Biblioteca Digital
F C E N - U B A

BIBLIOTECA CENTRAL LUIS F LELOIR
BIBLIOTECA CENTRAL LELOIR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES UBA

Tesis Doctoral

Conservación del Macá Tobiano (Podiceps gallardoi): factores que afectan la viabilidad de sus poblaciones

Roesler, Carlos Ignacio

2016-03-15

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:
Roesler, Carlos Ignacio. (2016-03-15). Conservación del Macá Tobiano (Podiceps gallardoi): factores que afectan la viabilidad de sus poblaciones. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:
Roesler, Carlos Ignacio. "Conservación del Macá Tobiano (Podiceps gallardoi): factores que afectan la viabilidad de sus poblaciones". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2016-03-15.

EXACTAS UBA
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

UBA
Universidad de Buenos Aires

Dirección: Biblioteca Central Dr. Luis F. Leloir, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Intendente Güiraldes 2160 - C1428EGA - Tel. (++54 +11) 4789-9293

Contacto: digital@bl.fcen.uba.ar

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

Conservación del Macá Tobiano (*Podiceps gallardoi*): factores que afectan la viabilidad de sus poblaciones

Tesis presentada para optar por el título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área CIENCIAS BIOLÓGICAS

CARLOS IGNACIO ROESLER

Directores

Dr. Juan Carlos Reboreda

Dra. Bettina Mahler

Consejero de estudios
Dr. Juan Carlos Reboreda

Buenos Aires, 15 de marzo de 2016

Dedicada a...

Mi familia, papás, hermanos y parva de sobrinos, por el aguante.

A Juan Mazar Barnett, por ser mi mentor y por ser un capo.

Y al Gringo Johnson, por haber hecho lo que hizo por el Macá Tobiano.

Acuarela realizada especialmente para esta tesis por Jon Fjeldså.

RESUMEN.– CONSERVACIÓN DEL MACÁ TOBIANO (*PODICEPS GALLARDOI*): FACTORES QUE AFECTAN LA VIABILIDAD DE SUS POBLACIONES.

La tasa actual de extinción de especies ha aumentado al menos dos órdenes de magnitud respecto a los valores históricos del registro fósil por lo que la conservación de la biodiversidad se ha vuelto prioritaria en Biología. El Macá Tobiano se encuentra entre las *c.* 220 especies de aves en peligro crítico de desaparecer y es la única que se distribuye casi exclusivamente en Argentina. Fue descubierto por la ciencia occidental en 1974 en las mesetas de altura del oeste de la provincia de Santa Cruz, donde se reproduce. Durante el invierno migra hacia las rías y estuarios de los grandes ríos de la misma provincia. Hasta mediados de la década de 1990's se estimaba que la población incluía entre 3000 y 5000 individuos, pero a mediados del 2000's se detectó una importante reducción poblacional. El objetivo de esta Tesis fue evaluar la viabilidad de las poblaciones y generar información que permita realizar acciones de conservación y manejo con base científica. Se estudió la historia natural, tendencias poblacionales recientes, éxito reproductivo, comportamiento migratorio y su consecuencias en la estructuración genética (ADNmt), y el impacto de las especies invasoras sobre la especie. Se realizaron un total 1041 días/hombre de trabajo de campo, en *c.* 450 lagunas de nueve mesetas de altura del oeste de Santa Cruz. Se realizaron censos poblacionales, seguimiento regular de las colonias de nidificación, se marcaron y se tomaron muestras de sangre de individuos y se evaluó la presencia de tres especies invasoras que constituyen una amenaza para el Macá Tobiano (el Visón Americano *Neovison vison*, la Trucha Arcoíris *Oncorhynchus mykiss* y la Gaviota Cocinera *Larus dominicanus*). Se encontró que la población global del Macá Tobiano se redujo mas de un 80% en 25 años, que la reducción no fue homogénea en toda su distribución y que los factores causales de esta heterogeneidad varían de meseta a meseta. El éxito de reclutamiento (juveniles que llegan a la edad de la migración por intento de nidificación) fue variable entre temporadas y estuvo muy influenciado por las características de las lagunas en las que ocurrió la nidificación. Las causas

