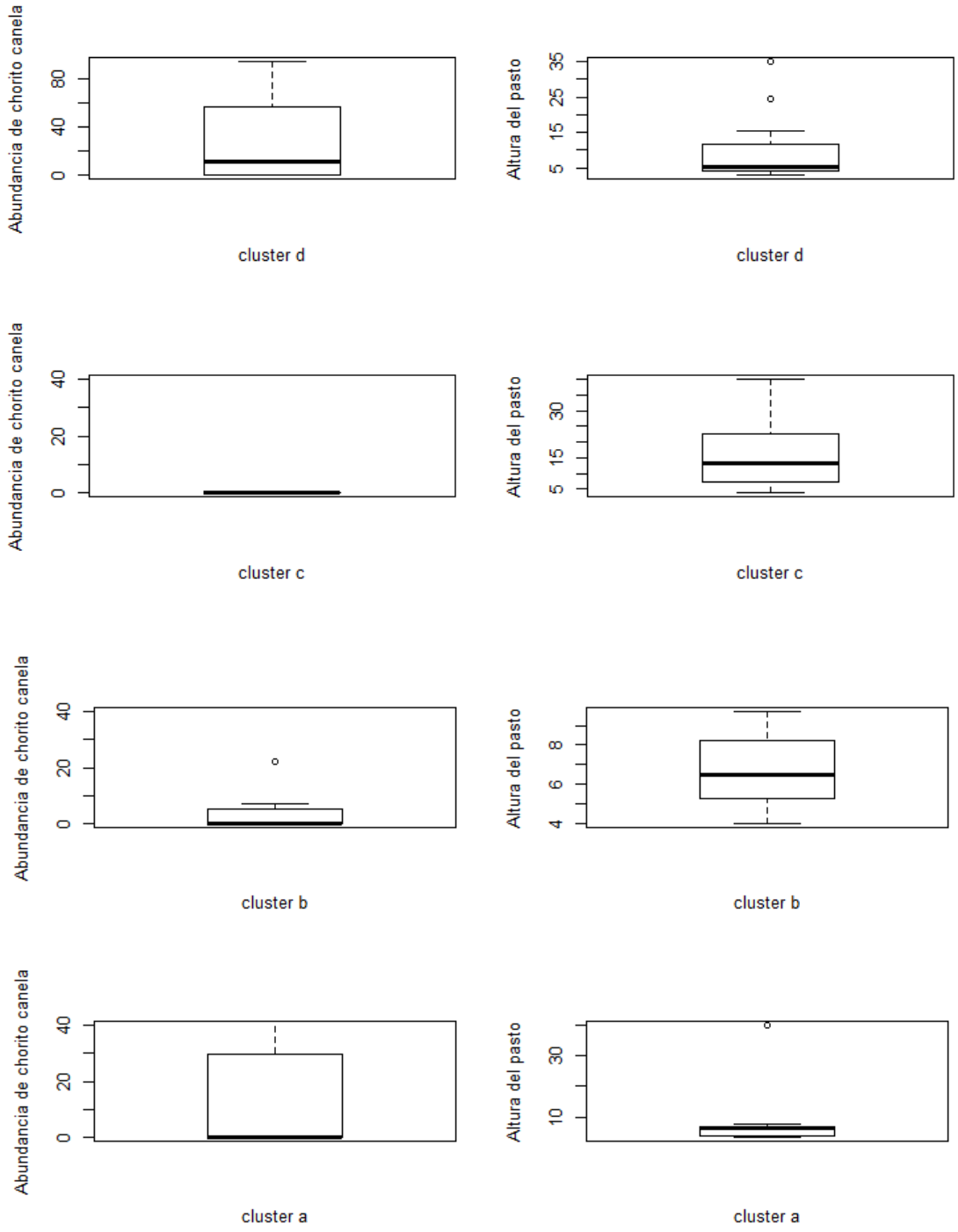


Figura 7. Boxplot de las abundancias del chorlito canela y de la altura de pastizal en cada cluster de potreros de la Figura 6. El cluster “d” se caracterizó por tener abundancias relativamente elevadas de aves y altura del pasto relativamente corta, mientras que el cluster “c” no presentó aves y la altura del pasto fue relativamente elevada. Por otro lado, los clusters “b” y “a” se caracterizaron por tener pocas aves y pasto corto.

En línea con lo observado en el análisis de cluster, el componente binomial del modelo hurdle formulado indicó que existe un efecto negativo significativo de la altura del pasto y de la distancia a la laguna sobre la probabilidad de presencia/ausencia del chorlito canela (altura del pasto Z=-3.267, p=0.01; distancia a la laguna Z=-2.048, p<0.05). Es decir que a medida que se incrementa la altura del pasto y la distancia a la laguna, la probabilidad de presencia de la especie tiende a disminuir (Tabla 3; Figura 8). La magnitud del efecto de la altura del pasto sobre la presencia del chorlito canela fue 73% (-2.34/-1.35) mayor que la magnitud del efecto de la distancia a la laguna (Tabla 3). El componente de conteos del modelo no mostró a ninguna de estas variables con un efecto en las diferencias de las abundancias (Tabla 3).

Tabla 3. Coeficientes del modelo hurdle para el chorlito canela

Coeficientes del modelo de conteo (binomial negativa truncada con log como función de conexión)				
	Estimate	Std. Error	z value	Pr(>|z|)
(Intercepto)	-2.3440	0.7132	-3.286	0.00102**
Altura del pasto	-1.3503	1.0222	-1.321	0.18652
Coeficientes del modelo cero hurdle (binomial con logit como función de conexión)				
	Estimate	Std. Error	z value	Pr(>|z|)
(Intercepto)	-8.1472	1.0617	-7.674	1.67e-14***
Distancia a la laguna	-1.5437	0.7539	-2.048	0.04058*
Altura del pasto	-6.1441	1.8805	-3.267	0.00109**

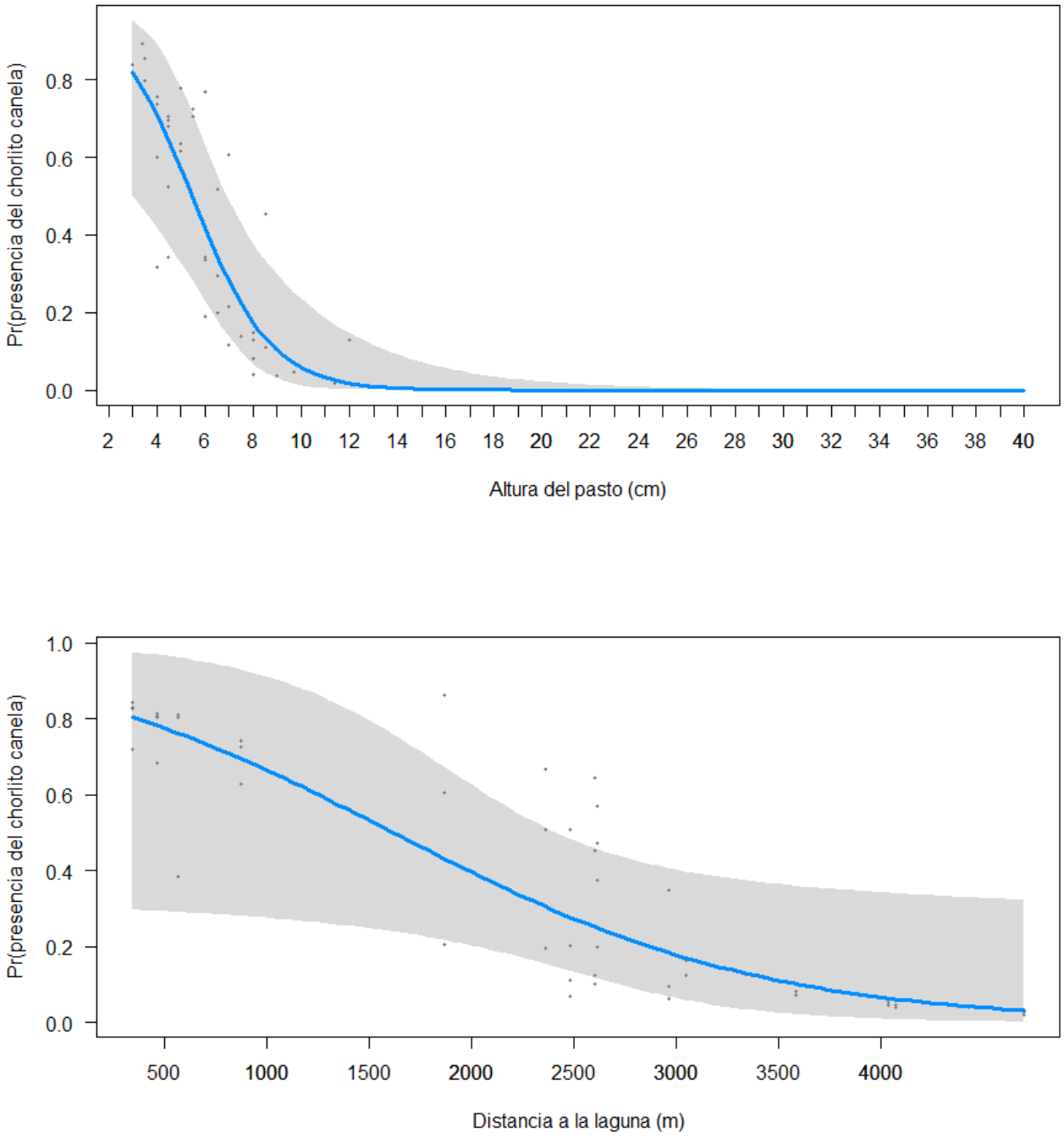


Figura 8. Gráfico del modelo final ajustado hurdle que muestra la probabilidad de presencia del chorlito canela en función de la altura del pasto (arriba) y distancia a la laguna (abajo). Los puntos grises son los residuales, la banda gris corresponde al intervalo de confianza y la línea azul corresponde a la media estimada. Ambas variables están centradas y estandarizadas, y por ende el valor cero corresponde al valor promedio de las variables explicativas. Para la altura del pastizal el valor promedio (cero) es 11,5 cm, y para la distancia a la laguna 2561 m.

Chorlo pampa

Similar al patrón observado en el dendrograma del chorlito canela, se observó estructura en la presencia/ausencia del chorlo pampa y en las abundancias entre potreros (Figura 9). La composición de los clusters fue idéntica al dendrograma del chorlito canela (Figuras 6 y 9). Sin embargo, el número promedio de potreros ocupados por el chorlo pampa fue 43.75%, un poco mayor a la ocupación del chorlito canela durante los cuatro años de muestreo. Considerando todas las temporadas, en 6 potreros se observó a la especie en tres de los cuatro años del período del estudio (Tabla 4). Estos potreros son agrupados por el análisis de cluster (cluster "d", Figura 9) y corresponden a potreros próximos al espejo de agua de la laguna (Figura 1) y con pasto corto en los años en los cuales hubo registros positivos del chorlo pampa (Figura 10). En la gran mayoría de los potreros que conforman el cluster "c" del dendrograma no se contabilizó ningún ave; en estos potreros la altura del pasto tuvo una mediana mayor a 10 cm (Figura 10) o los potreros estuvieron ubicados a una distancia lejana del espejo de agua de la laguna (Tabla 4; Figura 1). Los clusters "a" y "b" están compuestos por potreros con la mitad de los conteos con abundancias relativamente elevadas y la otra mitad de los conteos sin aves. (Tabla 4; Figura 10); estos potreros se ubican a una distancia intermedia del espejo de agua de la laguna (Figura 1) y tuvieron una mediana de pasto corto <10 cm durante todo el período del estudio (Figura 10). Estos resultados sugieren que tanto la altura del pasto como la distancia a la laguna son variables que influyen sobre la abundancia del chorlo pampa en cada potrero. Al igual que el chorlito canela, en el año 2012 las aves se concentraron en los únicos potreros con pasto corto (Tabla 4; Figura 7), y no utilizaron potreros que sí utilizaron durante las tres temporadas previas, que tuvieron una altura del pasto >10 cm en 2012. Nuevamente, este resultado apoya fuertemente la importancia de la altura del pasto en el uso de potreros por parte del chorlo pampa.

Tabla 4. Conteos de diciembre del chorlo pampa por potrero y por año.

Nombre del potrero	2006	2007	2008	2012
Casas	0	0	0	0
Pradera B	0	0	0	0
Pradera A	0	0	0	0
Baño	100	64	152	0
Puesto	39	131	46	0
Tres Porteras	0	0	25	0
Del Medio	0	0	29	273
Sancho	30	65	198	0
Laguna	201	91	27	0
Bolsa Chica	1	92	22	0
Estero	1	0	155	143
Coronillas	2	157	118	0
Pradera Balneario	0	0	0	557
Primer Potrero	0	30	0	0
Pileta	0	0	0	0
Aljibe	0	54	0	253
Total	374	684	772	1226

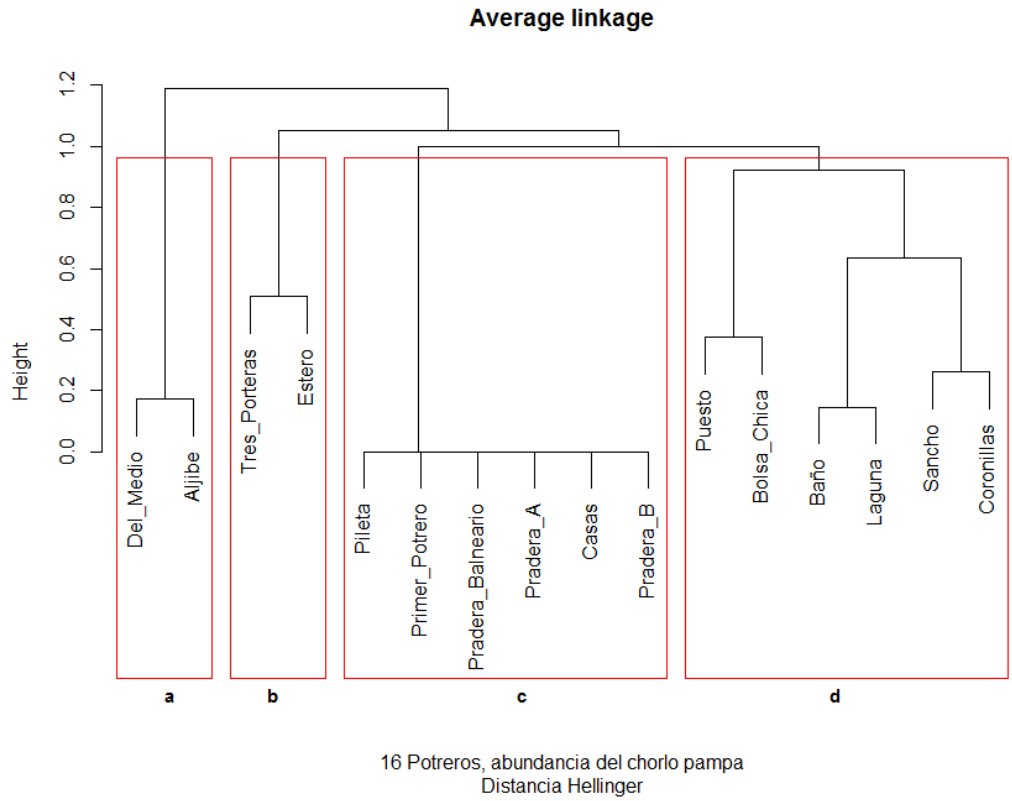


Figura 9. Dendrograma del chorlo pampa en donde se diferencian tres grupos de potreros según la ocupación a lo largo del período de estudio y las abundancias. El cluster “d” esta determinado por potreros que mostraron conteos positivos en tres de los cuatro años del período del estudio, el cluster “c” está determinado por potreros con nula ocupación del chorlo pampa, y los clusters “a” y “b” estuvieron conformados, en su mayoría, por potreros con abundancias elevadas en el año 2012.

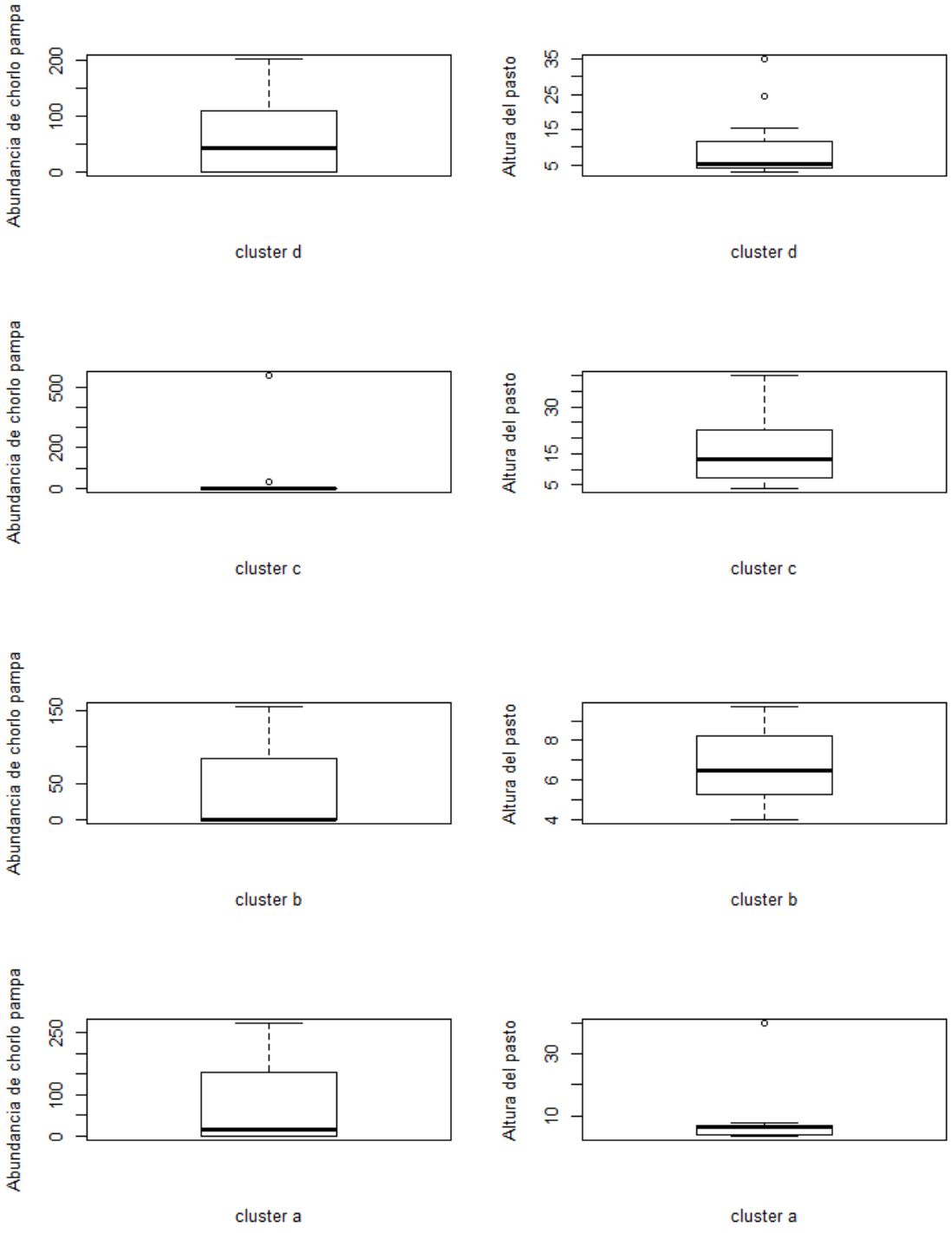


Figura 10. Boxplot de las abundancias del chorlo pampa y la altura del pastizal para cada cluster de potreros identificados en el dendrograma de la Figura 9. El cluster “d” se caracterizó por tener abundancias de chorlo pampa relativamente grandes y pasto corto en la mayoría de los conteos. El cluster “c” se caracterizó por tener muy pocos registros de aves y altura del pasto superior a 10 cm. Los cluster “b” y “a” se caracterizaron por tener pasto corto (<10 cm) y con una mediana de número de individuos relativamente baja.

Coincidentemente con el chorlito canela, la altura del pasto y la distancia a la laguna tuvieron un efecto significativo sobre la probabilidad de presencia del chorlo pampa, y también explicaron las diferencias de abundancia entre los conteos (Tabla 5). El efecto de cada variable explicativa depende del valor de la otra variable, es decir, la interacción entre ambas variables fue estadísticamente significativa. Se observó que el efecto de la distancia a la laguna sobre la probabilidad de presencia del chorlo pampa varía con la altura del pasto. Cuando el pasto es corto, a medida que aumenta la distancia a la laguna, disminuye la probabilidad de presencia de la especie, pero cuando el mismo está largo, la distancia a la laguna no afecta la probabilidad de presencia del chorlo pampa (Figura 11). Los puntos de corte para visualizar gráficamente esta interacción fueron -0.7 (pasto muy corto) y 0.4 (pasto alto) en la escala estandarizada y centrada de la variable altura del pasto (rango: -0.85 a 2.8). Por otro lado, el efecto de la altura del pasto es marcado (a medida que aumenta la altura del pasto disminuye la probabilidad de presencia del chorlo pampa) a distancias cercanas y medianamente cercanas a la laguna. Sin embargo, las probabilidades de presencia del chorlo pampa en potreros lejanos a la laguna fueron cercanas a cero independientemente de la altura del pasto (Figura 12). Los puntos de corte de distancia a la laguna para visualizar gráficamente esta interacción fueron -1.5 (cerca), 0.03 (distancia intermedia) y 1.3 (lejos) en la escala estandarizada y centrada de la variable distancia a la laguna (rango: -1.5 a 1.53).