principales que afectaron el éxito reproductivo fueron de origen climático, principalmente las tormentas de viento, aunque todos los factores de amenaza detectados tienen un efecto negativo sobre el reclutamiento. El marcado de individuos y los censos poblacionales mostraron que existe un comportamiento migratorio de tipo filopátrico. Esta filopatría se vio además reflejada en una estructuración genética de las poblaciones de distintas mesetas. Las especies invasoras afectaron al macá en distintas etapas del ciclo de vida y en diferentes zonas de la distribución. Los resultados indican que la población se habría reducido como resultado de una multiplicidad de factores, por lo que deben desarrollarse una variedad de acciones de manejo para proteger las poblaciones remanentes. Estas acciones deben realizarse diferencialmente en las distintas etapas del ciclo de vida y en las distintas mesetas. En función de las primeras experiencias de medidas de manejo aplicadas, se concluye que la conservación del Macá Tobiano depende hoy de la aplicación de acciones de conservación directa. Asimismo, resulta muy importante continuar con los estudios sobre las principales amenazas que enfrentan las poblaciones del Macá Tobiano y de los aspectos aún desconocidos de su biología.

Palabras Claves: Conservación, especies invasoras, biología reproductiva, filopatría, Macá Tobiano, manejo, *Podiceps gallardoi*, tendencias poblacionales.

ABSTRACT.– CONSERVATION OF THE HOODED GREBE (*PODICEPS GALLARDOI*): FACTORS THAT AFFECT THE VIABILITY OF ITS POPULATIONS.

The extinction rate of the species has increased by at least two orders of magnitude compared to the historical values of fossil records, which is why the conservation of biodiversity has become a priority in biology. The Hooded Grebe is among the *c.* 220 critically endangered bird species and it is the only one with a distribution almost exclusively within Argentina. It was discovered in 1974 in the highland plateaus of the western Santa Cruz province, where it reproduces. During winter it migrates to the estuaries of the same province. During the mid 1990's the population was estimated at 3000 to 5000 individuals, but by mid 2000's, a drastic reduction of the population was detected. The objective of this Thesis was to assess the viability of the populations and to generate information that will lead to conservation actions and management with a scientific basis. Studies on its natural history, recent population trends, reproductive success, migratory behavior and its consequences in the genetic structure of the population were carried out, as well as the impact of alien species on the viability of the populations. A total amount of 1041 man-days of fieldwork was carried out on the *c.* 450 lakes of nine highland plateaus in west Santa Cruz province, including population censuses, regular monitoring of the breeding colonies, marking of individuals, blood samples collection and evaluation of the presence of invasive species which present a threat to the Hooded Grebe: the American Mink *Neovison vison*, the Rainbow Trout *Oncorhynchus mykiss,* and the Kelp Gull *Larus dominicanus*. Results showed that the global population of the Hooded Grebe was reduced by more than 80% in the past 25 years, that this reduction was not homogeneous in all its distribution and that the causing factors of this heterogeneity varied from one plateau to another. The recruitment rate (juveniles that reach to migration per reproductive pair) varied between seasons and was influenced heavily by the characteristics of the lakes where breeding had occurred. The main causes that affected the reproductive success had climatic origins (such as windstorms), but all threat factors found were

shown to have a negative impact on recruitment. The marking of individuals and population censuses showed the existence of a philopatric migratory behavior. This philopatry was also reflected in the genetic structure among populations in different plateaus. Each of the invasive species affected the Hooded Grebe in different stages of its lifecycle and on different areas of its distribution. The results indicate that the population has been reduced as a result of a multiplicity of factors, which is why a variety of management actions need to be developed in order to protect the remaining populations of the Hooded Grebe. These actions must be carried out differently in the distinct lifecycle stages and plateaus. According to the first management measures applied, it can be concluded that the conservation of the Hooded Grebe nowadays depends on the implementation of direct conservation actions. Also, it will be very important to carry out further studies on the main threats that the Hooded Grebe populations face and the yet unknown aspects of its biology.

Key words: Conservation, invasive species, reproductive biology, philopatry, Hooded Grebe, management, *Podiceps gallardoi*, population trends

AGRADECIMIENTOS

A mis directores, Juan Carlos Reboreda & Bettina Mahler, mas que un agradecimiento debería ser una disculpa... Por estar siempre delirando con miles de cosas y sin seguir los caminos normales o esperables. Pero juro que aprendí un montón de ellos, y sin ellos nada podría haber hecho para alcanzar este momento. Gracias por el aguante. Y por supuesto, a Lali Fasola, mi directora encubierta, mi guía de vida, que vino a rescatarme de la locura del campo y los datos, alineándome no solo intelectual, sino emocionalmente y llevándome por el camino correcto (o al menos lo mejor que pudo), enseñándome a ser biólogo (y de paso enseñándome un poquito de humanidad... cosa que es más difícil en mi caso). Ella se llevó la peor parte de tratar de enseñarme y guiarme, pero esta tesis es un logro de ella.

De mas está decir que esta tesis es compartida, casi en coautoría, pero por el esfuerzo y la compañía de los compañeros del 'Proyecto Macá Tobiano', Hernán Casañas, Pablo Hernández y Santiago Imberti. Sin ellos no hubiera nada que decir con respecto al Macá Tobiano. Su amistad, ayuda, compañía y esfuerzo lo agradeceré para siempre. También otras personas cumplieron un rol importante, como el Cholo (Mariano) Bertinat, Germán Montero, Rodrigo Fariña y Gabriel Tournour. Llegar al momento de presentar la tesis fue 99% gracias a la genia de Caro y su infinita paciencia, amistad y aguante. Al Colito Pastore, porque es un placer haber vuelto a laburar con quien fuera mi primer mentor en el mundo de las aves y la conservación.

Por fuera del mundo del campo, me rescataron los amigos y la gente que me apoyó. Gabi Agostini fue desde siempre (y nunca va a dejar de ser) mi guía mental, mi norte moral y ético, pero aparte una fuente constante de conocimientos y lógica (a veces insoportablemente irrefutable). Emo, Lia, Fede, Ele (y su Flia.), Plasma & Joaco, los pilares desde la facu. Y la nueva gente como el Emma, Igor, Mariano, siempre me mantuvieron en la línea teórica. Los chicos de Villegas, el Turco, Juan, Julio, Santiago y Gabo, aunque mucha bola no me dieron, al menos me escucharon contar anécdotas. Al Grupo FALCO por su acoso y apoyo constante (aunque no siempre perceptible). Los chicos del LEyCA, Vani, Diego, Ceci, Cyn, Nati (R.), Romi, Sol, Ali, Juanma, Lucho, Naty (C.), Bruno & Caro (porque se merece aparecer dos veces!), fueron un aporte constante de comentarios e ideas.

A mi familia, papás, hermanos, cuñados y la carretillada de sobrinos, desde los mas grandes, Antonio, Dante & Umi, hasta las pequeñitas, Anita & Nina, que siempre se bancaron la no-presencia mía, siempre lejos, siempre a las vueltas, pero que nunca me recriminaron (aunque a ellos yo sí!). Y obvio también tengo que agradecer a toda la familia *in extenso*, que siempre con las preguntas y comentarios (y alojamientos), me hicieron el aguante, como Coco, Cacho, Andre, Gustavo, Caro, Sergio, la tonelada de primos, tíos políticos y parientes algo mas lejanos (pero que siempre están por ahí). A los abuelos ya idos, antes de todo esto, Elba y Toma, mas que nada una dedicatoria, ya que siempre me apoyaron y me hicieron el aguante para que siga en lo que me gustaba (los pájaros), sin pensarlo dos veces. Como me dijo Elba hace no mucho "la oportunidades son calvas, con un mechón en la nuca, así que hay una sola chance de agarrarlas. Que no se te escapen". ¡Espero cumplir!

Los chicos del 'núcleo duro' del PMT fueron los que se bancaron la parte fulera, los que la descocieron y los que la siguen descociendo en la conservación, aunque sigan laburando en el PMT o ya se hayan alejado buscando otras aventuras. Para todos ellos no tengo forma de agradecerles: Maria Figuera Tomas, Diana Friedrich, Ine Pereda, Patrick Buchanan, Juan Klavins, Pedro Chiesa & Emilia Giusti (aunque nuevitos, ya del núcleo), Andrele de Miguel, Carlitos Ferreyra & Julio Lancelotti.