Tabla 5. Coeficientes del modelo hurdle para el chorlo pampa

Coeficientes del modelo de conteo (binomial negativa truncada con log como función de conexión)				
	Estimate	Std. Error	z value	Pr(>|z|)
(Intercepto)	-0.3765	0.4575	-0.823	0.4106
Altura del pasto	-0.8969	0.7545	-1,189	0.2345
Distancia a la laguna	2.4236	0.5936	4.083	4.45e-05***
Altura del pasto:Distancia a la laguna	2.2911	0.8963	2.556	0.0106*

Coeficientes del modelo cero hurdle (binomial con logit como función de conexión)				
	Estimate	Std. Error	z value	Pr(>|z|)
(Intercepto)	-5.8929	0.5666	-10.401	<2E-16***
Altura del pasto	-3.8179	1.1724	-3,257	0.00113**
Distancia a la laguna	-0.4086	0.6292	-0.649	0.51605
Altura del pasto:Distancia a la laguna	2.7639	1.1505	2.402	0.01630*

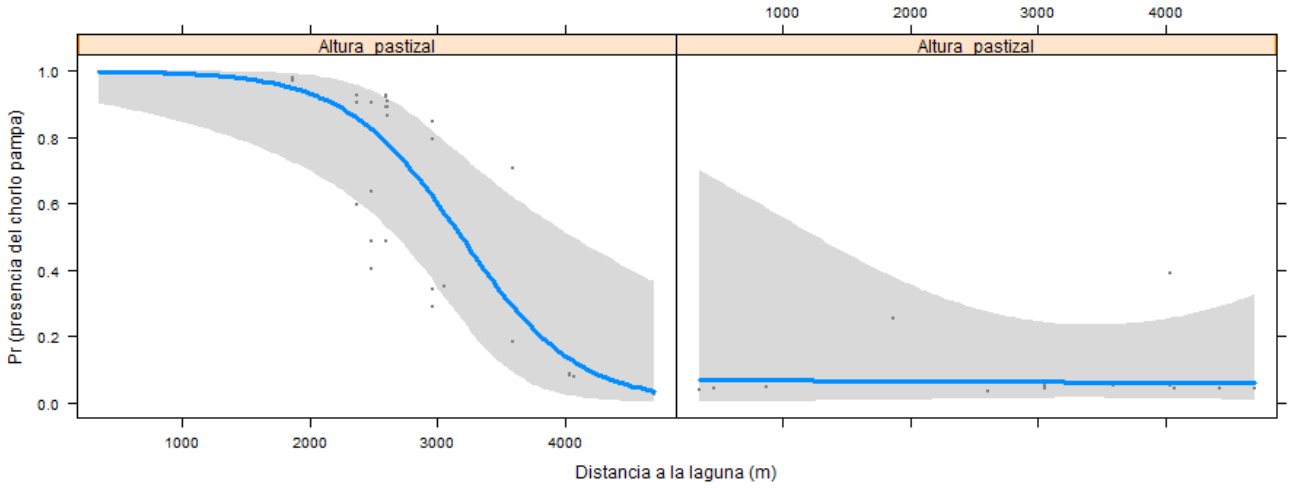


Figura 11. Ajuste del modelo hurdel, componente binomial, para el chorlo pampa. Se observa una interacción entre la altura del pasto y la distancia a la laguna. Cuando el pasto está corto (panel de la izquierda), hay un efecto negativo de la distancia a la laguna sobre la probabilidad de presencia del chorlo pampa. Si el pasto está alto (panel de la derecha), no existe un efecto de la distancia a la laguna sobre la probabilidad de presencia del chorlo pampa. Ambas variables están centradas y estandarizadas, y por ende el valor cero corresponde al valor promedio de las variables explicativas. El valor promedio de la distancia a la laguna es 2561 m.

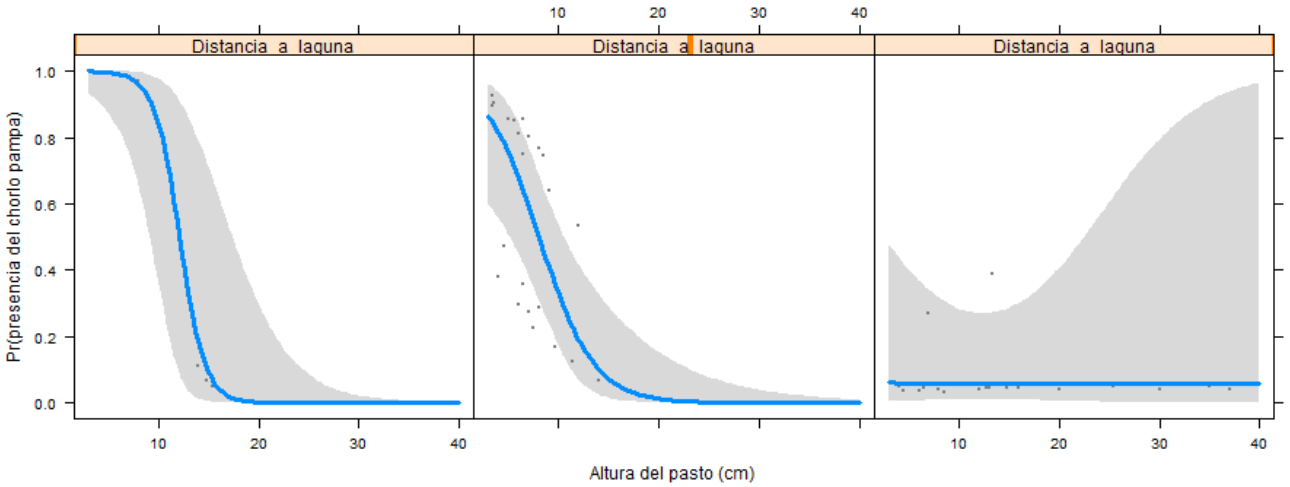


Figura 12. Ajuste del modelo hurdle, componente binomial, del chorlo pampa. Se observa el efecto de la altura del pastizal sobre la probabilidad de presencia del chorlo pampa. Cuando el pasto es corto y la distancia a la laguna es cercana o medianamente cercana (paneles de la izquierda y centro, respectivamente), la probabilidad de presencia del chorlo pampa es elevada. Sin embargo, en potreros lejanos a la laguna, la altura del pasto no afecta la probabilidad de presencia del chorlo pampa, siendo ésta cercana a cero (panel de la derecha). Todas las variables explicativas del modelo fueron centradas y estandarizadas. Para la altura del pastizal el valor promedio (cero) es 11,5 cm.

Se observó un efecto negativo de la altura del pastizal sobre la probabilidad de presencia de ambas especies. Sin embargo, se observaron diferencias en el umbral de altura del pastizal que favorece la presencia de éstas. La probabilidad de presencia del chorlito canela tiende a cero una vez la altura del pasto supera los 10 cm de altura, es moderada con alturas de 6 cm y es máxima entre 3 y 4 cm de altura del pasto (Figura 13). Por otro lado, el chorlo pampa utiliza un rango mayor de altura del pasto en relación al chorlito canela: a partir de los 15 cm de altura la probabilidad de presencia de la especie tiende a cero, es moderada con 8 cm y es máxima con 3 a 4 cm de altura del pasto. Al igual que el chorlito canela, las probabilidades más altas del chorlo pampa ocurren cuando la altura del pastizal es de 3 a 4 cm y es moderada con unos 8 cm de altura (Figura 13).

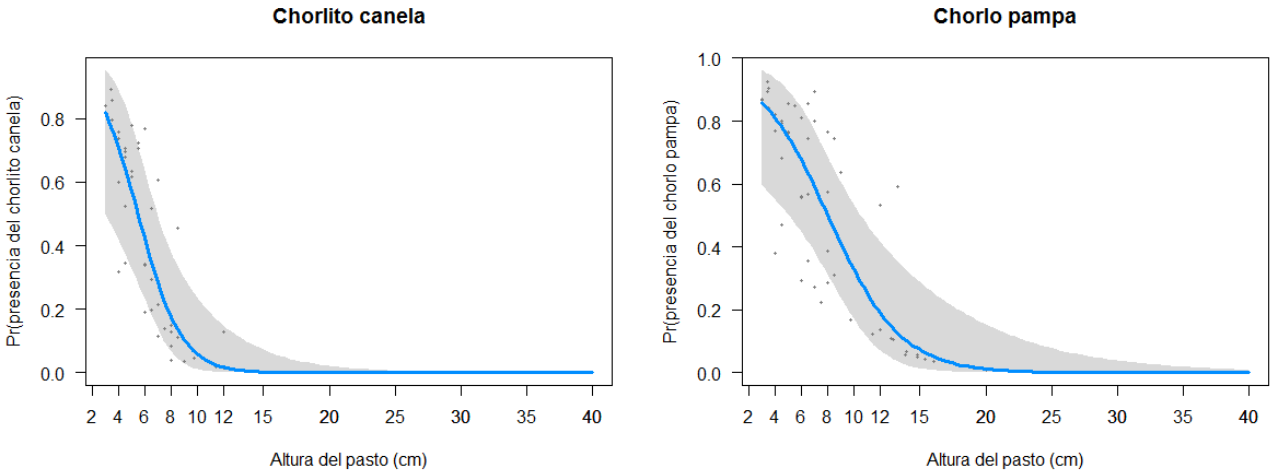


Figura 13. Modelos de probabilidades de ocurrencia del chorlito canela y chorlo pampa en función de la altura del pastizal (dado que para el chorlo pampa el efecto de la altura del pastizal varía según la distancia a la laguna se consideró la función a una distancia de la laguna de 2605 m).

El efecto de la distancia a la laguna sobre la probabilidad de presencia de ambas especies también resultó ser diferente entre ellas. La caída de la probabilidad de presencia del chorlito canela conforme la distancia a la laguna aumenta es más acentuada que en el chorlo pampa (Figuras 8 y 11). Si el pasto es suficientemente corto, la probabilidad de presencia del chorlo pampa es elevada hasta los 3000 m de la laguna (probabilidad mayor a 0,6). Sin embargo, para el chorlito canela la probabilidad de presencia es alta y moderada (entre 0,5 y 1) hasta los 1500 m; a partir de esta distancia la probabilidad de presencia del chorlito canela es bastante baja.

Finalmente, se observó una correlación positiva entre la abundancia del chorlito canela y el chorlo pampa (cor=0.77, t=9.28, $p < 0.01$). Sin embargo, en todos los potreros con presencia de chorlito canela se registró al chorlo pampa, pero no en todos los potreros con registros del chorlo pampa se observó chorlito canela. Esto sugiere un mayor interés del chorlito canela por dicha asociación interespecífica (Tablas 3 y 4; Figura 14).

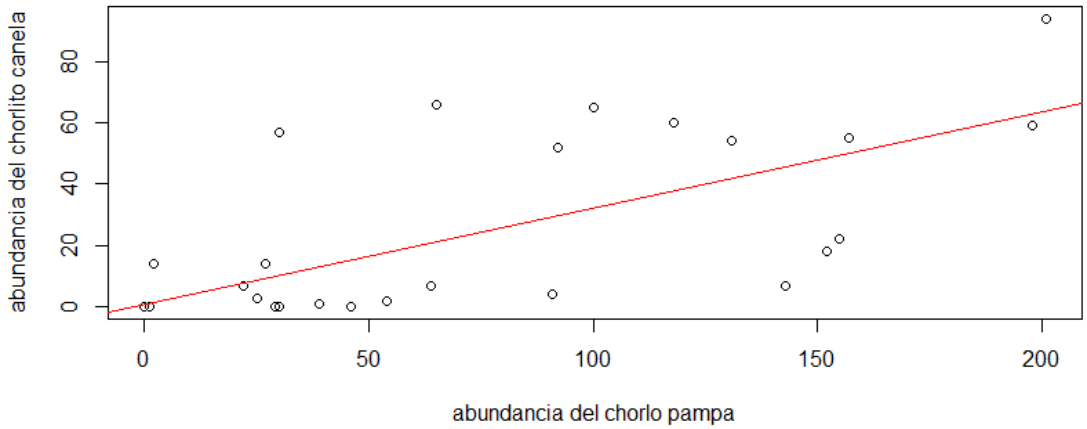


Figura 14. Relación positiva entre las abundancias locales del chorlito canela y el chorlo pampa en la laguna de Rocha entre 2006-2008 y 2012 (cor=0.77, t=9.28, p < 0.01)

La cobertura forestal no fue incluida en la modelación estadística de ninguna de las especies por estar fuertemente correlacionada con la distancia a la laguna (cor=0.84, t=12.266, p< 0.01). De igual manera que la distancia a la laguna, la cobertura forestal tuvo una correlación negativa y significativa tanto con el chorlito canela (corr=-0.40, t=-3.4975, p< 0.01; Figura 15) como con el chorlo pampa (cor=-0.38, t=-3.207, p<0.01; Figura 16).

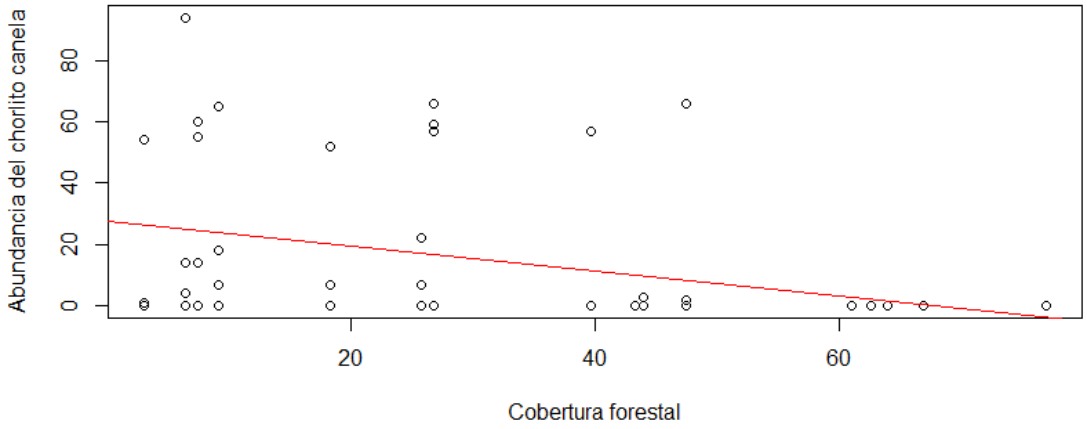


Figura 15. Correlación entre la abundancia del chorlito canela y la cobertura forestal en la laguna de Rocha entre 2006-2008 y 2012. Se observa una disminución de la abundancia del chorlito canela conforme aumenta la cobertura forestal de los potreros.

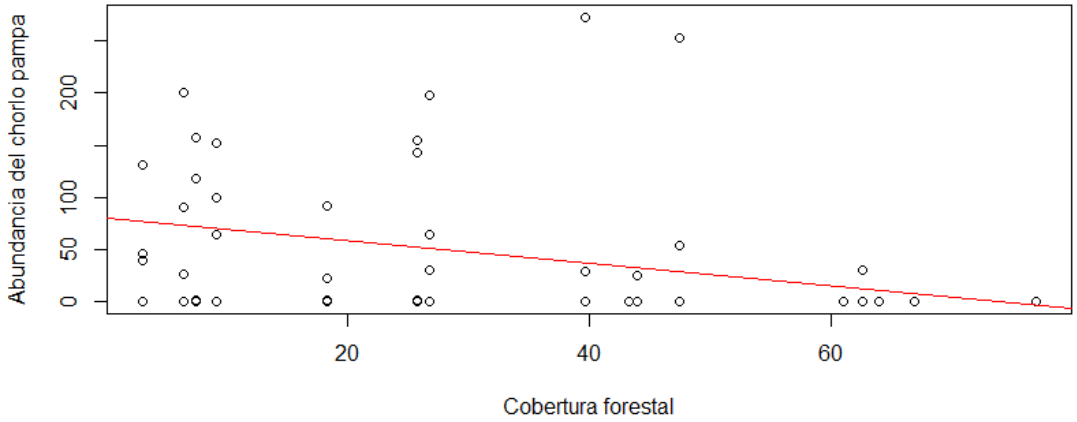


Figura 16. Correlación entre la abundancia del chorlo pampa y la cobertura forestal en la laguna de Rocha entre 2006-2008 y 2012. Se observa una disminución de la abundancia del chorlo pampa conforme aumenta la cobertura forestal.

Aunque el tipo de pastizal (mejorado o natural) no fue incluido en la modelación estadística debido a la covariación del tipo de pastizal con la distancia a la laguna, es de interés para objetivos de conservación y producción ganadera conocer si estas especies utilizan pastizales mejorados o rechazan este uso del suelo. En primer lugar se destaca la correlación entre la altura del pasto y el tipo de pastizal: los potreros mejorados tuvieron una altura del pastizal generalmente alta (>10 cm). De los 64 conteos realizados durante el período de estudio (16 conteos por año), el 22% fueron potreros mejorados con altura del pasto >10 cm y sin registros del chorlito canela y solo un registro del chorlo pampa. Otro 22% fueron conteos en potreros mejorados pero con altura del pasto <10 cm; de éstos, cuatro potreros tuvieron abundancias de aves entre 2 y 66 chorlitos canela, y 6 potreros tuvieron abundancias de chorlo pampa entre 1 y 253 individuos.

Discusión

La altura del pasto y la distancia a la laguna fueron identificadas como variables determinantes del uso de hábitat del chorlito canela y el chorlo pampa: a medida que se incrementa la altura del pasto y la distancia a la laguna, la probabilidad de presencia del chorlito canela y la abundancia del chorlo

pampa y su probabilidad de presencia disminuyeron. Además, la magnitud del efecto de la altura del pasto fue mucho mayor que la magnitud del efecto de la distancia a la laguna.

Consistente con los patrones de uso de hábitat de las aves de pastizal, la altura de la vegetación tuvo un rol muy importante en determinar el uso del hábitat del chorlito canela y el chorlo pampa (Devereux *et al* 2004; Atkinson *et al* 2004, 2005; Fisher & Davis 2010), como ya había sido reportado. (Lanctot *et al* 2002; Isacch & Martínez 2003a; Almeida 2009; Isacch & Cardoni 2011). Sin embargo, este es el primer estudio que monitorea por varios años las mismas áreas, permitiendo detectar variaciones interanuales en la presencia/ausencia de ambas especies, conforme la altura de la vegetación varió entre años. Esto fue particularmente evidente en el año 2012, que estuvo afectado por un régimen de lluvias muy intenso durante los meses previos al muestreo (precipitación acumulada noviembre-diciembre: 2006: 200.6 mm; 2007: 90.5 mm; 2008: 72.4 mm; 2012: 255.5; Fuente: Instituto Uruguayo de Meteorología). Esto promovió un crecimiento anormal de la altura del pasto (mayor a 15 cm) en la gran mayoría de los potreros del establecimiento en 2012 y consecuentemente ambas especies se concentraron en unos pocos potreros en donde el pasto estaba corto a raíz de una elevada carga de pastoreo de ganado. Los potreros utilizados regularmente las temporadas (años) anteriores, tenían pasto alto y no fueron utilizados por estas especies en 2012. Ello sugiere que es poco probable que hayan "factores intrínsecos" asociados a estos potreros y no medidos que afecten de forma importante el uso del hábitat por estas especies. En este sentido, el presente trabajo confirma la importancia de la altura del pasto en determinar el uso de hábitat de los chorlos y playeros de pastizal (Colwell & Dodd 1995, 1997) y de las aves en general (Fisher & Davis 2010). Además, por primera vez para ambas especies se presenta la máxima y óptima altura del pasto, información sumamente valiosa para el manejo del hábitat.

El presente trabajo agrega una variable más que afecta el uso de hábitat del chorlito canela y chorlo

pampa en las áreas de invernada. En este trabajo se ha demostrado que la distancia a la laguna es una variable que afecta el uso de hábitat de ambas especies. Los potreros cercanos a la laguna fueron más utilizados por estas especies en comparación con los potreros más alejados, patrón que no había sido reportado aun para ninguna de las lagunas costeras que utilizan estas especies en el sureste de Uruguay y sur de Brasil. Sin embargo, se observó que, en el caso del chorlo pampa, el efecto de la distancia a la laguna está determinado por la altura del pasto y viceversa. Esta interacción de variables no fue observada en el chorlito canela, lo cual posiblemente se explique por el menor número de registros (muestras con conteos positivos) logrados para esta especie. Cabe destacar que Blanco *et al* (1993) observaron en la Provincia de Buenos Aires, Argentina, que las abundancias del chorlito canela y del chorlo pampa disminuyeron conforme aumentó la distancia a la costa del Río de la Plata.