Por supuesto que el agradecimiento va (y también unas disculpas entremezcladas) para todos los que compartieron conmigo las largas horas de camioneta, caminatas, censo, vinos y charlas en las mesetas, pero que

también ayudaron en muchos otros aspectos del trabajo. Son muchos y puedo pecar de olvidar, pero lo intentaré hacer en orden cronológico: Juan S. Verón, la Gringa Martínez, La Justita (Lore) Martínez, H. Slongo, D. Punta Fernández, A. Zarco, M. McNamara, Plasma (F.) Idoeta, J. M. Raggio, M. Viñas, R. Lapido, M. Zambrano, P. Rosso, A. Morgenthaler, B. Taylor, A. Bayles, M. Múller-M., L. Pagano, G. Aprile, H. Rodríguez Goñi, L. Pagano, G. Murga, M. Gómez M., D. Gough, E. Harvey, L. Rosset, L. Cataldi, E. Tiberí, P. Irazoqui, F. Segovia, S. Alvarado, a los chicos del Iyenu Jono, M. Iribarren, A. Shave, B. Wilcox, K. Murphyy, S. Fisher, M. Mazas, M. Ríos Valdez, D. Kurbs, M. Pederni, P. Colavino, S. Queiro & R. Sanchez, Los Friedrich (Peta & Bettina e hijos), M. Cenizo, S. Briones Martín, J. Tappa, A. Sengsirirak, I. & I. Berkunsky, D. Podestá, H. Povedano, Sofi, N. Cossa, L. Dodyk, G. Gonzales Taboas, Alan, G. Garbarain, P. Fracas, D. Carus, N. Lazarte, M. Basnak, L. Martín, L. Chiverry, M. Carbonetto, D. Scalise, R. López, J. Saad, Rodrigo, I. Izaguirre, C. Marinone, S. Porcell, D. Winkler, J.C. Reboreda, M. Illif, Virginia, Inés, P. Pascoe, G. Chiappini, S. D'Alessio, L. Route & H. Meinertzhagen. En el laboratorio molecular también hubo ayuda, principalmente de M. Van Tuinen (UNCW), y su equipo (Alex, Kay, Megan & Chris), quien brindó su equipo y conocimiento, y de nuevo Caro, que también me banco en ésta!

Muchas estancias ayudaron, no sólo permitiendo entrar a sus campos, sino brindando lugar donde dormir, buenas charlas y muchos asados de capón: La Vizcaína (principalmente), Laurak Bat, El Porvenir, Rodeo 13, El Rincón, La Paloma, El Unco, La Lucha, Casa de Piedra, El Sauco, El Correntoso, El Roble, El Sauce, 9 de Julio, La Chiquita, Cueva de Las Manos, La Madrugada, Buitreras, San Carlos, La Criolla, El Frigorífico, Serrandía, Cerro Pampa, Menelik, Río Capitán, La Angostura, Lago Strobel (incl. Vega del Osco), Laguna Verde, Las Coloradas, Cerro Bayo, Rincón de Los Toros, La Victorina, Cerro Ventana, La Bernarda, La Lila, El Condor, Punta del Lago, Río Toro, Huemules & Cerro Fortaleza. Pero además, en esas estancias conocí a mucha gente que sin su ayuda no podría haber logrado el desarrollo del trabajo, como Pedro y Juan (Los Vascos) Garitaonandia, Norma, Piri, Ramón, Segundo Jara, Carlín, Benito, Catalán, Pancho Chicahuala, E. Sandoval, Javier, Pancho Puebla, H. Sabella, R. Couto, Roly, S. Antileo, El Vasco Lazcano, A. Puricchelli, T. Saihueque, Santiago, Arriola, Mirko Citanovich (y familia), Mario, Walter y Miguele (hasta siempre amigo!), Tonchi & María, Celso, Jeracín Burachov, Mauricio, Ángel & Alberto Rodríguez, Beto & Luciano Alba, Vicente, A. Rojo & algunos otros (espero que no muchos) cuyos nombres se me han ido escapando.

A la gente de APN que colaboró durante la tesis: P. Rosso, C. Chehebar, H. Pastore, L. Buria, J.C. Montañéz, M. & J. Zambrano, L. Montenegro, J. Cunha, J. Sotola, Ivana, L. Ojeda, Sebastián, Victor, L. Pimper & L. Malmierca. Al PN Patagonia (A. Moretti), al personal del PN Perito Moreno y de PN Los Glaciares (zona norte; C. Soratti & el Capa). Y también a los amigos de la Fundación Flora y Fauna, Male, Pablo, Guido, Laura, Sofía, Kris y Doug.

A las autoridades que siempre apoyaron, Ale Rearte (SP Perito Moreno), Pablo Ramírez (Mun. G. Gregores), G. Mercado (L.A.), Servicios Públicos Perito Moreno, SP Gregores & SP provincial, Pancho Anglesio, D. Medina, M. Cliffton, entre muchos otros.