Las abundancias del chorlito canela y chorlo pampa en las zonas circundantes a la Laguna de Rocha tuvieron una correlación muy elevada. Aunque esta asociación ya había sido reportada (Blanco *et al* 1993; Myers 1980; Isacch & Martínez 2003a), no hay reportes durante períodos prolongados. Isacch & Martínez (2003a) sugieren que esta asociación podría tener relación con la reducción del riesgo de depredación de ambas especies. Por su lado, Myers (1980) reporta que los chorlos pampas realizan llamadas de alarma cuando se aproximaba un depredador, y que los chorlitos canela, de manera silenciosa, volaban junto con los chorlos pampas. En el presente trabajo, se observó que los chorlitos canelas estuvieron siempre asociados a los chorlos pampas, pero la presencia de chorlos pampas no está necesariamente asociada a chorlito canela, lo cual podría sugerir que el chorlito canela se aprovecha del "paraguas protector" del chorlo pampa. En este sentido, se ha reportado en las áreas de reproducción que el chorlito canela nidifica cerca del chorlo ártico *Pluvialis squatarola,* aprovechando su comportamiento antidepredador (Paulson & Erckmann 1985).

Ciertos aspectos del paisaje de las zonas de pastizales como la cobertura forestal, han influido en el uso de hábitat de chorlos de pastizal, observándose menores frecuencias de ocupación en las proximidades de bordes de forestación y pendientes pronunciadas (Wilson *et al* 2013; Douglas *et al* 2014b). Estas relaciones pueden reflejar la necesidad de los chorlos de ocupar hábitats con alta visibilidad de los alrededores que permitan una rápida detección de los depredadores que se aproximan (Ydenberg *et al* 2002; Wilson *et al* 2013). La cobertura forestal no pudo ser modelada estadísticamente en esta tesis, dado que covaría fuertemente con la distancia a la laguna (i.e. distancias cercanas a la laguna tienen valores bajos de cobertura forestal, y distancias mayores a la laguna tienen valores elevados de cobertura forestal). Por lo tanto, no se puede descartar que el mecanismo subyacente al efecto de la distancia a la laguna sea la cobertura forestal, cuyos valores elevados coinciden con menores probabilidades de registro del chorlito canela y chorlo pampa, lo cual debería ser estudiado en detalle. El tipo de pastizal tampoco fue modelado por covariar también con la distancia a la laguna. No obstante, se observaron números relativamente grandes de chorlito canela y chorlo pampa en potreros mejorados en cobertura cuya altura de vegetación fue menor a 10 cm. Las abundancias más elevadas de ambas especies en potreros mejorados se observaron en 2012, cuando los potreros con campo natural tenían el pasto alto. No obstante, el chorlito canela utilizó un potrero mejorado en 2007 y otro en 2008. El chorlo pampa también utilizó potreros mejorados en 2007 y 2008, con abundancias relativamente grandes, aunque no tan elevadas como en 2012. Estas observaciones son congruentes con registros de la especie en hábitats de invernada que no son de pastizal tales como arrozales en sus fases iniciales del cultivo (Blanco *et al* 2006; Aldabe & Rocca 2010). Por lo tanto, es posible que la distribución y abundancias locales de estas especies se favorezcan de determinados cultivos y manejos poco intensivos como mejoramientos en cobertura de pastizales naturales. Estos aspectos de las prácticas agronómicas dependen de las decisiones de los productores agropecuarios, que podrían ser apoyadas por subsidios u otros estímulos.

Los mecanismos subyacentes a los efectos identificados aún permanecen sin determinar. En este sentido, si las aves prefieren pastizales cortos porque hay una mayor abundancia de alimento será abordado en el siguiente capítulo de la presente tesis. En el mismo capítulo, el mecanismo subyacente al efecto de la distancia a la laguna también será abordado. La abundancia de invertebrados en pastizales puede estar afectada por la humedad del suelo, con hábitats más secos tendientes a albergar menores abundancias de invertebrados (Green & Cadbury 1987; McCracken *et al* 1995; Eglington *et al* 2010). En este sentido, los potreros cercanos a la laguna que se inundan pueden albergar mayores biomasas de invertebrados que los potreros más lejanos, lo cual puede explicar el patrón observado. La asociación entre el chorlito canela y chorlo pampa ha sido demostrada cuantitativamente (Blanco *et al*. 1993; éste capítulo), y el mecanismo subyacente podría consistir en la utilización del paraguas protector del chorlo pampa por parte del chorlito canela. Estudios comportamentales tendientes a confirmar esta hipótesis serán abordados en el capítulo 4 de la presente tesis.

Los resultados obtenidos en el presente capítulo señalan que la altura del pasto es la variable más importante en determinar el uso de hábitat del chorlito canela y el chorlo pampa. En establecimientos ganaderos, la altura del pasto es determinada, en buena medida, por la carga de ganado. No obstante, la altura del pasto también dependerá de la interacción entre la carga de ganado, la productividad de biomasa de pasto y el tiempo de ocupación y descanso de pastoreo de cada potrero. Por lo tanto, los resultados aquí obtenidos podrían ser utilizados en el diseño del plan de manejo del hábitat de ambas especies durante la época de invernada en el área protegida Laguna de Rocha. Los aspectos de manejo del hábitat del chorlito canela y chorlo pampa serán abordados en el capítulo 5.

Para el establecimiento estudiado en Laguna de Rocha, la distancia a la laguna fue una variable determinante del uso del hábitat de estas especies. Sin embargo, cuando los potreros cercanos a la

laguna tuvieron pasto alto, las aves hicieron uso de potreros más alejados a la laguna que sí tenían pasto corto. Por otro lado, aparentemente el mejoramiento de los potreros no sería una gran limitante para estas especies, siempre y cuando la altura del pastizal sea adecuada. Además, la cobertura forestal podría tener un efecto negativo sobre estos chorlos, pero estudios con un diseño experimental que permitan separar estadísticamente el efecto de la cobertura forestal del efecto de la distancia a la laguna deberían ser realizados para discernir el efecto de ambas variables.

Capítulo 3. Mecanismos vinculados a la oferta de alimento y altura del pasto que subyacen a los factores proximales que determinan uso de hábitat del chorlito canela y chorlo pampa en Laguna de Rocha, Uruguay

Justificación

En el capítulo 2 de la presente tesis se concluye que la altura del pasto y la distancia a la laguna tienen un efecto negativo y significativo sobre la probabilidad de presencia del chorlito canela y chorlo pampa. Éstas variables son factores ecológicos proximales que *per se* no explican el mecanismo subyacente al efecto de las mismas. Como se discute en el capítulo 1 de esta tesis, la disponibilidad de alimento es una variable muy importante para explicar el uso del hábitat de invernada de las aves en general, y para los chorlos y playeros de pastizal en particular. En este sentido, es posible que la disponibilidad de alimento en el sitio de estudio varíe conforme la distancia a la laguna aumenta. Como se expone en el capítulo 1, una de las variables importantes que explica la abundancia de invertebrados en pastizales es la humedad del suelo, con hábitats más secos tendientes a albergar menores abundancias de invertebrados (Green & Cadbury 1987; McCracken *et al* 1995; Eglington *et al* 2010). Los potreros más cercanos a la laguna presentan en general

condiciones de humedad mayores a los potreros que están más alejados de la misma dado que los primeros se inundan temporalmente (Lapetina 2011; Conde *et al* 2015). En este sentido, es posible que el mecanismo subyacente al efecto de la distancia de la laguna sobre la abundancia del chorlito canela y chorlo pampa sea un gradiente de abundancia o biomasa de invertebrados, con valores mayores en los potreros cercanos a la laguna y valores menores en potreros más alejados de la laguna. Por otro lado, la preferencia del chorlito canela y chorlo pampa por pastizales cortos (<10 cm) podría estar determinada por una mayor abundancia o biomasa de alimento (invertebrados) asociada a pastos cortos. Contrariamente, la selección de pastos cortos puede estar determinada por una mayor facilidad para detectar visualmente el alimento, que puede ser mejorada por vegetación corta y suelo descubierto (ver sección *Selección de hábitat en aves de pastizal* en el Capítulo 1).

Hipótesis

a. Los potreros cercanos a la laguna albergan mayores biomasas de invertebrados debido al régimen de inundación de la laguna. Además, la densidad de aves aumenta conforme aumenta la biomasa de invertebrados.
b. La preferencia por pastizales cortos se debe a mayor biomasa de invertebrados en relación a hábitat con pasto alto

Objetivos

a) Evaluar si existe un efecto de la distancia a la laguna sobre la biomasa de invertebrados en pastizales cortos (<10 cm)
b) Evaluar si la biomasa de invertebrados y el % de suelo descubierto tienen un efecto sobre las densidades del chorlito canela y chorlo pampa en pastizales cortos (<10 cm)
c) Determinar si la preferencia del chorlito canela y el chorlo pampa por potreros con pastizales cortos (<10 cm) se debe a una mayor biomasa de invertebrados comparado con potreros con pasto alto (>15 cm).

Materiales y Métodos

Para evaluar el efecto de la distancia a la laguna sobre la biomasa de invertebrados, se localizó una transecta de 600 m de longitud en cada uno de ocho potreros (3 en el Establecimiento La Laguna y 5 en La Rinconada) (Figura 5, Capítulo 1) en potreros con pasto corto (<10 cm) y a distancias variables de la laguna (rango: 323 m – 3658 m). La ubicación de las transectas se realizó utilizando como criterio la facilidad de acceso, y que haya al menos 1.5 km entre cada transecta para asegurar independencia entre las mismas. Para muestrear invertebrados activos terrestres, en cada transecta se instalaron 6 trampas pitfall (una cada 100 m), que estuvieron activas por 30 días entre fines de diciembre 2011 y principios de febrero 2012. Las trampas fueron colectadas y reactivadas cada 7 días para evitar que se secaran o perdieran el contenido. Se utilizaron trampas de plástico (profundidad: 20 cm, diámetro: 11 cm) completadas hasta aproximadamente la mitad de etilenglicol, agua y jabón líquido. Cada individuo de invertebrado colectado fue clasificado al nivel de orden, usando un microscopio de disección con una relación de zoom 4.4:1 y zoom ocular de 10x. Además, se midió la longitud total (desde la frente hasta la punta del abdomen) de cada individuo con un calibre digital, sin tomar en cuenta los apéndices que se extienden más allá de estos puntos. La biomasa de cada individuo de invertebrado fue estimada a partir de la longitud total, utilizando modelos de regresión publicados para los órdenes de invertebrados colectados (e.g. Rogers *et al* 1977; Sage 1982). Debido a que el consumo de presas por el chorlito canela y el chorlo pampa puede estar limitado por el tamaño de la presa, se utilizó como referencia la clase de tamaño máximo de presa preferida por una especie del mismo género que el chorlo pampa: *Pluvialis apricaria* (<15 mm; Gillings & Sutherland 2007).

Para evaluar si existe un efecto de la biomasa de invertebrados y porcentaje de suelo desnudo sobre la densidad de aves se realizaron conteos de aves en las mismas transectas que se localizaron las

trampas pitfall durante el mismo período en que las trampas estuvieron activas. Dado que la densidad de aves puede variar entre días, en cada transecta se realizaron 6 conteos repetidos en el tiempo y se promedió la densidad. Los conteos estuvieron separados por tres a cinco días cada uno, y se realizaron durante las primeras tres horas de luz y con condiciones climáticas favorables (i.e. sin lluvia y sin viento fuerte) empleando los métodos descriptos en el Capítulo 2. Para determinar la densidad de las aves tomando en cuenta la variación de la probabilidad de detección en función de la distancia de la transecta, se aplicó el método de muestreo por distancia, que consiste en la modelación de la función de detectabilidad utilizando el programa DISTANCE (Buckland *et al* 2001). Para esto, durante cada conteo se estimó la distancia radial entre el ave (o grupo de aves) y el observador, y el ángulo entre la línea diagonal y la línea de la transecta con la ayuda de un rangefinder (rango de alcance: 0 – 400 m) y un semicírculo. Con estos datos se pudo calcular la distancia perpendicular entre cada ave (o grupo de aves) y la transecta, utilizando trigonometría: $xi=ri*\sin(\alpha i)$, donde xi es la distancia perpendicular del registro i, ri es la distancia radial y αi es el ángulo entre la línea que une el punto donde se encontró el ave (o grupo de aves) y la línea de la transecta. La distancia perpendicular a la transecta de cada registro es empleada para modelar la función de detectabilidad que permite estimar la densidad (Buckland *et al* 2001). El porcentaje de cobertura del suelo fue estimado en un metro cuadrado, utilizando un gráfico de porcentajes de cobertura del suelo como referencia (Figura 1). Se realizó una estimación del % de cobertura del suelo cada 100 m y se promedió el valor para cada transecta. Además, se estimó la altura del pasto y la cobertura forestal para separar estadísticamente el efecto de estas variables sobre la biomasa de insectos. Los métodos para medir estas variables están descriptos en la sección Metodología del capítulo 2.

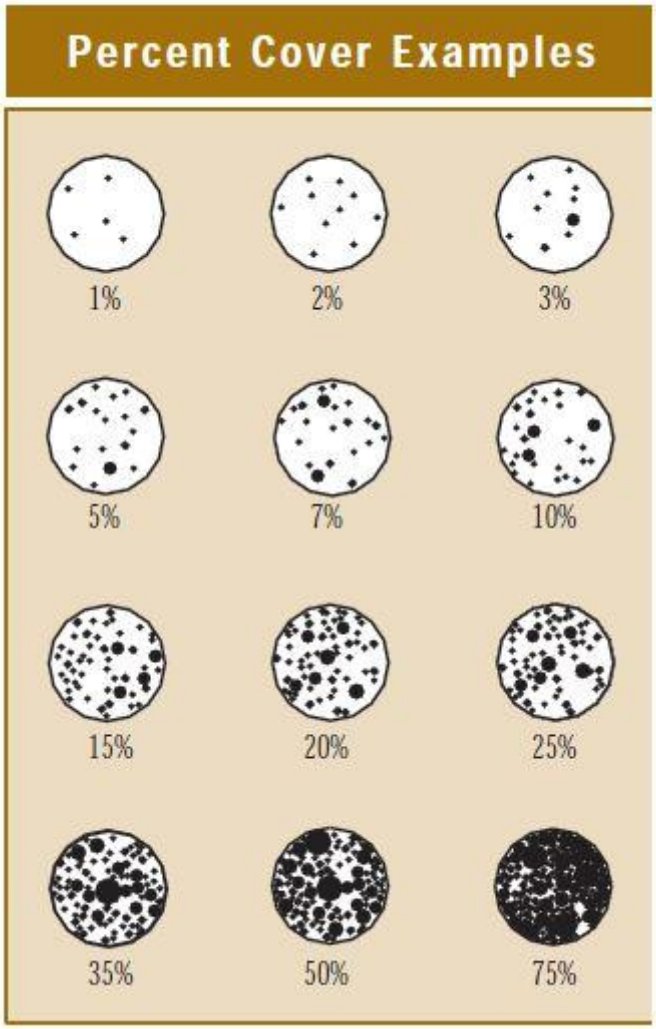


Figura 1. Gráfico de porcentaje de cobertura de vegetación de pastizal. Tomado de Adams *et al* (2003).

Para determinar si la preferencia del chorlito canela y el chorlo pampa hacia potreros con pastizales cortos (<10 cm) se debe a una mayor biomasa de invertebrados comparado con potreros con pasto alto (>15 cm), se estimó la biomasa total de invertebrados en pares de potreros adyacentes; dos pares en 2012 y los otros dos pares en 2013. Cada par de potreros consistió de un potrero con pasto corto (<10 cm) y otro con pasto alto (>15 cm) (Figura 2). Se muestrearon 4 pares de potreros con pasto corto/pasto alto, que fueron localizados teniendo en cuenta que no existan diferencias en topografía y tipo de suelo entre los potreros que comprendieron cada par, de manera de evitar el efecto de estas variables sobre la biomasa total de invertebrados. De esta manera, las diferencias de biomasa de invertebrados pueden ser atribuidas únicamente a diferencias en la altura de la vegetación. En cada

potrero se trazó una transecta de 600 m, con una trampa pitfall cada 100 m que estuvieron activas por 30 días, colectando el contenido y reactivándolas cada siete días. Además, para confirmar que las aves utilizaron de manera diferencial los pares de potreros se realizaron 6 conteos de aves en cada transecta y se estimó la densidad de aves para cada conteo según métodos descriptos más arriba.

Figura 2. Potreros adyacentes con diferente altura de la vegetación. A la izquierda pastizal con 4 cm de altura, a la derecha pastizal con 15 cm de altura. Foto: J. Aldabe.

Modelación estadística

Para evaluar si existe un efecto de la distancia a la laguna sobre la biomasa de invertebrados en pastizales cortos (<10 cm) se empleó un modelo lineal mixto. Los modelos mixtos se caracterizan por tener una o más variables explicativas categóricas modelada como efecto fijo y (al menos) una

variable explicativa categórica modelada como efecto aleatorio. El componente fijo está conformado por los efectos de variables predictoras categóricas o continuas, para los cuales existe interés en conocer su efecto sobre la variable de respuesta. El componente aleatorio típicamente son blocks de observaciones o experimentos dentro de los cuales hay varias observaciones. En general la variable empleada como efecto aleatorio no tiene un interés directo para explicar la variación de la variable de respuesta, sino que se la considera como una variable que denota la estructura de los datos y permite considerar la falta de independencia estadística entre las observaciones de los grupos o blocks. Por lo tanto, los modelos mixtos permiten modelar datos anidados o jerárquicos en donde las observaciones de un mismo grupo de muestras están correlacionadas (e.g. varias muestras en un mismo sitio), ya que consideran en el efecto aleatorio la estructura de correlación de las observaciones a través de una matriz de covarianza. Los efectos aleatorios son variables categóricas, cuyos niveles se asume que son una muestra aleatoria de un mayor número de las categorías existentes. Uno de los supuestos del modelo es que los efectos aleatorios tienen una distribución normal con media 0 y varianza=matriz de covarianza con estructura de bloques (Zuur *et al* 2009; Bolker 2015).

Los datos de biomasa de invertebrados fueron colectados en 6 trampas por cada uno de los 8 potreros muestreados lo que genera una estructura anidada de los datos (trampas anidadas en potreros). Por lo tanto, se modeló la biomasa a través de un modelo mixto anidado con el potrero como efecto aleatorio (considerando que los 8 potreros son una muestra aleatoria de los potreros de los dos establecimientos estudiados y del área circundante a la Laguna de Rocha) y la distancia a la laguna como efecto fijo. La variable de respuesta fue la suma de la biomasa de invertebrados colectados en cada trampa por un período de 30 días y fue modelada con una distribución normal. La distancia a la laguna fue estimada como la distancia entre el punto medio de la transecta y el punto más cercano del espejo de agua de la laguna, utilizando imágenes satelitales y el programa ArcGis 10.0 (ESRI 2010). Además, se midió la altura del pastizal cada 100 m de la transecta y se promedió para obtener

un único valor de altura del pasto por potrero. La altura del pasto fue incluida en el modelo mixto para separar estadísticamente el efecto de la distancia a la laguna del posible efecto de la altura del pasto sobre la biomasa de insectos (ver en Capítulo 1 la revisión bibliográfica sobre los efectos de la altura del pasto sobre la biomasa de invertebrados).

Para evaluar si la biomasa de invertebrados y el porcentaje de suelo descubierto tienen un efecto sobre las densidades del chorlito canela y chorlo pampa en pastizales cortos (<10 cm), primero se estimó la densidad de cada especie para cada conteo en cada transecta utilizando el método de muestreo por distancia ("distance sampling") con el programa DISTANCE (Buckland *et al* 2001); la densidad de cada especie fue luego utilizada como variable de respuesta en los modelos lineales (ver más abajo). La inferencia estadística en el muestreo por distancia se apoya en la validez de tres supuestos: 1) los objetos (e.g. animales) directamente en la línea de la transecta son siempre detectados (i.e. son detectados con probabilidad=1); 2) los objetos son detectados en su ubicación inicial, previo a cualquier movimiento en respuesta al observador; 3) las distancias y ángulos son medidos con exactitud o los objetos son correctamente contados (Buckland *et al* 2001). Burnham & Anderson (1976) desarrollaron la siguiente estimación de densidad para transectas lineales,

$$D=n.f(0).s/2L$$

donde n es el número de objetos detectados, L es la longitud de la transecta, s es el tamaño promedio de grupo de objetos (en este caso aves de cada especie) y f(0) es la función de densidad de probabilidad a distancia cero, estimada a partir de las distancias perpendiculares de los objetos. La función de densidad de probabilidad evaluada a distancia cero es idéntica en forma a la función de detectabilidad; por lo tanto, la primera puede ser estimada a partir de la función de detección, que describe la relación entre la distancia y la probabilidad de detección (Figura 3). La función de detección no es conocida, y puede ser estimada ajustando un modelo a los datos de distancia perpendicular de los objetos (e.g. animales). Para ajustar la función de detectabilidad y así obtener

f(0) para poder estimar la densidad de aves de cada conteo en cada transecta, primero se graficó los datos de distancia perpendicular para evaluar posibles violaciones de los supuestos y forma de la curva. Los datos fueron truncados hacia la derecha, cuando las observaciones tuvieron una probabilidad de detección menor a 0.15 (recomendación sugerida por Buckland *et al* 2001). En muchos casos de la presente tesis se violó el supuesto que considera que la probabilidad de registro sobre la línea de la transecta es 1. En estos casos se truncó los datos por la izquierda (ver ejemplo gráfico en Figura 2).

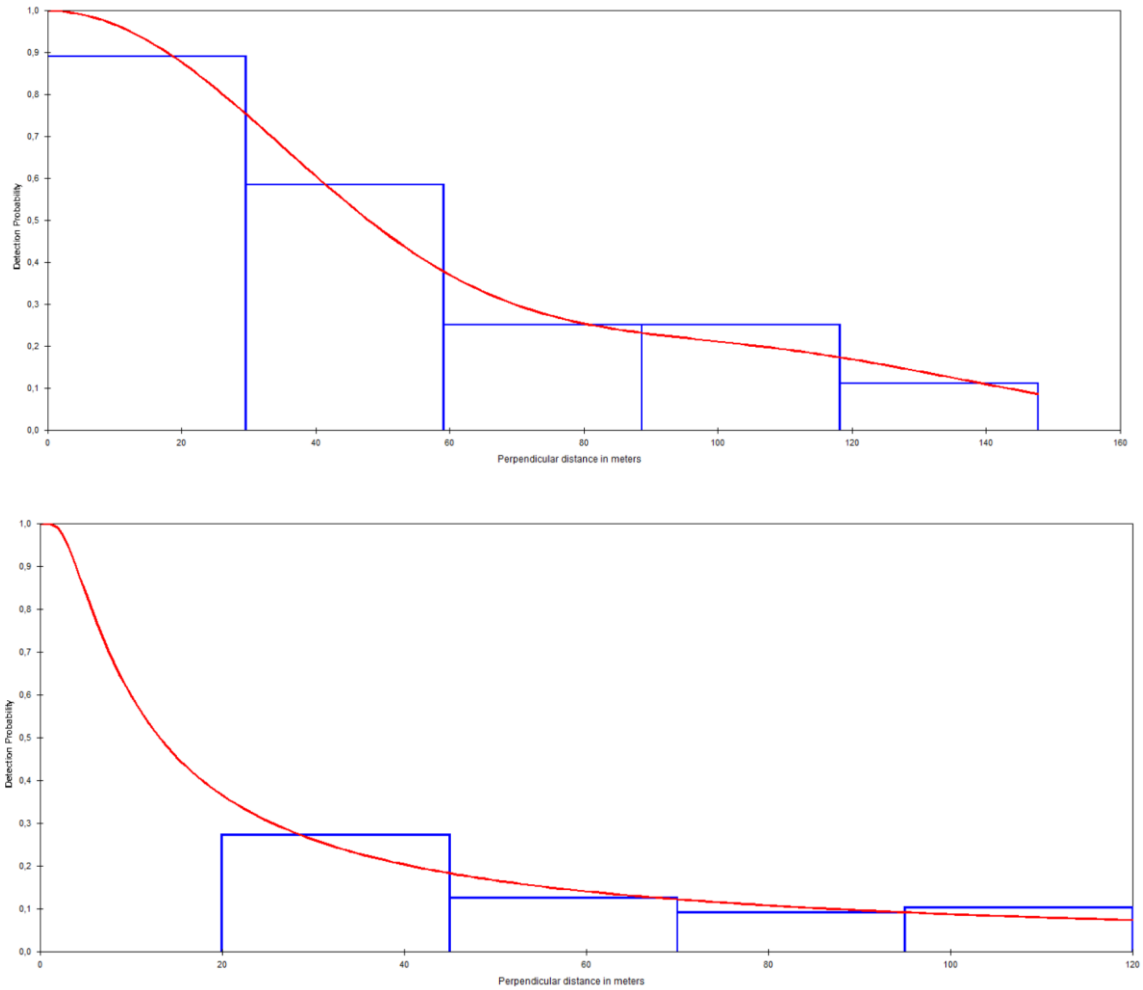


Figura 3. Ejemplo de violación del supuesto g(0)=1 y método de truncado para resolverlo. Arriba, probabilidad de detección en función de la distancia perpendicular con datos de distancia sin truncar; nótese que la probabilidad de detección es menor a 1 cuando la distancia perpendicular es cero. Abajo, mismo gráfico pero ajustando la función a los datos truncados a la derecha (hasta 120 m) y a la izquierda (a partir de 20 m).

Para encontrar la función de detección que mejor ajuste a los datos se utilizaron funciones por defecto en combinación con términos de ajuste sugeridos por el software DISTANCE. Las funciones recomendadas son la media-normal, la uniforme y la hazard-rate con ajustes tales como simple o Hermite polinomial, o coseno (Buckland *et al*. 2001). Se modelaron las distintas funciones y combinaciones de términos de ajuste, y se seleccionó el mejor modelo utilizando el Criterio de Información de Akaike (AIC; Burnham & Anderson 2002), reteniendo el modelo con 2 o más puntos de AIC por debajo del precedente. Se evaluó la adecuación del modelo utilizando qq-plots y tests de bondad de ajuste. El qq-plot se utiliza para comparar el ajuste del modelo (de función de detección) a los datos (función de distribución acumulada ajustada (cdf) vs. función de distribución empírica (edf)). Si los datos se ajustan al modelo entonces la cdf y la edf deberían ser similares. Además, se aplicó un test de Kolgomorov-Smirnov y Cramér-von Mises para evaluar si existen diferencias significativas entre la cdf y la edf. Una vez que se obtuvo el modelo de función de detectabilidad, y por ende el valor de f(0), se procedió a estimar la densidad de aves en cada conteo de cada transecta (6 estimaciones de densidad por transecta).

Posteriormente se realizó un ANOVA para cada especie con el fin de detectar diferencias estadísticamente significativas entre las estimaciones de densidad de aves entre potreros. Luego se realizó un modelo lineal mixto con la densidad promedio de aves (considerando los conteos sucesivos en cada transecta) en cada potrero como variable de respuesta (distribución de errores normal) y, como efectos fijos, la suma de la biomasa colectada por las 6 trampas en cada potrero, el % de cobertura de pastizal, la altura del pasto y la cobertura forestal. La identidad del potrero fue utilizada como efecto aleatorio (intercepto aleatorio). Por otro lado, se exploró gráficamente si los cambios en las densidades semanales de las aves coincidieron con cambios en las biomasas semanales de invertebrados.

Para determinar si la preferencia del chorlito canela y el chorlo pampa por potreros con pastizales

cortos (<10 cm) se realizó un modelo lineal generalizado mixto con la altura de la vegetación como efecto fijo y la identidad del sitio e identidad de cada potrero dentro de los sitios como efecto aleatorio (pendiente aleatoria).

Los modelos estadísticos iniciales consideraron los efectos fijos y sus interacciones. Los modelos fueron simplificados intentando remover los términos que fuesen estadísticamente no significativos cuando las diferencias entre los valores del Criterio de Información de Akaike (AIC; Burnham & Anderson 2002) entre dos modelos fuese menor a dos unidades (Zuur *et al* 2007). Los supuestos y ajuste de cada modelo fueron evaluados con análisis gráficos de residuales (Zuur *et al* 2009). Todos los análisis estadísticos fueron realizados en R 3.2.2 (R Core Team 2015). Los modelos mixtos fueron realizados con la librería nlme (Pinheiro & Bates 2015). Los gráficos de los modelos ajustados fueron realizados con la librería visreg (Breheny & Burchett 2012).

Resultados

En términos generales se observó que la biomasa de invertebrados varía en función de la distancia a la laguna y de la altura del pastizal. A distancias menores de la laguna se observó una mayor biomasa de invertebrados. Sin embargo, no se detectó un efecto significativo directo de la biomasa de invertebrados sobre las densidades del chorlito canela y el chorlo pampa, posiblemente debido al pequeño número de muestras (8 potreros); sí se detectó un efecto significativo de la cobertura de pastizal (o suelo desnudo) sobre la densidad del chorlito canela. Por otro lado, a medida que el pasto es más alto la biomasa de invertebrados también es mayor (ver detalles de resultados abajo).

Se observó un efecto negativo significativo de la distancia a la laguna sobre la biomasa acumulada de invertebrados (df=5, t=-2.7, p=0.04); es decir, la biomasa de invertebrados fue mayor en los potreros cercanos a la laguna. Este resultado sugiere que un posible mecanismo subyacente al efecto negativo de la distancia a la laguna sobre la probabilidad de presencia del chorlo pampa y el chorlito canela

(ver Resultados, Capítulo 2) es la oferta de invertebrados.

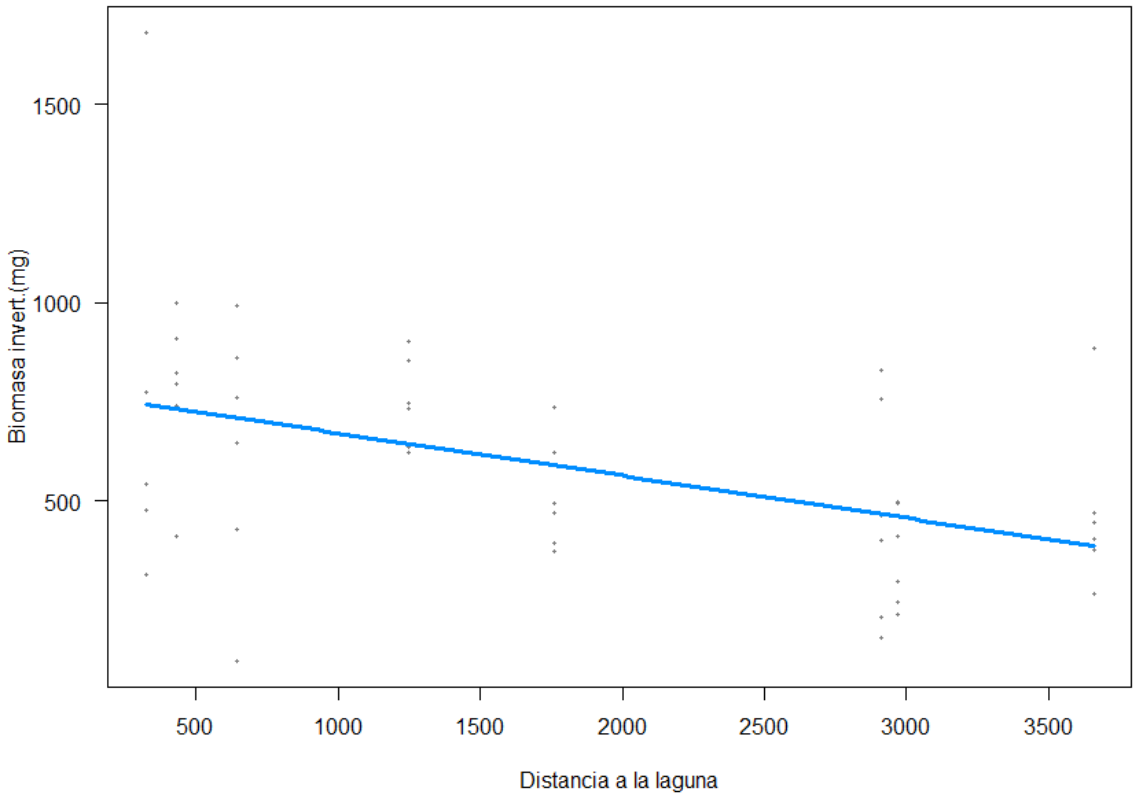


Figura 4. Modelo lineal mixto ajustado de la biomasa acumulada de invertebrados en función de la distancia a la laguna.

Las diferencias de densidad del chorlito canela fueron estadísticamente significativas entre potreros situados a distancias variables de la laguna (Figura 5; df=7, F=3.89, p<0.01). Los potreros más alejados de la laguna mostraron densidades de aves menores que los potreros más cercanos a la laguna (Figura 5). El modelo lineal mixto seleccionado por su mejor ajuste mostró que la biomasa de invertebrados no tuvo un efecto significativo sobre la densidad del chorlito canela; tampoco la altura del pasto tuvo un efecto significativo sobre la densidad del chorlito canela en los distintos potreros (Tabla 1), lo cual es esperable dado que se muestrearon potreros con pasto corto (<10cm) para separar estadísticamente el efecto de la altura del pasto del efecto de otras variables. La cobertura forestal tampoco fue incluida dentro de las variables del mejor modelo seleccionado (Tabla 1). Esta

ausencia de efectos podría deberse al pequeño número de potreros que se muestrearon, y a que los mismos fueron seleccionados en función de la facilidad de acceso y no para representar un gradiente de cobertura forestal con respecto al espejo de agua de la Laguna de Rocha. De hecho, en promedio la cobertura forestal fue relativamente baja (promedio=20%), y quizás por este motivo no se observó un efecto significativo de esta variable sobre la densidad del chorlito canela (como sí se observó en el capítulo 2). Además, tampoco se observó una relación entre los cambios de la biomasa de insectos y la densidad de aves a lo largo del tiempo (Figura 6); quizás la magnitud de los cambios en la biomasa de insectos no fue suficientemente importante o los cambios en las densidades de aves a lo largo del tiempo obedecen a otros factores.

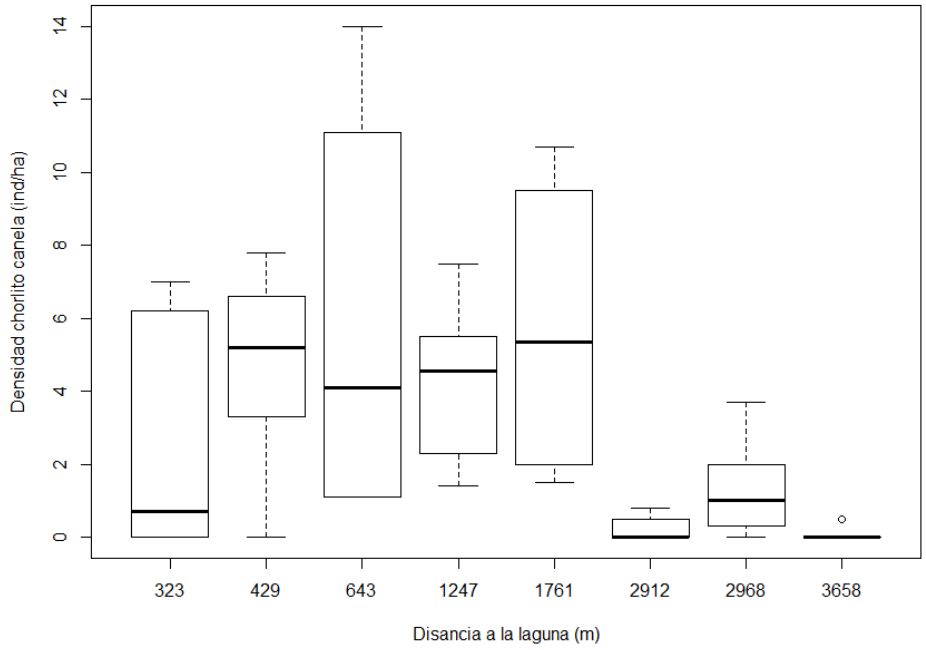


Figura 5. Densidad del chorlito canela (ind/ha) en función de la distancia a la laguna. Los potreros más alejados de la laguna tuvieron una menor densidad de aves.

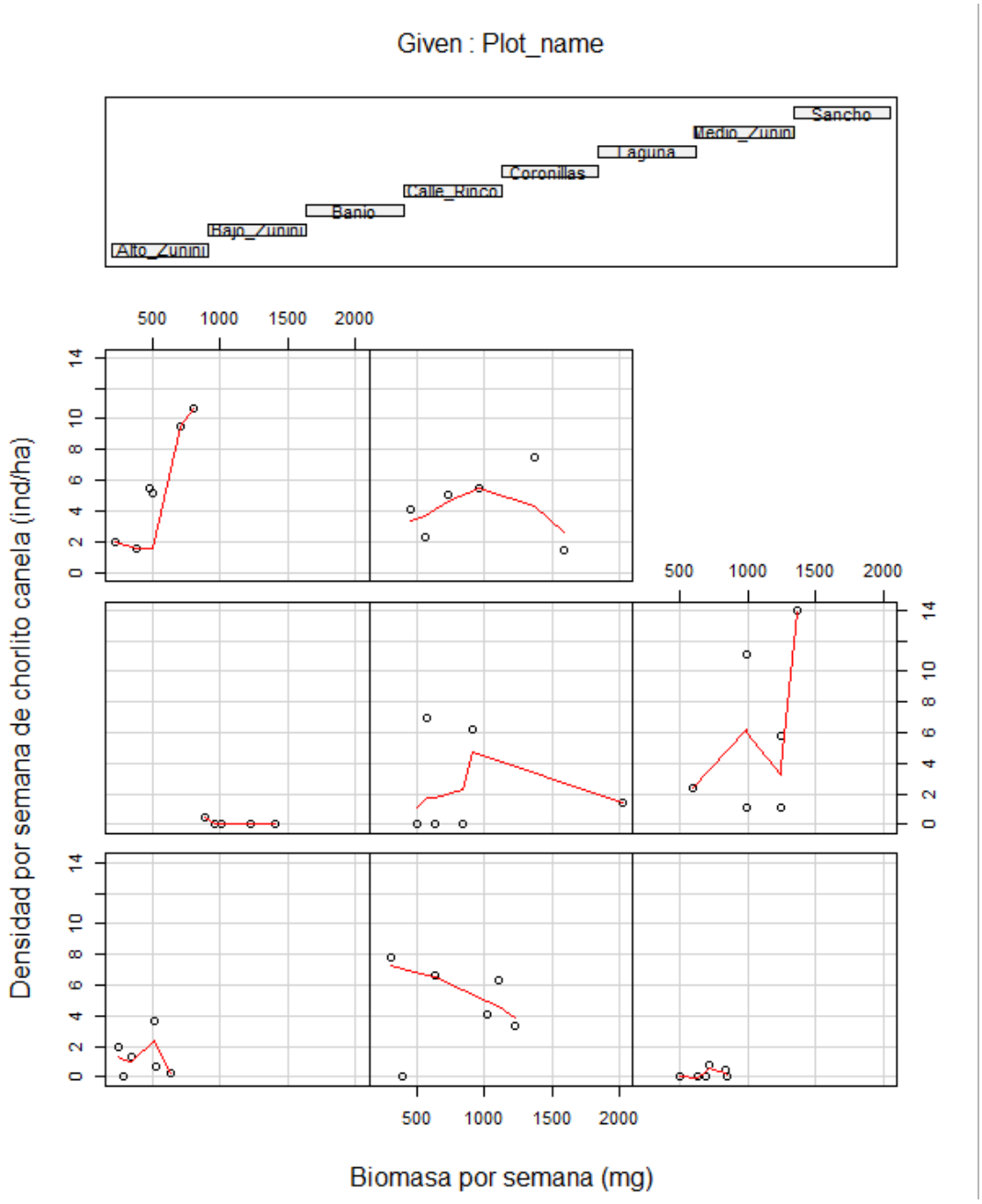


Figura 6. Efecto de la biomasa semanal sobre la densidad semanal del chorlito canela en cada transecta/potrero. En general no se observa relación entre ambas variables.

No obstante, se observó un efecto significativo de la cobertura del suelo sobre la densidad del chorlito canela (Tabla 1); a menor cobertura de suelo (i.e. mayor porcentaje de suelo desnudo) la densidad del chorlito canela se incrementó (Figura 7). Tal como se discute en el capítulo 1 de esta tesis, varios estudios de uso y selección de hábitat en aves insectívoras de pastizal mostraron que las mismas tienen preferencia por suelos desnudos, dado que facilita la detección de las presas.

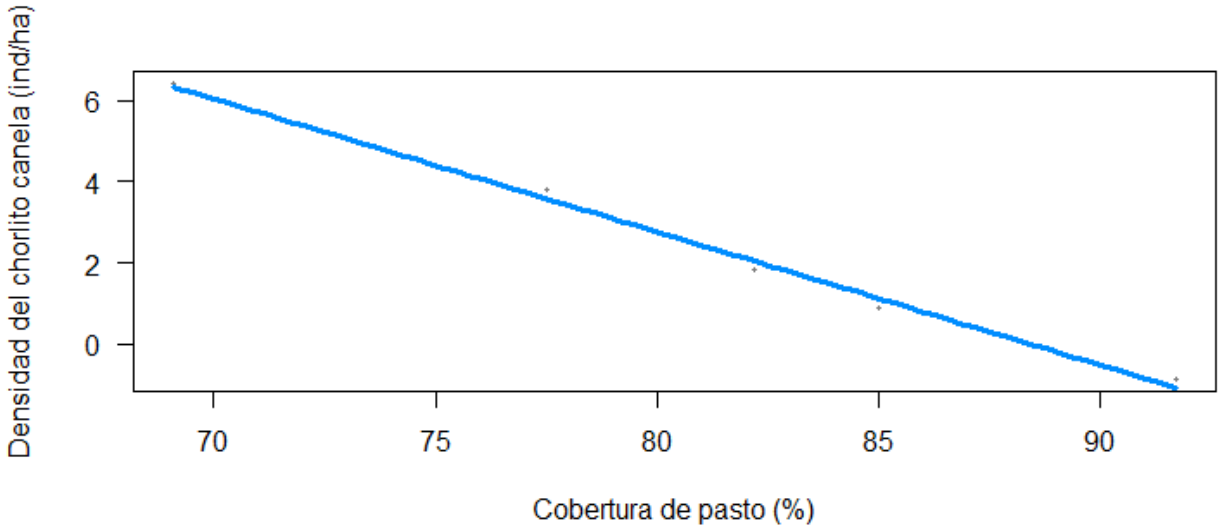


Figura 7. Densidad del chorlito canela en función del porcentaje de suelo cubierto. A menor cobertura de suelo (i.e. mayor porcentaje de suelo desnudo) la densidad del chorlito canela se incrementa.