Jon Fjeldså, El Pampa Cenizo, Lui & El Pollo Calavera, donaron las copadísimas ilustraciones originales para la tesis, así como H. Povedano, Lui Pagano, S. Imberti, P. Hernández, M. Thibaud, H. Casañas, E. Tiberí & L. Fasola, brindaron sus fotografías.

A muchos que aportaron valiosos datos inéditos como J. Fjeldså, R. Matus, A. Serret, C. Bertonatti, A. Bosso, P. Sutton, R.H. Charldwood, A. Kusch, P. Harrison & J.M. Arcos Pros.

Y por último a todas las instituciones que apoyaron, el agradecimiento también es total. Principalmente a Aves Argentinas/AOP & la Asociación Ambiente Sur, que al ser las líderes del Proyecto Macá Tobiano, pueden bien

proclamar que esta tesis en parte es un producto de su esfuerzo y dedicación por la conservación de la naturaleza. Ellos siempre brindaron todas su estructura, personal y fondos que estuvieran disponibles para garantizar el éxito del trabajo. Sin embargo, existieron fondos personales que deben ser agradecidos especialmente en esta tesis, entre ellos se destaca el aporte de CREOI (especialmente a Michelle Wainstein), Fondos FOCA Banco Galicia, Rufford Small Grants, aporte privado de Van Tuinen (UNCW) & el EDGE of Existence Programm de la Zoological Society of London (especialmente a Olivia & Nisha).

A todos, y a todos los que seguro me olvidé sin querer, de nuevo... ¡disculpas por todo! Y.....

¡MUCHAS GRACIAS!

ÍNDICE

RESUMEN.– CONSERVACIÓN DEL MACÁ TOBIANO (*PODICEPS GALLARDOI*): FACTORES QUE AFECTAN LA VIABILIDAD DE SUS POBLACIONES. III

ABSTRACT.– CONSERVATION OF THE HOODED GREBE (*PODICEPS GALLARDOI*): FACTORS THAT AFFECT THE VIABILITY OF ITS POPULATIONS. V

AGRADECIMIENTOS VII

ÍNDICE X

INTRODUCCIÓN GENERAL 1

Situación de Conservación de las Aves Argentinas 6

Orden PODICIPEDIFORMES: Evolución, Relaciones Filogenéticas & Características Generales del Grupo 8

Estado de Conservación del Orden PODICIPEDIFORMES: Amenazas & Tendencias Poblacionales 15

El Macá Tobiano (*Podiceps gallardoi*) 19

El Macá Tobiano o 'Pimpollo Tobiano' en Chile 23

Situación Reciente de las Poblaciones del Macá Tobiano 28

Objetivos y estructura de la tesis 29

ÁREA DE ESTUDIO & METODOLOGÍA GENERAL 33

Área de Estudio 33

Metodología General 44

CAPÍTULO 1. BIOLOGÍA REPRODUCTIVA Y ASPECTOS DE LA HISTORIA NATURAL DEL MACÁ TOBIANO (*PODICEPS GALLARDOI*) 55

Métodos 57

Resultados 63

Discusión 80

CAPÍTULO 2. ESTADO ACTUAL DEL MACÁ TOBIANO (*PODICEPS GALLARDOI*): TAMAÑO POBLACIONAL & FACTORES QUE AFECTAN EL ÉXITO REPRODUCTIVO. 94