Tabla 1. Resultados del modelo lineal mixto calculado para evaluar el efecto de la biomasa de invertebrados, altura del pastizal, cobertura del pastizal y cobertura forestal sobre la densidad del chorlito canela. El modelo m3 fue el mínimo modelo más adecuado (según valores de AIC).

Modelo		Estimación	Error Est.	t-valor	p-valor
m1	Intercepto	28.37	9,1	3,11	0,05
	Biomasa de invertebrados	-0,001	0,001	-0,87	0,44
	Altura del pastizal	-0,211	0,482	-0,44	0,69
	Cobertura del pastizal	-0,308	0,128	-2,4	0,09
	Cobertura forestal	-0,04	0,039	-1,099	0,35
m2	Intercepto	29,29	7,91	3,69	0,02
	Biomasa de invertebrados	-0,001	0,0009	-1,55	0,19
	Cobertura del pastizal	-0,33	0,105	-3,15	0,03*
	Cobertura forestal	-0,05	0,03	-1,65	0,17
m3	Intercepto	28,45	9,16	3,1	0,03
	Biomasa de invertebrados	-0,0008	0,0009	-0,87	0,42
	Cobertura del pastizal	-0,33	0,12	-2,7	0,04*

En cuanto al chorlo pampa no se observaron diferencias significativas entre sus densidades en los distintos potreros (df=7, F=1.52, p=0.186; Figura 8). Es decir, no se observó el patrón observado en el capítulo 2, en donde la probabilidad de presencia de la especie disminuyó conforme la distancia a la laguna aumentó. Esta ausencia de efecto de la distancia a la laguna sobre la densidad del chorlo pampa posiblemente tenga relación con el pequeño tamaño de la muestra de potreros.

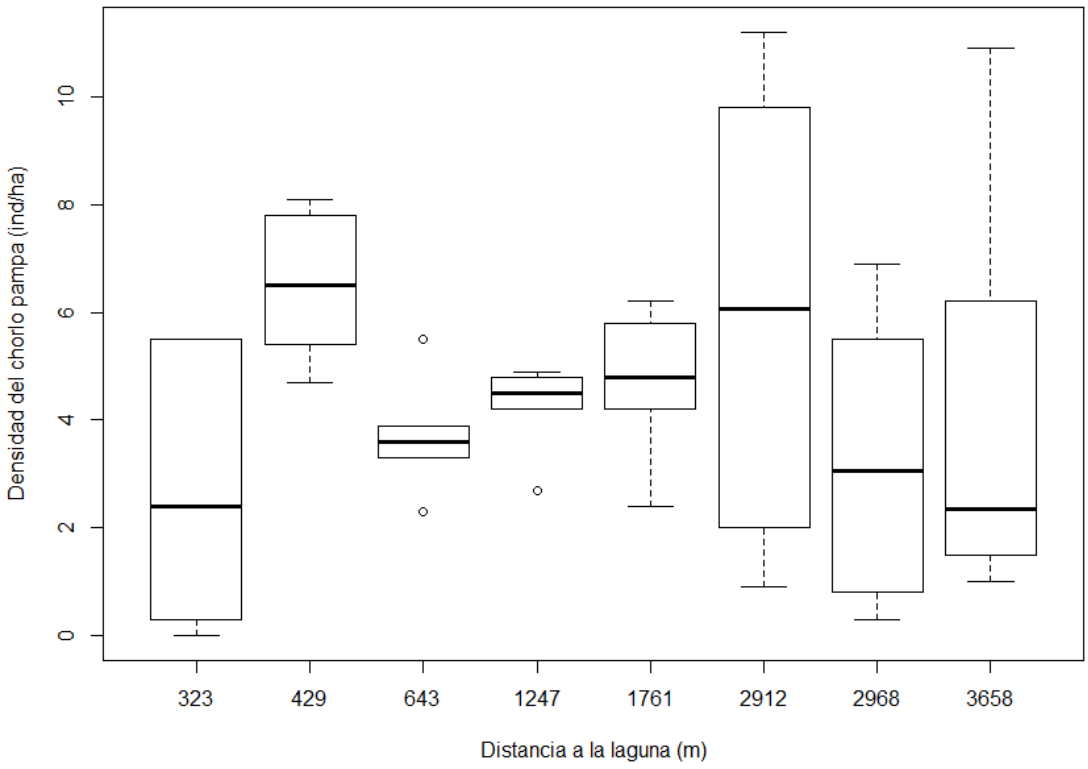


Figura 8. Densidad del chorlo pampa (ind/ha) en cada potrero en función de la distancia a la laguna. No se observan diferencias entre los potreros.

No se observaron cambios de la densidad del chorlo pampa conforme la biomasa de invertebrados varió en el tiempo (Figura 9). Tampoco se observaron efectos significativos de la cobertura forestal, altura del pasto, cobertura de pastizal ni biomasa de invertebrados sobre la densidad de esta especie. Las razones por las cuales no hubo efectos significativos de la altura del pasto, cobertura forestal y cobertura de pastizal podrían ser las mismas que para el caso del chorlito canela (ver arriba).

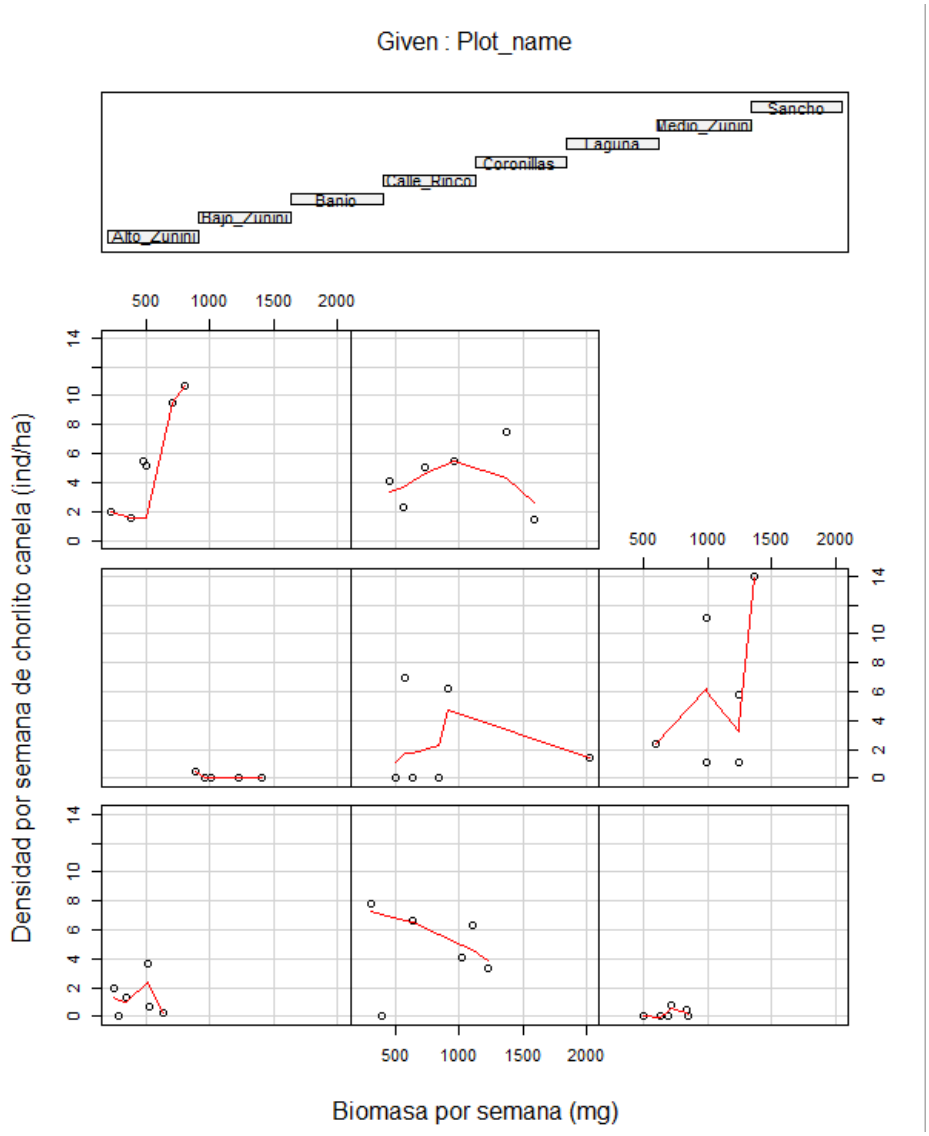


Figura 9. Efecto de la biomasa semanal sobre la densidad semanal del chorlo pampa en cada transecta/potrero. En general no se observa relación entre ambas variables.

Por último, se observó un efecto positivo y significativo de la altura del pasto sobre la biomasa de invertebrados (df=5, t=3.9, p<0.01) (Figura 10). En otras palabras, independientemente de la distancia a la laguna y otras variables como tipo de suelo y régimen de inundación, los potreros con pasto corto (<10 cm) que utilizaron los chorlos de pastizal tuvieron menores biomasas de invertebrados que los potreros de pasto alto (>15 cm) que no fueron utilizados por ninguna de las dos especies de chorlos de pastizal (Figura 10). En promedio, los potreros con pasto corto tuvieron 3.7 ind/ha de chorlo pampa y 1.3 ind/ha de chorlito canela, mientras que en los potreros con pasto alto no

se registraron individuos de ninguna de las dos especies. Por lo tanto, la preferencia por pasto corto evidentemente no está influenciada por la biomasa de invertebrados.

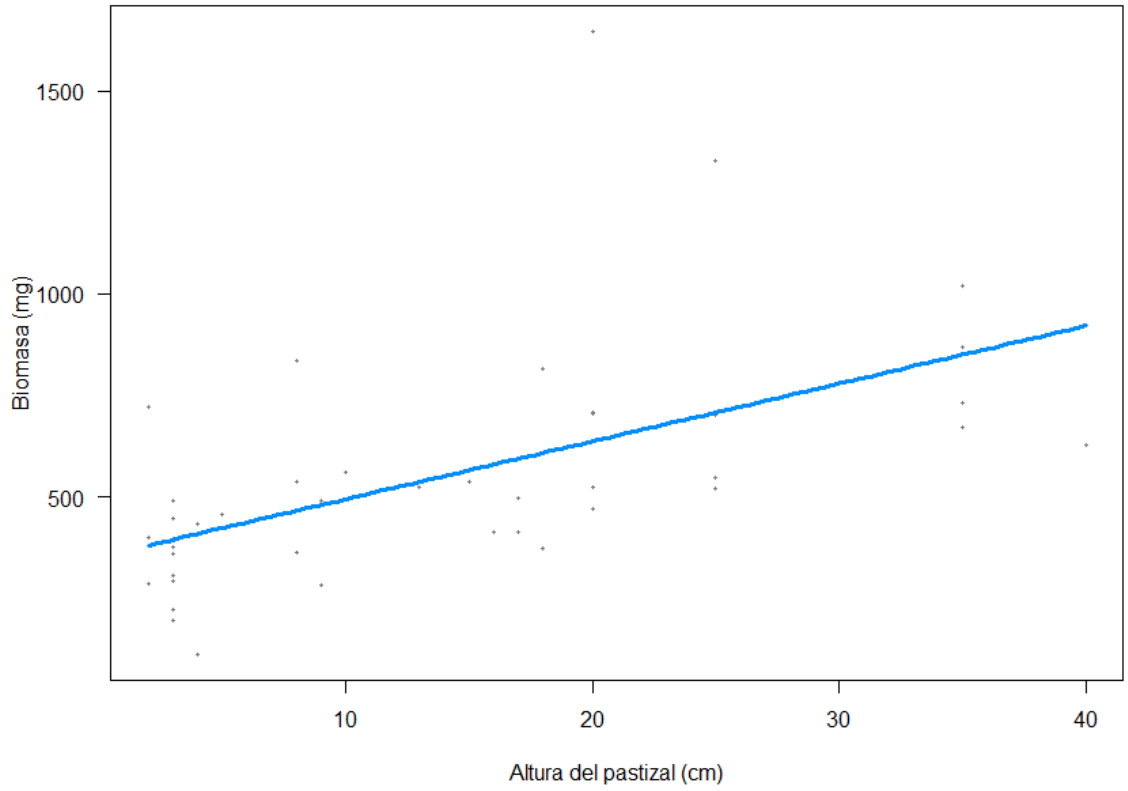


Figura 10. Biomasa de invertebrados (mg) en función de la altura del pastizal (cm). Los potreros con pasto corto tuvieron menor biomasa de invertebrados en relación a los potreros con pasto alto.

Discusión

En el capítulo 2 de la presente tesis se identificó que distancias cercanas a la laguna y pastizales cortos (<10 cm) mostraron mayores abundancias y/o probabilidad de registros de las especies estudiadas. Los resultados obtenidos en el presente capítulo mostraron un leve efecto negativo de la distancia a la laguna sobre la biomasa de invertebrados; es decir, ésta última es levemente mayor a distancias menores de la laguna. Esto sugiere que el gradiente de biomasa de invertebrados explicaría la mayor probabilidad de registro y abundancia del chorlito canela y chorlo pampa en los potreros cercanos al espejo de agua de la laguna, tal como se ha reportado en otros trabajos que mostraron

relaciones positivas entre la abundancia de chorlos y la densidad del alimento (e.g. Colwell & Landrum 1993; Pearce-Higgins & Yalden 2003; Douglas & Pearce-Higgins 2014a). No obstante, no se observó un efecto directo de la biomasa de invertebrados sobre la densidad del chorlito canela (la densidad del chorlo pampa no mostró diferencias significativas entre potreros). Considerando el leve efecto de la distancia al espejo de agua de la laguna sobre la biomasa de invertebrados, y la ausencia de efecto de la biomasa de invertebrados sobre la densidad de aves, no se dispone de información suficiente para concluir que la oferta de invertebrados está determinando la distribución y abundancia del chorlito canela y chorlo pampa. Por otro lado, sí se detectó un efecto significativo de la cobertura del suelo sobre la densidad del chorlito canela. Este resultado es coincidente con varios estudios de chorlos de pastizal en donde no se observó una relación entre la abundancia de aves y la abundancia de alimento, sino con la vegetación corta y abierta que facilita la detección de las presas (e.g. Devereux *et al.* 2004, Stodola *et al.* 2014).

Se observó una mayor biomasa de invertebrados en los pastizales con pasto alto en relación a los pastizales con pasto corto. Otros estudios han encontrado esta misma relación entre la abundancia o biomasa de invertebrados y la altura del pastizal (Devereux et *al.* 2004; Atkinson *et al* 2005; Morris 2000; McCracken & Tallowin 2004). La menor biomasa de invertebrados en los potreros con pasto corto en comparación con potreros contiguos con pasto levemente más alto, implica que la preferencia de los chorlos de pastizal por pasto corto no está relacionada con la oferta de alimento. Por lo tanto, los resultados aquí obtenidos permiten confirmar que la selección de pastos cortos por parte del chorlo pampa y chorlito canela no está determinada por la abundancia de alimento. Posiblemente la mayor detectabilidad de las presas en pastizales cortos en relación a pastizales largos esté explicando la mencionada preferencia. En este sentido, varios estudios en chorlos de pastizal reportaron que no fue la abundancia sino el acceso a las presas lo que determinó los patrones espaciales de uso de hábitat (e.g. Stodola *et al.* 2014). Otros aspectos vinculados a la visibilidad,

como la detección de depredadores y/o visibilidad de señales de alarma de otros individuos que componen el mismo bando, pueden estar jugando un rol en la selección de pastos cortos por parte del chorlo pampa y chorlito canela. Esta posible explicación fue sugerida por otros autores (Isacch & Martínez 2003a), y los resultados obtenidos en la presente tesis proveen por primera vez evidencia que apoya este posible mecanismo que subyace a la selección de pastos cortos. Más en general, los trabajos sobre uso de hábitat de invernada en chorlos de pastizal reportan una preferencia por pastizales cortos (Myers & Myers 1979; Colwell & Dodd 1997; Isacch & Martínez 2003a) pero no aportan evidencia que sustente los mecanismos allí discutidos.

Los resultados obtenidos en el presente capítulo tienen implicancias directas sobre el manejo y conservación del hábitat del chorlito canela y chorlo pampa. Claramente el manejo del pastoreo es un factor clave para mantener áreas de pastizal corto que permita a las aves alimentarse. Además, dicho manejo debería ser prioritario en las áreas cercanas a la laguna ya que albergan las mayores abundancias de ambas especies. No obstante, el chorlo pampa puede tener densidades relativamente elevadas en potreros más alejados de la laguna). En este sentido, es importante considerar el manejo del pastoreo en potreros altos, de manera que los chorlos pampas también tengan hábitat allí.

Los resultados obtenidos en este capítulo sugieren que el porcentaje de suelo desnudo es un factor importante en determinar la calidad del hábitat del chorlito canela. Posiblemente el bajo porcentaje de suelo desnudo en los potreros cercanos a la laguna esté vinculado al régimen de inundación de los mismos, que depende de las precipitaciones y de la dinámica de apertura y cierre de la barra arenosa que comunica la Laguna de Rocha con el océano Atlántico (Conde *et al.* 2015). Además, es posible que la inundación de los potreros costeros limite el crecimiento vertical de las plantas de pastizal, favoreciendo un pastizal corto y adecuado para ambas especies de chorlos. Por lo tanto, el manejo que se realice de la barra de la laguna es un aspecto clave para la conservación del hábitat del

chorlito canela y el chorlo pampa.

Por último, es importante destacar algunas limitaciones de este capítulo. En primer lugar, la técnica de muestreo de invertebrados (trampas pitfall) captura animales cursoriales activos diurnos y nocturnos y ambas especies se alimentan principalmente de día (Aldabe obs.pers.), por lo cual es posible que las trampas hayan capturado invertebrados que no son consumidos por las aves. Además, si bien la literatura considera a ambas especies como insectívoras generalistas (ver Capítulo 1), no se puede descartar que las aves estén seleccionando presas en función de su valor nutritivo o facilidad de detección y captura. En este sentido, sería recomendable realizar un estudio de dieta de ambas especies y diseñar un muestreo de invertebrados con una técnica que asegure su captura y refleje las abundancias en el ambiente. Por otro lado, el número de transectas en las cuales se evaluó la relación entre la biomasa de invertebrados, cobertura del suelo y la densidad de aves fue pequeño. Es recomendable incrementar el número de muestras para lograr conclusiones robustas sobre alguna relación entre estas variables. Además, el gradiente de biomasa de invertebrados desde la costa de la laguna hacia el interior de los campos debería ser confirmado en sucesivos años, particularmente en años que tengan precipitación acumulada contrastante.

Capítulo 4. ¿El chorlito canela (Tryngites *subruficollis*) se asocia al chorlo pampa (*Pluvialis dominica*) para disminuir el riesgo de depredación?

Justificación

En el capítulo 2 de la presente tesis se constató la correlación entre las abundancias del chorlito canela y el chorlo pampa, y se sugiere que dicha asociación podría estar relacionada con el riesgo de depredación percibido por ambas especies (Isacch & Martínez 2003a). Además, se observó que si

bien los chorlitos canelas estuvieron siempre asociados a los chorlos pampas, no en todos los conteos los chorlos pampas estuvieron asociados al chorlito canela. Esto sugiere que el chorlito canela se aprovecha del "paraguas protector" del chorlo pampa. Esto es consistente con los resultados de Paulson & Erckmann (1985) que reportaron en las áreas de reproducción al chorlito canela nidificando cerca del chorlo ártico *Pluvialis squatarola*, aprovechando su comportamiento antidepredador. En este capítulo se evalúa si el riesgo percibido de depredación disminuye cuando el chorlito canela se asocia con el chorlo pampa, siendo el primer estudio que analiza la asociación entre el chorlito canela y una especie del género *Pluvialis* en las áreas de invernada.

En los animales, el agrupamiento provee beneficios antidepredación por tres efectos: dilución del riesgo, confusión del depredador, y vigilancia (Krebs & Davies 1993). En un grupo la probabilidad de ser capturado por un depredador disminuye conforme el tamaño del grupo aumenta (Hamilton 1971), a la vez que es más difícil para un depredador lidiar con múltiples objetivos (Neill & Cullen 1974). Por otro lado, medida que los grupos son más grandes, la probabilidad de detectar a un depredador que se aproxima puede aumentar, aunque la tasa de vigilancia individual disminuya (Elgar 1989). Esta disminución en la tasa de vigilancia individual permite a los individuos potencialmente presa disponer de ese tiempo para otras actividades (e.g. alimentación), vinculadas directamente con un incremento en el fitnness.

El riesgo de depredación percibido por un animal presa generalmente se relaciona con la distancia inicial de vuelo ante un depredador que se aproxima (también denominada distancia de escape) (Stankowich & Blumstein 2005). La distancia inicial de vuelo consiste en la distancia a la cual ocurre un comportamiento de escape; este término se utiliza en sentido amplio para todos los animales, sean o no voladores (Stankowich & Blumstein 2005). La distancia inicial de vuelo en animales potencialmente presa aumenta cuando perciben que un encuentro con un depredador es de

alto riesgo, mientras decrece en situaciones de bajo riesgo (Stankowich & Blumstein 2005). Por ejemplo, cuando un individuo está lejos de su refugio –y por ende percibe que hay un mayor riesgo de ser depredado- la distancia inicial de vuelo tiende a ser mayor, mientras que si está cerca del refugio esa distancia se reduce (Stankowich & Blumstein 2005). Por lo tanto, mediante modificaciones del comportamiento, como la modificación de la distancia inicial de vuelo, los animales potencialmente presa pueden reducir el riesgo de depredación (Ydenberg & Dill 1986; Cresswell 1996; Fernández-Juricic *et al*. 2002) dado que aumenta las chances de escapar.

La distancia inicial de vuelo de un individuo presa puede variar por factores del entorno e intrínsecos como la distancia al refugio, la experiencia previa de la presa y el comportamiento del depredador (e.g. su velocidad y dirección de ataque) (Stankowich & Blumstein 2005). Respecto al efecto del tamaño del grupo sobre la distancia inicial de vuelo la evidencia no es concluyente, aunque hay una tendencia a que se correlacione positivamente con la distancia inicial de vuelo, posiblemente por el incremento en la eficiencia de vigilancia de los grupos grandes en relación a los grupos más pequeños. Por otro lado, las defensas morfológicas del animal presa (e.g. presencia de armadura, cripsis) también afectan el riesgo de depredación percibido y la distancia inicial de vuelo.

Muchos estudios han mostrado que la inversión de tiempo en vigilancia individual se reduce en bandos mono específicos (Metcalfe 1984). No obstante, muchas especies de aves se alimentan en bandos mixtos (dos o más especies), y en teoría no debería haber limitante para que las diferentes especies compartan la vigilancia, siempre y cuando las vías de comunicación entre ellas sean efectivas y que los individuos de las distintas especies estén acechados por los mismos depredadores (Metcalfe 1984). En este sentido, se ha demostrado en bandos mixtos de chorlos y playeros que, ante la amenaza de un depredador, algunas especies que componen un bando mixto de alimentación disminuyen su tasa de vigilancia conforme aumenta la densidad de otra especie así como la de sus

conspecíficos (Metcalfe 1984). Además, Thompson & Barnard (1983) demostraron que, ante una amenaza, la velocidad de reacción de *Vanellus vanellus* y *Pluvialis apricaria* (Familia Charadriidae) fue más rápida (mayor distancia inicial de vuelo) cuando estaba presente *Larus rudibundus* en el bando mixto que sin esta especie, que actúa como centinela y tiene un comportamiento de alarma y escape más temprano que las otras especies que compusieron el bando mixto; lo cual fue interpretado como una reducción en el riesgo de depredación en *V.vanellus* y *P. apricaria* (Thompson & Barnard 1983). No obstante, los efectos de las interacciones interespecíficas en reducir la distancia inicial de vuelo o velocidad de escape ante la presencia de un depredador permanecen muy poco estudiados (Stankowich & Blumstein 2005; Weston *et al.* 2012).

En las áreas de invernada el chorlito canela y el chorlo pampa utilizan predominantemente pastizales salobres intensamente pastoreados, cuya altura no supera los 10 cm (Isacch & Martínez 2003a; Capítulo 2, ésta tesis) y dependen de la detección temprana de los depredadores para aumentar sus probabilidades de escape (Van Gils *et al.* 2013; Wiersma & Boesman 2013). Es muy común observar grupos mixtos de ambas especies forrajeando sobre invertebrados en las áreas de invernada (Isacch & Martínez 2003b). Esta asociación es sumamente acentuada, al punto que es más frecuente observar chorlitos canela junto con chorlos pampas que solos (Capítulo 2, ésta tesis). El chorlo pampa está generalmente más alerta que el canela mientras forrajea; posiblemente la estrategia de forrajeo de tipo “stop and go” del chorlo pampa (Wiersma & Boesman 2013) le posibilita compatibilizar el consumo de recursos con la vigilancia sin que ambas actividades compitan. Por otro lado, el chorlito canela tiene un comportamiento de forrajeo sin detención y con la cabeza más cerca del suelo de manera continua (Van Gils *et al.* 2013). Ambas estrategias de forrajeo son típicas de la familia a la cual pertenece cada una de estas especies (i.e. Charadriidae: chorlo pampa, Calidridae: chorlito canela). Además, el chorlo pampa es de mayor tamaño corporal que el canela (ca. 50% mayor en peso corporal, Aldabe datos no publicados) lo cual le puede otorgar una mejor visión y consecuente

capacidad de detección de depredadores.

Considerando las diferencias entre el chorlito canela y el chorlo pampa en el tamaño corporal, comportamiento de forrajeo y vigilancia, así como las preferencias de los depredadores por presas más vulnerables (Quinn & Cresswell 2004), es posible que la asociación entre ambas especies se deba a una respuesta del chorlito canela para disminuir el riesgo percibido de depredación y/o maximizar la ingesta de alimento sin aumentar el riesgo de depredación. Considerando que una respuesta típica en animales en general y en aves en particular para disminuir el riesgo de depredación es aumentar la distancia inicial de vuelo, en este capítulo se evaluó la distancia inicial de vuelo del chorlito canela ante una amenaza en grupos con chorlo pampa y grupos mono específicos de chorlitos canela.

Hipótesis

El chorlito canela se favorece de la asociación con el chorlo pampa a través del aumento de la distancia inicial de vuelo, lo que genera una reducción del riesgo de depredación en relación a bandos mono específicos de chorlito canela.

Predicciones

Si el chorlito canela reduce su riesgo de depredación en grupos mixtos, entonces ante la presencia de una amenaza la distancia inicial de vuelo con chorlos pampa debería ser mayor que la distancia inicial de vuelo cuando los grupos de chorlito canela son conspecíficos. Además, en grupos mixtos se esperaría que la especie que primero reacciona ante una amenaza sea el chorlo pampa.

Materiales y métodos

Se consideró como una amenaza para los grupos de aves a un observador aproximándose a paso constante hacia las aves y se registró la distancia inicial de vuelo del chorlito canela en grupos con chorlo pampa y en grupos mono específicos del chorlito canela. Esta técnica que utiliza a una persona como disturbio o amenaza para las aves ha sido utilizada en numerosos estudios para evaluar la tolerancia de las aves a los disturbios humanos y determinar zonas de amortiguación (Weston *et al.* 2012) y por ecólogos para evaluar estrategias óptimas de escape anti-depredador (e.g. Thompson & Barnard 1983).

El ensayo consistió en que un observador se aproximó directamente a un grupo de aves (en reposo o alimentándose en el suelo) a velocidad constante, mientras que otro observador independiente permaneció en el punto inicial de la aproximación registrando la distancia mínima entre el observador y la primera ave que escapó volando. Además, en los grupos mixtos se registró qué especie realizó primero algún comportamiento de alerta (i.e. vocalizaciones de alerta y detención del comportamiento de forrajeo) y qué especie voló primero. Las observaciones fueron realizadas en la Estancia La Rinconada (Figura 5, Capítulo 1) en las temporadas de 2007 y 2008. Se evaluaron 44 grupos de aves en total, de los cuales 28 fueron bandos mixtos, 14 bandos mono específicos de chorlitos canela, y 2 bandos mono específicos de chorlos pampas. El tamaño de los grupos y la abundancia total de chorlito canela y chorlo pampa fue variable entre los ensayos y, dado que es una variable que influye sobre la distancia inicial de vuelo o velocidad de escape (Cresswell 1994), fue considerada en los análisis.

Figura 1. Distancia inicial de vuelo: distancia a la cual ocurre un comportamiento de escape

Se evaluó si existe un efecto de la presencia del chorlo pampa sobre la distancia inicial de vuelo del chorlito canela utilizando un modelo lineal general, con el número de metros como variable de respuesta con distribución normal y la presencia del chorlo pampa y el tamaño del grupo como efectos fijos (ANOVA). El modelo fue realizado con el programa R 3.2.2 (R Core Team, 2015) y la librería visreg (Breheny & Burchett, 2012) fue utilizada para visualizarlo. Los supuestos y ajuste del modelo fueron evaluados con análisis gráficos de residuales (Zuur *et al.* 2009).

Resultados

Coincidentemente con lo esperado, la presencia de chorlos pampa tuvo un efecto altamente significativo sobre la distancia inicial de vuelo de los chorlitos canela ($t=4.99$, $p<0.01$). Cuando los chorlitos canela estuvieron solos, la distancia inicial de vuelo fue menor a cuando estuvieron asociados a los chorlos pampas (figura 2). El tamaño del bando no afectó la distancia inicial de vuelo del chorlito canela ($t=-0.28$, $p>0.05$). Los chorlitos canela solos tuvieron una distancia inicial de vuelo promedio de 9 m (rango: 4 m – 15 m), mientras que el valor esperado de esta variable fue algo mayor a 20 m cuando estuvieron asociados a los chorlos pampa (rango: 8 m – 40 m) (Figura 2).

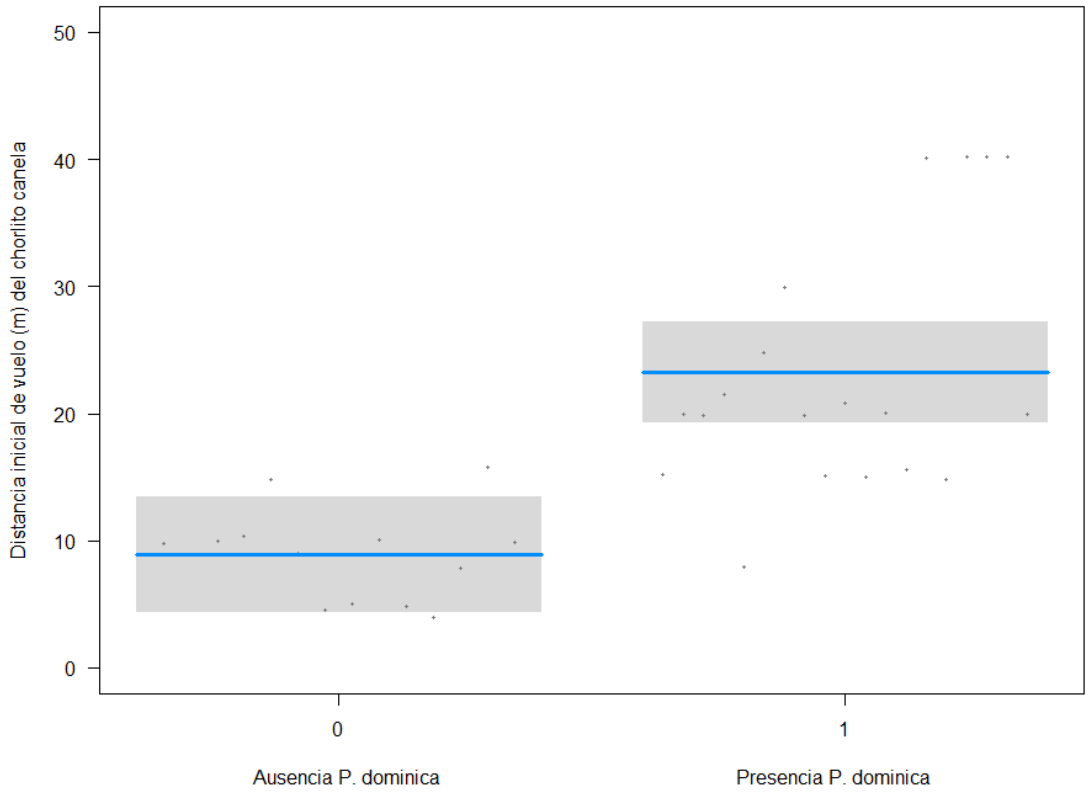


Figura 2. Modelo lineal ajustado de la distancia inicial de vuelo del chorlito canela (medida en metros) en función de la presencia/ausencia del chorlo pampa. En gris el intervalo de confianza al 95%.

Por otro lado, generalmente el chorlo pampa reaccionó antes que el chorlito canela ante la presencia de un potencial peligro. En el 92% de los casos, el chorlo pampa realizó una llamada de alarma y vuelo de escape antes que el chorlito canela. En todos los casos en que el chorlo pampa voló primero, el chorlito canela voló después siguiendo al primero y, en muchos casos, aterrizando donde el chorlo pampa lo hacía. Generalmente no se escuchó al chorlito canela realizar ningún tipo de vocalización de alarma.

Discusión

Asumiendo que una menor distancia inicial de vuelo implica mayores probabilidades de ser depredado (i.e. el ave potencialmente presa tiene menos tiempo para escapar), estos resultados

sugieren fuertemente que el chorlito canela se beneficia de la presencia del chorlo pampa aumentando su velocidad de respuesta (i.e. reaccionando a mayor distancia de la fuente de disturbio) ante la aparición de una amenaza. Este resultado es consistente con lo observado por Thompson & Barnard (1983), quienes interpretaron esta respuesta como una reducción en la vulnerabilidad de *V. vanellus* y *P. apricaria* a los ataques cuando estaban asociados con *L. rudibundus*.

Estudios previos han demostrado que cuando el riesgo percibido de depredación por los animales potencialmente presa aumenta, las respuestas comportamentales se centran en incrementar la vigilancia y/o aumentar la distancia inicial de vuelo (Brown *et al* 1999; Stankowich & Blumstein 2005). Una de las formas de incrementar la eficiencia en la vigilancia es conformando grupos, en los cuales los individuos comparten la actividad de vigilar, lo cual posibilita que la tasa de vigilancia individual sea menor favoreciéndose otras actividades como la alimentación. En general, los animales potencialmente presa tienden a aumentar la distancia inicial de vuelo cuando el riesgo percibido de depredación tiende a aumentar. La distancia al refugio, la experiencia previa de la presa y el comportamiento del depredador (e.g. su velocidad y dirección de ataque) y, en menor medida el tamaño del grupo, son los factores identificados con efectos de mayor magnitud en la distancia inicial de vuelo en los animales (Stankowich & Blumstein 2005). Sin embargo, en bandos mixtos la presencia de individuos de otra especie más sensible y alerta a la aproximación de una amenaza no ha sido considerada como un factor que disminuya la distancia inicial de vuelo (Stankowich & Blumstein 2005; Weston *et al* 2012). En este capítulo se evaluó si la distancia inicial de vuelo del chorlito canela aumenta (y por ende su vulnerabilidad al ataque disminuye) cuando se asocia a otra especie más alerta y sensible a la aproximación de un potencial peligro. Para ello se comparó la distancia inicial de vuelo del chorlito canela en bandos mono específicos versus bandos mixtos (chorlito canela y chorlo pampa).

Se encontró que la distancia inicial de vuelo del chorlito canela fue mayor cuando estuvo asociado al chorlo pampa, en relación a la distancia inicial de vuelo de grupos mono específicos de chorlito canela. Además, en casi la totalidad de los casos el chorlo pampa reaccionó primero ante la presencia de una amenaza vocalizando y escapando. Estos resultados extienden aquellos obtenidos por Thompson & Barnard (1983), que de manera similar concluyen que las especies de chorlos *P. apricaria* y *V.vanellus* aumentan su velocidad de reacción (disminuyendo su riesgo de depredación) al asociarse con *L. rudibundus*, que es una especie más sensible a las perturbaciones y actúa como especie centinela. Otros estudios demostraron que la tasa de vigilancia de chorlos y playeros es mayor cuando una especie se asocia a otra más sensible (Metcalfe 1984; 1989). Sin embargo, los efectos de las interacciones interespecíficas en reducir la distancia inicial de vuelo o velocidad de escape ante la presencia de un depredador son muy escasos (Stankowich & Blumstein 2005; Weston *et al.* 2012). En este sentido este trabajo muestra de manera novedosa que la distancia inicial de vuelo disminuyó cuando una especie se asoció a otra con comportamiento de alarma y reacción de escape más temprana. Además, el presente trabajo contribuye a la comprensión de los mecanismos subyacentes a las asociaciones interespecíficas en aves playeras. A su vez, los resultados obtenidos extienden las observaciones realizadas por Paulson & Erckmann (1985) que reportaron en las áreas de reproducción al chorlito canela nidificando cerca del chorlo ártico *Pluvialis squatarola*, aprovechando su comportamiento antidepredador. El chorlo ártico es escaso en Uruguay (Azpiroz 2001) y no utiliza hábitats de pastizal como el chorlito canela y el chorlo pampa.

Los bandos mixtos de aves alimentándose ocurren en hábitats terrestres en todo el mundo (Sridhar *et al* 2009). Dos hipótesis no excluyentes han sido propuestas para explicar por qué las aves participan en tales bandos: 1) aumentar la eficiencia de alimentación; 2) reducción del riesgo de depredación (Morse 1977). Los resultados aquí obtenidos apoyarían la segunda hipótesis. No obstante, podrían cumplirse ambas o la primera hipótesis, dado que una reducción en el riesgo de depredación podría

llevar a una menor tasa de vigilancia y un consecuente incremento en la tasa de alimentación (Sridhar *et al* 2009). De hecho, este trabajo no permite descartar la posibilidad que la variación de la distancia inicial de vuelo del chorlito canela respecto a cuándo está asociado al chorlo pampa sea resultado de imitar a éste último y no como una asociación para disminuir el riesgo de ser depredado. Quizás el chorlito canela está adaptado a convivir junto al chorlo pampa para reducir la tasa de vigilancia y aumentar la tasa de alimentación (y por ende su fitness), pero no para reducir el riesgo de depredación, y su reacción de escape cuando está asociado al chorlo pampa es mera imitación. Para dilucidar esto debería analizarse si la razón por la que el chorlito canela tiene una menor distancia inicial de vuelo cuando está en bandos mono específicos se debe a una distancia corta de detección del depredador, o al hecho que es una especie más ágil y liviana y que por lo tanto, aunque detecte al depredador a distancias largas, no requiere un vuelo de escape con tanta anticipación como en el caso del chorlo pampa (en general las aves grandes tienen una mayor distancia inicial de vuelo que las aves más pequeñas; Weston *et al* 2012). Junto con esto sería útil evaluar para el chorlito canela si la tasa de vigilancia disminuye y/o la tasa de alimentación aumenta como posible explicación alternativa de la asociación entre estas especies. No obstante, el sólo hecho que el chorlito canela vuele antes (en asociación con el chorlo pampa) sugiere fuertemente que hay una reducción en las probabilidades de ser depredado, lo cual es reforzado por el comportamiento del chorlito canela en las áreas de reproducción (i.e. asociación a nidos de *P. squatarola* como paraguas protector; Paulson & Erckmann 1985).

El chorlo pampa podría beneficiarse de la asociación con chorlitos canela a través del aumento del efecto dilución y confusión, siempre y cuando el chorlito canela no compita de manera sustancial con el alimento del chorlo pampa. Si bien esto último es posible, las diferencias de tamaño corporal y de pico entre ambas especies permiten suponer que se alimentan de tallas de presas diferentes y que por lo tanto el solapamiento en los recursos tróficos no sería muy importante. Esto es apoyado por el

hecho que no se han observado interacciones antagónicas entre el chorlo pampa y el chorlito canela, pero sí entre chorlos pampas que parecen defender territorios de alimentación en las áreas de invernada (Wiersma & Boesman 2013; Jukema com.pers; Aldabe obs.pers.). Por lo tanto, para fortalecer la vigilancia el chorlo pampa formaría grupos mono específicos pequeños para evitar la competencia intraespecífica. Consecuentemente a esta reducción en el tamaño de grupo habría una debilitación de los efectos dilución y confusión, que el chorlo pampa compensaría permitiendo la asociación con chorlitos canela, que no competirían localmente por el alimento. Este comportamiento ha sido observado en otros chorlos que prefirieron formar bandos mixtos que bandos mono específicos que implican mayor interferencia y niveles de agresión (Metcalfe 1989).

Capítulo 5. Conclusiones y discusión general

En esta tesis se realizó un análisis de los patrones de uso de hábitat y se evaluaron posibles mecanismos subyacentes a los patrones observados. Además, se determinó los rangos de altura del pasto y se identificó la altura de pasto óptima para ambas especies. Las implicancias de los resultados serán analizadas con fines de manejo y conservación de estas especies en las áreas de invernada.

La altura del pasto y la distancia a la laguna fueron identificadas como variables determinantes del uso de hábitat del chorlito canela y el chorlo pampa. A medida que se incrementa la altura del pasto y la distancia a la laguna, la probabilidad de presencia y abundancia del chorlito canela y el chorlo pampa tendieron a disminuir. Además, la magnitud del efecto de la altura del pasto fue mucho mayor que la magnitud del efecto de la distancia a la laguna. Además se encontró una correlación significativa y positiva entre el chorlito canela y el chorlo pampa, lo cual sugiere algún tipo de interacción que fue posteriormente evaluada. Aunque la cobertura forestal no pudo ser modelada estadísticamente porque covarió fuertemente con la distancia a la laguna de Rocha, se observó una

correlación negativa significativa entre la abundancia del chorlito canela y el chorlo pampa y la cobertura forestal. De similar manera, el tipo de pastizal no fue modelado por covariar con la distancia a la laguna. No obstante, un aspecto relevante y con implicancias en el manejo del hábitat de estas especies es que gran parte de los potreros mejorados y fertilizados tuvieron pasto alto (>15 cm) durante primavera y verano y no fueron utilizados por las aves. Cuando la altura de la vegetación fue inferior a 6 cm para el chorlito canela y 8 cm para el chorlo pampa, se observaron números relativamente grandes de estas especies en varios potreros mejorados en cobertura. En general, además de los efectos de la distancia a la laguna y altura del pastizal sobre las especies de aves de interés, las coberturas de árboles podrían estar influyendo negativamente sobre el uso de hábitat del chorlito canela y chorlo pampa. Esto, junto con el eventual efecto del mejoramiento de los potreros, debería ser estudiado en profundidad, procurando separar el efecto estadístico de la distancia a la laguna.

En el capítulo 3 se analizaron posibles mecanismos subyacentes a los efectos estadísticos de las variables distancia a la laguna y a la preferencia de las especies de chorlos de interés por pastizales cortos (<8 cm). En concreto, se evaluó si la biomasa de invertebrados covaría con la distancia a la laguna, y si la selección por pastos cortos se debe a una mayor abundancia de invertebrados en relación a pastos altos. En términos generales se observó que la biomasa de invertebrados varía en función de la distancia a la laguna y de la altura del pastizal: a distancias menores de la laguna se observó una mayor biomasa de invertebrados. Sin embargo, no se detectó un efecto significativo directo de la biomasa de invertebrados sobre las densidades del chorlito canela y el chorlo pampa, posiblemente debido al pequeño número de muestras (8 potreros), pero sí se detectó un efecto significativo de la cobertura de pastizal (o suelo desnudo) sobre la densidad del chorlito canela. Por otro lado, a medida que el pasto fue más alto la biomasa de invertebrados también fue mayor lo cual permite confirmar que la selección de estos chorlos por pastizales cortos no está vinculado a la abundancia de alimento, sino al acceso al mismo. En el capítulo 2, se observó que los chorlitos

canelas estuvieron siempre asociados a los chorlos pampas; sin embargo, no en todos los conteos los chorlos pampas estuvieron asociados al chorlito canela. Esto sugiere que el chorlito canela se aprovecha del "paraguas protector" del chorlo pampa. Esta hipótesis es apoyada por Paulson & Erckmann (1985) que reportaron en las áreas de reproducción el chorlito canela nidifica cerca del chorlo ártico *Pluvialis squatarola*, aprovechando su comportamiento antidepredador. En el capítulo 4 se evaluó si la distancia inicial de vuelo (un *proxy* del riesgo de depredación) aumenta (i.e. vuelan antes) cuando el chorlito canela se asocia con el chorlo pampa. Efectivamente se observó que ante un disturbio, la distancia inicial de vuelo de los chorlitos canela fue mayor en bandos conformados por chorlos pampas y chorlitos canela en relación a bandos mono específicos de chorlitos canela. Además, se observó que los chorlos pampas detectan y comunican la presencia de un disturbio al resto de los integrantes del bando antes que los chorlitos canela. Por último, se observó que los chorlos pampas realizan el vuelo de escape antes que los chorlitos canela. Por lo tanto, asumiendo que una menor distancia inicial de vuelo implica mayores probabilidades de ser depredado (i.e. el ave potencialmente presa tiene menos tiempo para escapar), toda la información aquí presentada apoya la hipótesis que el chorlito canela se beneficia de la presencia del chorlo pampa. Posiblemente el chorlo pampa se favorece del chorlito canela a través del incremento del efecto dilución del riesgo y confusión del depredador.

A continuación se señalan limitantes de este trabajo que deberían ser abordadas para fortalecer el conocimiento actual sobre el uso y selección de hábitat del chorlito canela y chorlo pampa en las áreas de invernada. Hubo algunas variables cuyo efecto no pudo ser evaluado por limitantes del diseño de muestreo empleado en la zona de estudio. Por ejemplo, el uso del suelo (pradera artificial y mejoramiento en cobertura) no pudo ser evaluado. Si bien las observaciones de campo sugieren que estas dos especies de aves sí pueden utilizar potreros mejorados o que fueron praderas artificiales en algún momento, se debería hacer un estudio más profundo, buscando controlar covariables que no

permitan ver el efecto aislado del uso del suelo. Por otro lado, la cobertura forestal y la abundancia de ambas especies de chorlos tuvieron una correlación negativa; a mayores coberturas forestales menores abundancias de aves. Esta correlación no pudo ser modelada con modelos lineales, de nuevo, por covariar con la distancia a la laguna. Según otros trabajos y la necesidad de las aves playeras en general de utilizar ambientes abiertos para detectar depredadores, parece muy viable que la cobertura forestal esté afectando negativamente el uso de hábitat del chorlito canela y el chorlo pampa. No obstante, el efecto de la cobertura forestal sobre las abundancias del chorlo pampa y el chorlito canela esto debería ser adecuadamente estudiado.

La evaluación que se realizó para determinar una covariación entre la distancia a la laguna y la biomasa de insectos tiene algunas limitantes que conviene señalar. En primer lugar se utilizó únicamente trampas de caída (pitfall), que capturan una parte de la macrofauna utilizable por estas especies en las áreas de invernada. Es necesario realizar un estudio de selección de dieta de las dos especies de chorlos para definir una técnica de captura adecuada y evaluar si las especies más consumidas (de existir) covarían con la distancia a la laguna. Por otro lado, no se observó una relación directa entre las densidades del chorlito canela y el chorlo pampa con la biomasa de invertebrados, pero el número de muestras fue muy pequeño. Debería incrementarse el número de muestras para mejorar la confiabilidad de que la ausencia de relaciones encontrada corresponde a un efecto real. Finalmente, el efecto detectado del chorlo pampa sobre la distancia inicial de vuelo puede no estar exclusivamente relacionado con una disminución en el riesgo de depredación, dado que no se puede descartar la posibilidad que la variación de la distancia inicial de vuelo del chorlito canela cuando está asociado al chorlo pampa sea resultado de imitar a éste último y no como una asociación para disminuir el riesgo de ser depredado. Debería estudiarse si el chorlito canela incrementa su tasa de alimentación y disminuye su tasa de vigilancia cuando está asociado al chorlo pampa.

Propuestas de manejo del hábitat

A partir de esta tesis se desprenden una serie de recomendaciones de manejo que permitirían mejorar la calidad y extensión del hábitat adecuado de pastizal del chorlito canela y el chorlo pampa en las áreas de invernada. La altura del pasto óptima debería ser inferior a 6 cm para el chorlito canela e inferior a 8 cm para el chorlo pampa; e idealmente inferior a 5 cm para ambas especies, aunque ambas especies toleran alturas hasta 10 cm y 15 cm, respectivamente. Si bien los potreros cercanos al espejo de agua de la laguna de Rocha deberían ser considerados como prioritarios para conservar el hábitat de ambas especies, los potreros más alejados también son utilizados por ambas especies, en particular por el chorlo pampa que, en relación al chorlito canela, tiene una mayor amplitud de nicho en la dimensión altura del pasto y distancia a la laguna. Por lo tanto, en los potreros de campos altos también es deseable que el pasto esté corto en el momento en que estas especies llegan a la zona de invernada (octubre). La cobertura del suelo debería ser inferior a 80% para facilitar la detectabilidad del alimento por parte del chorlito canela, pero esta variable no parece ser importante para la selección de hábitat del chorlo pampa. Los campos mejorados tendieron a tener pasto alto, debido al potencial productivo de las pasturas, a la fertilización, y a la relativamente baja carga de ganado. En principio, de esta tesis surge que los campos mejorados no serían un inconveniente para estas especies, siempre que la altura del pasto sea adecuada (idealmente inferior a 5 cm). Como principio precautorio, es recomendable que las coberturas forestales no sean de gran extensión, y en lo posible relativamente bajas en altura, particularmente en los potreros cercanos a la laguna. Por último, el chorlo pampa constituye un paraguas protector para el chorlito canela. En este sentido la conservación del chorlo pampa (que está considerado de preocupación menor para la UICN) es importante para la conservación del chorlito canela.

Las variables que modelan la calidad del hábitat para el chorlito canela y chorlo pampa están íntimamente vinculadas con las actividades productivas ganaderas en los pastizales del cono Sur

(Lanctot *et al.* 2002). Estas actividades productivas se basan en determinadas prácticas que favorecen la productividad del ganado. En el marco de un desarrollo sustentable, es necesario compatibilizar los buenos rendimientos productivos con la conservación de la biodiversidad, incluyendo la avifauna. Lapetina (2011) desarrolló una guía de buenas prácticas ganaderas para el área protegida Laguna de Rocha; a continuación se presentan los aspectos esenciales recomendados y se muestran las coincidencias y discrepancias con los requerimientos de hábitat de los chorlos de pastizal considerados en esta tesis. A partir de este análisis de presentan recomendaciones de manejo del hábitat que apuntan a compatibilizar la productividad ganadera con la conservación del campo natural y de las especies prioritarias para la conservación chorlito canela y chorlo pampa (Aldabe et al. 2013) en la Laguna de Rocha, con implicancias para otras lagunas costeras de similares características.

Los efectos que se pretenden lograr con el manejo del pastoreo en los sistemas productivos ganaderos son 1) aumentar la cobertura del suelo por vegetación, 2) disminuir las especies de plantas postradas y hierbas enanas, 3) aumentar las especies que aportan forraje, y 4) mejorar el aprovechamiento del pasto por el ganado. Para lograr esto una de las herramientas que recomienda Lapetina (2011) es el pastoreo controlado, en donde se regulan los tiempos de ocupación y descanso del pastoreo en los potreros según la composición botánica del potrero, la estación del año y la oferta de forraje (i.e. pastizal). El invierno es el período de mayor déficit forrajero para el ganado en los campos de la Laguna de Rocha. Para amortiguar este déficit se recomienda realizar descansos de otoño (para transferir forraje al invierno), realizar un ajuste general de la carga a nivel del predio, empleo de reservas forrajeras e incorporación de leguminosas mejoradoras del tapiz (mejoramientos en cobertura). En primavera, en particular en su inicio (alrededor de setiembre-octubre), se recomienda aliviar los potreros para promover el crecimiento de los pastos nativos perennes; este alivio será mayor o menor dependiendo del estado de los potreros en la salida del invierno. En cuánto

a la oferta de forraje, Lapetina (2011) recomienda manejar la oferta de forraje a través de la observación de la altura de las plantas. Para ello recomienda permitir a los pastos alcanzar unos 10 cm durante su descanso, y que el ganado se retire cuando la altura del pasto sea de 5 cm. En cuánto a la cobertura de la vegetación, se recomienda que la misma sea superior al 80%. Las alturas del pasto que recomienda Lapetina (2011) son también adecuadas (pero no ideales) para el chorlito canela y chorlo pampa. En los campos de lomada (ubicados en general lejos del espejo de agua de la Laguna de Rocha) la altura de pastizal mayor a 10 cm no sería un inconveniente para el chorlito canela, dado que esta especie se concentra en su gran mayoría en los potreros aledaños a la laguna. El chorlo pampa, si bien ocupa principalmente potreros cercanos a la laguna, utiliza en números relativamente grandes los campos alejados de la laguna (campos de lomada). El chorlo pampa puede utilizar potreros con vegetación de pastizal más alta que el chorlito canela (hasta 15 cm) y la cobertura de la vegetación parece no ser una variable importante para esta especie. Por tanto, las medidas de manejo del pastoreo de ganado propuestas por Lapetina (2011) para los potreros de lomada son bastante compatibles con el uso de hábitat que hacen las dos especies de aves estudiadas en esta tesis. Sin embargo, los chorlitos canela no serían beneficiados en los campos de lomada, dada la altura del pasto de los descansos. Esto puede ser particularmente importante en un escenario en donde las planicies de inundación (en donde están los potreros más cercanos a la laguna y donde se concentra en mayor medida el chorlito canela) estén cubiertas por agua; aunque este escenario es de baja probabilidad en la época que esta especie está en el área (octubre a febrero; Conde *et al.* 2015). En este caso los campos de lomada podrían ser ampliamente utilizados por el chorlito canela, siempre y cuando la altura y cobertura de la vegetación de pastizal sean adecuadas. En este sentido, cuando sea el caso es recomendable que al menos algunos potreros tengan 5 cm de altura cuando inicie la primavera (momento en que llegan los chorlos de pastizal desde sus áreas de invernada), y que se mantengan con cargas elevadas durante esta estación. La propuesta de Lapetina (2011) de incluir especies exóticas de valor forrajero no sería un inconveniente para esas especies de chorlos, siempre

y cuando la altura y cobertura de la vegetación sea adecuada. Además, se recomienda un pastoreo controlado de forma que el ganado pastoreé de manera no selectiva, evitando que se desarrollen matas de vegetación "dura" no apetecible por el ganado. Esto también es favorable para los chorlos de pastizal aquí estudiados, que se han registrado en mayores frecuencias en potreros de pasto corto y relativamente homogéneo. No obstante, Isacch & Cardoni (2011) observaron que en potreros con pastoreo rotativo las abundancias del chorlo pampa y el chorlito canela fueron menores que en potreros con pastoreo continuo. Los mecanismos subyacentes a esta observación no son discutidos en Isacch & Cardoni (2011). Cabe destacar que en esta tesis se observaron números importantes de ambas especies de chorlos en potreros con manejo rotativo del pastoreo, siempre que los mismos tuvieron pasto corto (<5 cm). En teoría, si un potrero es aliviado en invierno, y ocupado con cargas elevadas de ganado en primavera de manera que el pasto esté corto entre el inicio de la primavera (cuando llegan las aves desde sus áreas de reproducción) y finales del verano (cuando las aves migran hacia sus áreas de reproducción), no debería haber inconvenientes para que las aves los utilicen.

La productividad de los campos temporalmente inundables (campos bajos inundables) aledaños a la Laguna de Rocha es netamente de verano. Por lo tanto, Lapetina (2011) recomienda para los potreros temporalmente inundables de la Laguna de Rocha un pastoreo muy moderado durante el invierno, recargando sin problema una vez que se instala la primavera y durante el verano. Estas recomendaciones son compatibles con los requerimientos de hábitat del chorlito canela y chorlo pampa, que utilizan el área entre octubre y febrero (aproximadamente). Si el invierno es lluvioso y cálido, y consecuentemente se ingresa a la primavera con altura de pasto superior a los 10 cm, es recomendable incrementar la carga a finales del invierno e ingresar a la primavera con 5 cm de altura. En años con elevadas precipitaciones y temperatura tanto en invierno como en primavera, se ha observado que la gran mayoría de los potreros (tanto de campos bajos como de campos altos)

tienen una altura del pasto superior a los 10 cm, y el uso de estos potreros fue prácticamente nulo por parte de los chorlos de pastizal. En estos casos, se recomienda recargar los potreros aledaños a la laguna y aliviar los potreros de lomada (ubicados más alejados de la laguna). El efecto de la inundación de los potreros cercanos a la laguna puede reducir la altura y cobertura de la vegetación beneficiando a los chorlos de pastizal; esto fue observado en pastizales de Europa (Ausden *et al* 2001). Por lo tanto, la dinámica de apertura y cierre de la barra arenosa, que influye sobre la superficie de inundación de los potreros cercanos a la laguna, puede estar relacionada con la altura y cobertura de la vegetación de pastizal. Finalmente, el pastoreo ovino promueve una vegetación de pastizal más rala que el pastoreo ovino, por lo cual es recomendable para el hábitat de los chorlos de pastizal el pastoreo mixto vacuno-ovino o únicamente ovino (Lanctot *et al*. 2002).

El manejo de las malezas es un aspecto importante tanto para la producción ganadera de la zona como para ofrecer condiciones de hábitat apropiadas para los chorlos de pastizal aquí estudiados. En particular se ha notado un importante avance de cobertura del junquillo, *Juncus acutus*, una planta dura no apetecible por el ganado, que además reduce la habitabilidad por parte de los chorlos dado su elevada altura (100 cm) (Aldabe obs.pers.). Aún no se conocen manejos efectivos de esta planta, pero si su densidad es elevada, sus efectos sobre la calidad del hábitat de los chorlos de pastizal son claramente adversos, al igual que para la ganadería.

Bibliografía

Aldabe J, LBartesaghi, DE Blanco, A Brazeiro, M Calvar, S Ghione, G García, L García Tagliani, EM González, D Martino, M Rivas, G Scarlato, A Soutullo. 2008. Capítulo 4: Biodiversidad. Geo Uruguay. CLAES-PNUMA-DINAMA, Montevideo, Uruguay. 352 pp

Aldabe J & PI Rocca. 2010. Aves silvestres en las arroceras del norte de Uruguay, con énfasis en

chorlos y playeros migratorios. Implicancias para la conservación y manejo. Aves Uruguay, Montevideo, Uruguay. 56pp.

Aldabe J, E Arballo, D Caballero-Sadi, S Claramunt & PI Rocca. 2013. Aves. Pp. 151-173. En Soutullo A, C Clavijo & JA Martínez-Lanfranco (eds.). Especies prioritarias para la conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares. Ministerio de Vivienda, Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente. 222 pp.

Aldabe J. 2014. Análisis de datos de los censos de chorlos de pastizal en el cono sur de Sudamérica. Informe técnico no publicado. 15 pp

Aldabe J, L Bartesaghi, D Blanco, A Brazeiro, M Calvar, G García, L García Tagliani, EM González, M Rivas, G Scarlato & A Soutullo. 2008. "Biodiversidad" Capítulo 4. GEO Uruguay: El estado del medio ambiente en Uruguay. PNUMA-CLAES-DINAMA. Montevideo. Pp. 180-239

Almeida J. 2009. Wintering ecology of Buff-breasted Sandpiper (*Tryngites subruficollis*) in southern Brazil. PhD Thesis. University of Nevada, Reno. 219pp

Atkinson PW, D Buckingham & AJ Morris. 2004. What factors determine where invertebrate-feeding birds forage in dry agricultural grasslands? Ibis 140(Suppl.2):99-107.

Atkinson PW, RJ Fuller, JA Vickery, GJ Conway, JRB Tallowin, REN Smith, KA Haysom, TC Ings, EJ Asteraki & VK Brown. 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

Ausden M, Sutherland WJ & R James. 2001. The effects of flooding lowland wet grassland on soil macroinvertebrate of breeding wading birds. Journal of Applied Ecology 38:320-338

Ausden M & M Bolton. 2012. Breeding waders on wet grassland: factors influencing habitat suitability. Pp. 278-306. In RJ Fuller (Ed). Birds and Habitat Relationships in Changing Landscapes. Ecological Reviews, Cambrigde University Press, New York. 542pp

Azpiroz AB. 2001. Aves del Uruguay. Lista e introducción a su biología y conservación. Aves Uruguay, Montevideo, Uruguay.

Azpiroz AB, JP Isacch, RA Dias, AS Di Giacomo, C Suertegaray Fontana & CM Morales. 2012. Ecology and conservation of grassland birds in southeastern South America: a review. Journal of Field Ornithology 83:217-246

Benton TG, JA Vickery & JD Wilson. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? Trends in Ecology and Evolution 4:182-188

Bibby CJ, ND Burguess, DA Hill & S Mustoe. 2000. Bird Census Techniques. Second Edition. Elsevier. Gran Bretaña. 302 pp.

BirdLife International. 2012. Calidris subruficollis. The IUCN Red List of Threatened Species 2012: e.T22693447A38825896. http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2012-1.RLTS.T22693447A38825896.en. Downloaded on 21 December 2015.

Blanco D, R Banchs & P Canevari. 1993. Critical sites for the Eskimo Curlew (Numenius borealis), and other nearctic grassland shorebirds in Argentina and Uruguay. Wetlands for the Americas. Informe no publicado. US Fish and Wildlife Service. 84 pp.

Blanco DE, RB Lanctot, JP Isacch & VA Gill. 2004. Pastizales templados del sur de América del sur como hábitat de aves playeras migratorias. Ornitología Neotropical 15(Suppl):159-167

Blanco DE, B López-Lanuz, R Antúnez Días, A Azpiroz & F Rilla. 2006. Uso de arroceras por chorlos y playeros migratorios en el sur de América del Sur. Wetlands International, Buenos Aires, Argentina. 59 pp.

Blanco D & J Aldabe. 2007. Distribución y uso de hábitat del chorlito canela (Tryngites subruficollis) en la Estancia La Rinconada, Laguna de Rocha, Uruguay. Technical report by Wetlands International & Aves Uruguay, 15 pp.

Block WM & LA Brennan. 1993. The habitat concept in Ornithology: theory and applications. Current Ornithology 11:35-91

Bolker BM. 2015. Linear and generalized linear mixed models. Capítulo 13. In Fox GA, A Negrete-Yankelevich & VJ Sosa (Eds.). Ecological Statistics: Contemporary theory and application. Oxford University Press. Oxford, Reino Unido. 407pp.

Borcard D, F Gillet & P Legendre. 2011. Numerical ecology with R. Springer, New York. 306 pp.

Breheny P & W Burchett. 2012. Visualizing regression models using visreg.

http://myweb.uiowa.edu/pbreheny/publications/visreg.pdf

Briske DD, JD Derner, JR Brown, Sd Fuhlendorf, WR Teague, KM Havstad, RL Gillen, AJ Ash & WD Willms. 2008. Rotational grazing on rangelands: reconciliation of perception and experimental evidence. Rangeland Ecology and Management 61:3-17

Brown JS, JW Laundré & M Gurung. 1999. The ecology of fear: optimal foraging, game theory and trophic interactions. Journal of Mammalogy 80:385-399

Buckland ST, DR Anderson, KP Burnham, JL Laake, DL Borchers & L. Thomas. 2001. Introduction to distance sampling. Estimating abundance of biological populations. Oxford University Press 448 pp

Burnham KP & DR Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach. Springer-Verlag New York. 515 pp

Butler SJ & S Gillings. 2004. Quantifying the effects of habitat structure on prey detectability and accessibility fo farmland birds. Ibis 146(Suppl.2):123-130

Butler SJ, RB Bradbury & MJ Whittingham. 2005a. Stubble height affects the use of stubble fields by farmland birds. Ibis 42:469-476.

Butler SJ, MJ Whittingham, JL Quinn & W Cresswell. 2005b. Quantifying the interaction between food density and habitat structure in determining patch selection. Animal Behaviour 69:337-343

Cabrera AL & A Willink. 1973. Biogeografía de América Latina. Washinton D.C., Secretaría General de la Organización de Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Departamento de Asuntos Científicos. Serie Biología 13. 117 p.

Cal A, A Alvarez, C Petraglia, M Dell'Acqua, N López & V Fernández. 2011. Mapa de cobertura del suelo de Uruguay. Land Cover Classification System. MGAP-MVOTMA. Montevideo

Chebataroff J. 1942. La vegetación del Uruguay y sus relaciones fitogeográficas con el resto de América del Sur. Revista del Instituto Panamericano de Geografía e Historia: 49-90

Claramunt S & J Cuello. 2004. Diversidad de la biota uruguaya: Aves. Anales del Museo Nacional de Historia Natural y Antropología (2da serie) 10(6):76pp

Clay RP, AJ Lesterhuis & O Jhonson. 2010. Conservation plan for the American Golden Plover Pluvialis dominica. Version 1.1. Manomet Center for Conservation Sciences, Manomet, Massachusetts.

Colwell MA. 2010. Shorebird ecology, conservation, and management. University of California Press, Berkeley y Los Angeles, California. 328 pp

Colwell MA & SL Landrum. 1993. Nonrandom shorebird distribution and fine-scale variation in prey abundance. The Condor 95:94-103

Colwell MC & SL Dodd. 1995. Waterbird communities and habitat relationships in coastal pastures of northern California. Conservation Biology 9:827-834

Colwell MC & SL Dodd. 1997. Environmental and habitat correlates of pasture use by nonbreeding shorebirds. The Condor 99:337-344

Conde D, J Vitancurt, L Rodríguez-Gallego, D de Álava, N Verrastro, C Chreties, S Solari, L Teixeira, X Lagos, G Piñeiro, L Seijo, H Caymaris & D Panario. 2015. Solutions for sustainable coastal lagoon management: from conflict to the implementation of a consensual decision tree for artificial opening. Pp. 218-250. En Baztan J, O Chouinard, B Jorgensen, P Tett, J Vanderlinden & L Vasseur (Eds.). Coastal zones. Solutions for the 21st century. Elsevier. Amsterdam, Boston, Heidelberg, London, New York, Oxford, Paris, San Diego, San Francisco, Singapore, Sidney, Tokio. 343 pp.

Crawley MJ. 2007. The R book. Jhon Wiley and Sons Ltd. Chichester, Inglaterra. 942pp

Creswell W. 1994. Flocking is an effective anti-predator strategy in Red Shanks, Tringa totanus. Animal behaviour 47:433-442.

Cresswell W. 1996. Surprise as a winter hunting strategy in sparrowhawks *Accipiter nisus*, peregrines *Falco peregrinus* and merlins *F. columbarius*. Ibis 138: 684–692

Cresswell W. 2008. Non-lethal effects of predation in birds. Ibis 150:3-17

Deverux CL, CU McKeever, TG Benton & M Whittingham. 2004. The effect of sward height and drainage on Common Starlings *Sturnus vulgaris* and Northern Lapwings *Vanellus vanellus* foraging in grassland habitats. Ibis (Suppl.2):115-122.

Devereux CL, MJ Whittingham, E Fernández-Juricic, JA Vickery & JR Krebs. 2005. Predator detection and avoidance by starlings under differing scenarios of predation risk. Behavioral Ecology 17:303-309

Dormann CF, J Elith, S Bacher, C Buchmann, G Carl, G Carré, JR García Marquéz, B Gruber, B Lafourcade, PJ Leitão, T Münkemüller, C McClean, PE Osborne, B Reineking, B Schröder, AK Skidmore, D Zurell & S Lautenbach. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. Ecography 36:27-46

Douglas DJT & JW Pearce-Higgings. 2014 (a). Relative importance of prey abundance and habitat structure as drivers of shorebird breeding success and abundance. Animal Conservation 17:*first published online 4 April 2014*

Douglas DJT, PE Bellamy, LS Stephen, JW Pierce-Higgins, JD Wilson & MC Grant. 2014 (b). Upland land use predicts population decline in a globally near-threatened wader. Journal of Applied Ecology 51:194-203

Durant D, M Tichit, E Kernéis & H Fritz. 2008. Management of agricultural wet grasslands for breeding waders: integrating ecological and livestock system perspectives-a review. Biodiversity Conservation 17:2275-2295

Eglington SM, M Bolton, MA Smart, WJ Sutherland, AR Watkinson & JA Gill. 2010. Managing water levels on wet grasslands to improve foraging conditions for breed northern lapwing *Vanellus vanellus*. Journal of Applied Ecology 47:451-458

Elgar MA. 1989. Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the evidence. Biol Rev 64:13-33

ESRI. 2010. ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.

Evans LJ, S Bittman, DB Lank & F Craig. 2008. Factors influencing farmland habitat use by shorebirds wintering in the Fraser River Delta, Canada. Agriculture, Ecosystems and Environment 124:252-258

Fernández-Juricic E, MD Jiménez & E Lucas. 2002. Factors affecting intra and inter-specific variations in the difference between alert distances and flight distances for birds in forested hábitats. Canadian Journal of Zoology 80:1212-1220.

Fisher RJ & SK Davis. 2010. From Wiens to Robel: a review of grassland-bird habitat selection. Journal of Wildlife Management 74:265-273

Fondell TF & IJ Ball. 2004. Density and success of bird nests relative to grazing on western Montana grasslands. Biological Conservation 117:203-213.

Fox GA, A Negrete-Yankelevich & VJ Sosa. 2015. Ecological Statistics: Contemporary theory and application. Oxford University Press. Oxford, Reino Unido. 407pp.

Fuhlendorf SD, WC Harrel, DM Engle, RG Hamilton, CA Davis & DM Leslie Jr. 2006. Should heterogeneity be the basis for conservation? Grassland bird response to fire and grazing. Ecological Applications 16:1706-1716

Furnell J & SL Hull. 2014. Cliff top habitats provide important alternative feeding resources for wading birds of conservation importance wintering on non-estuarine coasts. Estuarine, Coastal and Shelf Science 139:119-126.

Gillings S & WJ Sutherland. 2007. Comparative diurnal and noctural diet and forating in European Golden Plovers *Pluvialis apricaria* and Northern Lapwing *Vanellus vanellus* wintering on arable farmland. Ardea 95:243-257

Goss-Custard, JD. 1970. The responses of Redshank (*Trynga totanus*) to spatial variations in the density of their prey. Journal of Animal Ecology 39:91-113

Green RE & Cadbury CJ. 1987. Breeding waders of lowland wet grasslands. RSPB Conservation Review 1: 10–13

Guisan, A. & Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. Ecol. Lett. 8:993-1009

Hamilton WD. 1971. Geometry for the selfish herd. J Theor Biol 31:295-311

Holling CS. 1959. Some characteristics of simple types of predation. Canadian Entomologists 91:385-398

Hutchinson GE. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbour Symp. Quant. Biol. 22:415-427

Hutchinson GE. 1978. An Introduction to Population Ecology. Yale University Press, New Haven.

Isacch JP & MM Martínez. 2003a. Habitat use by nonbreeding shorebirds in flooding pampas grasslands of Argentina. Waterbirds 26:494-500

Isacch JP & MM Martínez 2003b. Temporal variation in abundance and the population status of non-breeding Neartic and Patagonian shorebirds in the flooding pampa grassland of Argentina. Journal of Field Ornithology 74:233-242

Isacch JP, CA Darrieu & MM Martínez. 2005. Food abundance and dietary relationships among migratory shorebirds using grasslands during the non-breeding season. Waterbirds 28:238-245

Issach JP & DA Cardoni. 2011. Different grazing strategies are necessary to conserve endangered grassland birds in short and tall salty grasslands of the flooding pampas. Condor 113:724-734

Jackman S. 2015. Package "pscl". http://pscl.stanford.edu/

Johnson OW & PG Connors. 2010. American Golden-Plover (*Pluvialis dominica*), The Birds of North America Online (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the Birds of North America Online:http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/201doi:10.2173/bna.201

Krebs JR & NB Davies. 1993. An introduction to behavioural ecology. 3rd Ed. Blackwell Publishing. 420 pp.

Lanctot RB, J Aldabe, JB Almeida, D Blanco, J Jorgensen, P Rocca & K. Strum. 2010. Conservation

plan for the Buff-breasted Sandpiper (*Tryngites subruficollis)*, version 1.0. Manomet Center for Conservation Science, Manomet, Massachusetts, and U.S. Fish and Wildlife Service, Anchorage, Alaska.

Lanctot RB, DE Blanco, RA Dias, JP Isacch, VA Gill, JB Almeida, K Delhey, PF Petracci, GA Bencke, & R Balbueno. 2002. Conservation status of the Buff-breasted Sandpiper: historic and contemporary distribution and abundance in South America. *Wilson Bulletin* 114:44-72.

Lanctot RB, DE Blanco, M Oesterheld, RA Balbueno, JP Guerschman & G Piñeiro. 2004. Assessing habitat availability and use by Buff-breasted Sandpiper (*Tryngites subruficollis*) wintering in South America. Ornitología Neotropical 15(Suppl):367-376

Lanctot RB & CD Laredo. 1994. Buff-breasted Sandpiper (*Tryngites subruficollis*). In: *The Birds of North America*, No. 91 (A. Poole and F. Gill, Eds.). Philadelphia: The Academy of Natural Sciences; Washington, D.C.: The American Ornithologists' Union.

Lapetina, J. 2011. Guía de buenas prácticas ganaderas para el manejo y conservación de pastizales naturales. Paisaje Protegido Laguna de Rocha. MVOTMA-SNAP. Montevideo 65 pp.

Lemaire G, J Hodgson & A Chabbi. 2011. Grassland productivity and ecosystem services. Wallingford UK and Cambridge MA, USA. 312pp

Lima SL. 1998. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. Bioscience 1:25-34

Manly BFJ, LL McDonald, DL Thomas, TL McDonald & WP Erickson. 2002. Resource selection by

animals. Statistical desing and analysis for field studies. Second Edition. Kluwer Academic Publisher. New York, Boston, Dordrecht, London, Moscow. 236 pp

McCracken DI, GN Foster & A Kelly. 1995. Factors affecting the size of leatherjacket (Dipetera: Tipulidae) populations in pastures in the west of Scotland. Applied Soil Ecology 2:203-213

McCracken DI & JR Tallowin. 2004. Swards and structure: the interaction between farming practices and bird food resources in lowland grasslands. Ibis 146(Suppl.2): 108-114

Metcalfe NB. 1984. The effects of mixed-species flocking on the vigilance of shorebirds: who do they trust? Animal Behaviour 32: 986-993

Metcalfe NB. 1989. Flocking Preferences in Relation to Vigilance Benefits and Aggression Costs in Mixed-Species Shorebird Flocks. Oikos 56:91-98

Morris MG. 2000. The effects of structure and its dynamics on the ecology and conservation of arthropods in British grasslands. Biological Conservation 95:129-142

Morse DH. 1977. Feeding behavior and predator avoidance in heterospecific groups. Bioscience 27:332-339

Myers JP & LP Myers. 1979. Shorebirds of coastal Buenos Aires Province, Argentina. Ibis 121:186-200

Myers JP. 1980. Terrioriality and flocking by Buff-breasted Sandpiper: variations in non-breeding

dispersion. Condor 82:241-250

Mullahy J. 1986. Specification and Testing of Some Modified Count Data Models. Journal of Econometrics 33:341–365.

Navedo JG, D Arranz, AG Herrera, P Salmón, JA Juanes & JA Masero. 2013. Agroecosystems and conservation of migratory waterbirds: importance of coastal pastures and factors influencing their use by wintering shorebirds. Biodiversity Conservation 22:1895-1907

Neill SR & JM Cullen. 1974. Experiments on whether shcooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopods and fish predators. J Zool 172:549-569

Odderskaer P, A Prang, JG Poulsen, PN Andersen & N Elmegaard. 1997. Skylark (Alauda arvensis) utilisation of micro-habitats in spring barley fields. Agriculture, Ecosystems and Environment 62:21-29

Page G & DF Whitacre. 1975. Raptor predation on wintering shorebirds. The Condor 77:73-83

Pallarés OR, EJ Berretta & GE Maraschin. 2005. The South American campos ecosystem. Suttie, J, SG Reynolds, C Batello (eds). Grasslands of the world. FAO, 171-219.

Paton DC, M Ziembicki, P Owen & C Heddle. 2000. Disturbance distances for water birds and the management of human recreation with special reference to the coorong region of south Australia. University of Adelaide, Adelaide.

Paulson DR & WJ Erckmann. 1985. Buff-breasted Sandpipers nesting in association with Black-bellied Plovers. The Condor 87:429-430

Pearce-Higgins JW & DW Yalden. 2003. Variation in the use of pasture by breeding European Golden Plovers *Pluvialis apricaria* in relation to prey availability. Ibis 145:365-381

Perkins AJ, MJ Wittingham, RB Bradbury, JD Wilson, AJ Morris & PR Barnett. 2000. Habitat characteristics affecting use of lowland agricultural grassland by birds in winter. Biological Conservation 95:279-294

Piersma T, R Hoekstra, A Dekinga. 1993. Scale and intensity of intertidal habitat use by Knots *Calidris canutus* in the western Waden Sea in relation to fook, friends and foes. Netherlands Journal of Sea Research 31:331-357

Piersma T, J Van Gils, P De Goeij & J Van Der Meer. 1995. Holling´s functional response model as a tool to link the food-finding mechanism of a probing shorebird with its spatial distribution. Journal of Animal Ecology 64:493-504

Pinheiro J & D Bates. 2015. Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. https://cran.r-project.org/web/packages/nlme/nlme.pdf

Pomeroy AC. 2006. Tradeoffs between food abundance and predation danger in spatial usage of a stopover site by western sandpiper, *Calidris mauri*. Oikos 112:629-637

Quinn JL & W Cressell. 2004. Predator hunting behaviour and prey vulnerability. Journal of Animal

Ecology, 73:143-154

R Core Team. 2015. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. URL http://www.R-project.org.

Rodríguez-Gallego L, M Masciardi & M Nin. 2012(a). Modern vegetation and polen relationships in four Southwestern Atlantic coastal lagoons. Journal of the Coastal and Estuarine Research Federation 35:785-798

Rodríguez-Gallego L, M Nin, C Suárez & D conde. 2012(b). Propuesta de plan de manejo del Paisaje Protegido Laguna de Rocha. Informe técnico no publicado. 107 pp.

Rogers LE, RL Buschbom & CR Watson. 1977. Lenght-Weight relationships of shrub-steppe invertebrates. Annals of the Entomological Society of America 169:51-53

Sage RD. 1982. Wet and dry-weight estimates of insects and spiders based on length. American Midland Naturalist 2:407-411

Schielzeth H. 2010. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. Methods in Ecology and Evolution 1:103-113

Soberón J. & AT Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. Biodivers. Inform. 2: 1-10

Soriano A. 1991. Río de la Plata Grasslands. In RT Coupland (Ed), Ecosystems of the world 8A:

Natural Grasslands. Elsevier: 367-407, Amsterdam-London-New York-Tokyo.

Sridhar H, G Beauchamp & K Shanker. 2009. Why do birds participate in mixed-species foraging flocks? A large-scale synthesis. Animal Behaviour 78:337-347

Stamkovich T & DT Blumstein. 2005. Fear in animals: a meta analysis and review of risk assessment. Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences 272:2627-2634

Stodola KW, BJ Benjamin, MG Alessi, JL Deppe, TR Dallas, TA Beveroth, TJ Benson & MP Ward. 2014. Stopover ecology of American Golden Plovers (*Pluvialis dominica*) in Midwestern Agricultural fields. The Condor 116:162-172

Thompson DBA & CJ Barnard. 1983. Anti-predator responses in mixed species associations of Lapwings, Golden Plovers and Black-headed Gulls. Animal Behaviour 31:585-593.

Van Gils J, P Wiersma & A Bonan. 2013. Buff-breasted Sandpiper (*Calidris subruficollis*). In: del Hoyo J, A Elliott, J Sargatal, DA Christie & E de Juana (eds.). Handbook of the Birds of the World Alive. Lynx Edicions, Barcelona. (retrieved from http://www.hbw.com/node/53942 on 4 November 2015).

Verhulst J, Kleijn D & F Berendse. 2007. Direct and indirect effects of the most widely implemented Dutch agrienvironment schemes on breeding waders. Journal of Applied Ecology 44:70-80

Vickery JA, JR Tallowin, RE Feber, EJ Asteraki, PW Atkinson, RJ Fuller & VK Brown. 2001. The

management of lowland neutral grasslands in Britain: effects of agricultural practices on birds and their food resources. Journal of Applied Ecology 38:647-664

Weston MA, EM McLeod, DT Blumstein & PJ Guay. 2012. A review of flight-initation distances and their application to managing disturbance to Australian birds. Emu 112:269-286.

Whittingham MJ & HM Markland. 2002. The influence of substrate on the functional responses of an avian granivore and its implications for farmland bird conservation. Oecologia 130:637-644.

Whittingham MJ, Buttler SJ, Quinn JL & W Cresswell. 2004. The effect of limited visibility on vigilance behaviour and speed of predator detection: implications for the conservation of granivorous passerines. Oikos 106:377-385.

Whittingham MJ & KL Evans. 2004. The effects of habitat structure on predation risk of birds in agricultural landscapes. Ibis 146(Suppl.2):210-220.

Whittingham MJ & CL Devereux. 2008. Changing grass height alters foraging site selection by wintering farmland birds. Basic and Applied Ecology 9:779-788

Wiersma P & P Boesman. 2013. American Golden Plover (*Pluvialis dominica*). In: del Hoyo J, A Elliott, J Sargatal, DA Christie & E de Juana (eds.) (2013). Handbook of the Birds of the World Alive. Lynx Edicions, Barcelona. (retrieved from http://www.hbw.com/node/53819 on 4 November 2015).

Wilson DW, R Anderson, S Bailey, J Chetcuti, NR Cowie, MH Hancock, CP Quine, N Russell, L

Stephen & Des BA Thompson. 2013. Modelling edge effects of mature forest plantations on peatland waders informs landscape-scale conservation. Journal of Applied Ecology 51:204-213

WORLD RESOURCES 2000–2001. People and ecosystems: the fraying web of life. World Resources Institute, Washington, D.C.

Ydenberg RC & LM Dill. 1986. The economics of fleeing from predators. Advances in the study of behavior 16:229-249

Ydenberg RC, RW Butler, DB Lank, CG Guglielmo, M Lemon & N Wolf. 2002. Trade-offs, condition dependence and stopover site selection by migrating sandpipers. J. Avian Biology 33:47-55

Zeileis A, C Kleiber, S Jackman. 2008. Regression Models for Count Data in R. Journal of Statistical Software, 27(8), 1–25

Zuur A, EN Ieno & GM Smith. 2007. Analysing ecological data. Springer. 672pp

Zuur A, EN Ieno, NJ Walker, AA Saveliev & GM Smith. 2009. Mixed effects models and extensions in Ecology with R.