Capítulo 2.A.– Estado poblacional del Macá Tobiano (*Podiceps gallardoi*) 96

Métodos 98

Resultados 100
Discusión 104
CAPÍTULO 2.B.– FACTORES QUE AFECTAN EL ÉXITO REPRODUCTIVO DEL MACÁ TOBIANO (*PODICEPS GALLARDOI*). 106
Métodos 108
Resultados 111
Discusión 120
CAPÍTULO 2. DISCUSIÓN GENERAL 127
CAPÍTULO 3. ESTRUCTURACIÓN POBLACIONAL & MOVIMIENTOS ESTACIONALES DEL MACÁ TOBIANO (*PODICEPS GALLARDOI*) COMO EVIDENCIAS DE COMPORTAMIENTO FILOPÁTRICO 130
CAPÍTULO 3.A.– ESTRUCTURA GENÉTICA DE LAS POBLACIONES DEL MACÁ TOBIANO (*PODICEPS GALLARDOI*) 133
Métodos 134
Resultados 136
Discusión 139
CAPÍTULO 3.B.– MOVIMIENTOS POBLACIONALES DEL MACÁ TOBIANO (PODICEPS GALLARDOI). 141
Métodos 144
Resultados 147
Discusión 154
CAPÍTULO 3. DISCUSIÓN GENERAL 157
CAPÍTULO 4. ESPECIES INVASORAS QUE AFECTAN A LAS POBLACIONES DEL MACÁ TOBIANO (*PODICEPS GALLARDOI*) 161
CAPÍTULO 4.A– ANÁLISIS DE LA DIETA DEL VISÓN AMERICANO (*NEOVISON VISON*) EN EL ÁREA DE DISTRIBUCIÓN DEL MACÁ TOBIANO (*PODICEPS GALLARDOI*) Y EFECTOS SOBRE SUS POBLACIONES 164
Métodos 168
Resultados 171
Discusión 175
CAPÍTULO 4.B.– EFECTO DE LA TRUCHA ARCOÍRIS (*ONCORHYNCHUS MYKISS*) SOBRE LA COMUNIDAD DE AVES ACUÁTICAS DE LA MESETA DEL LAGO STROBEL: IMPLICANCIAS EN LA CONSERVACIÓN DEL MACÁ TOBIANO (*PODICEPS GALLARDOI*) 178
Métodos 181

Resultados 185
Discusión 188
CAPÍTULO 4.C.– ANÁLISIS DE LA DISTRIBUCIÓN DE LA GAVIOTA COCINERA (*LARUS DOMINICANUS*) EN RELACIÓN A LAS LAGUNAS DE ALTURA DONDE HABITA EL MACÁ TOBIANO (*PODICEPS GALLARDOI*) 191
Métodos 193
Resultados 194
Discusión 199
CAPÍTULO 4.– DISCUSIÓN GENERAL 201
DISCUSIÓN GENERAL, CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES DE MANEJO PARA LA CONSERVACIÓN DE LAS POBLACIONES DEL MACÁ TOBIANO (*PODICEPS GALLARDOI*) 206
DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES 206
RECOMENDACIONES DE MANEJO 214
CONSIDERACIONES FINALES 231
PARTE DE ESTA TESIS HA SIDO PUBLICADA EN LOS SIGUIENTES ARTÍCULOS 232
BIBLIOGRAFÍA CITADA 233
ANEXO 1.– TODAS LAS LAGUNAS VISITADAS DURANTE EL ESTUDIO 251
ANEXO 2.– LAGUNAS MONITOREADAS REGULARMENTE DURANTE EL ESTUDIO. 262
ANEXO 3.– LAGUNAS MONITOREADAS PARA EL ESTUDIO DE LA TRUCHA ARCOÍRIS (*ONCORHYNCHUS MYKISS*). 269
ANEXO 4.– PROTOCOLO BÁSICO DE RE-CRÍA EX-SITU DE MACÁ TOBIANO (*PODICEPS GALLARDOI*). 274

INTRODUCCIÓN GENERAL

La extinción es la catástrofe poblacional máxima y cada vez que ocurre, la identidad de una comunidad particular se altera (Pimm 1991). El tiempo que una población persiste antes de llegar a extinguirse depende de múltiples factores, aunque el tamaño poblacional es el elemento más crítico (Reed *et al.* 2003). Existen otros factores intrínsecos de la historia natural de las especies –vulnerabilidad a la endogamia o cortos tiempos generacionales, entre otros– que pueden favorecer una extinción poblacional rápida (Pimm 1991), así como aspectos comportamentales que pueden ser determinantes, entre los que se destaca el efecto Allee poblacional (Reed 1999).

Es importante comprender los aspectos ecológicos y evolutivos que rigen los patrones de extinción entre las distintas especies, generando así la información para que biólogos de la conservación, conservacionistas y agentes de gestión puedan discernir el riesgo potencial de extinción entre las diferentes poblaciones o especies (Reed 1999). El proceso de extinción puede ser visto como una manifestación extrema de la incapacidad de una población/especie para coexistir con su ambiente biótico y abiótico, ya sea para sobrevivir a desastres naturales como inundaciones, sequías, períodos glaciares o impactos de asteroides, a la incapacidad de coexistir con otras especies como resultado de la depredación, competencia o parasitismo, o a la incapacidad de coexistir con la especie humana como resultado de la sobre-explotación, destrucción o transformación del hábitat o competencia directa (Ehrlich 1988, Pullin 2002, Ferriere 2004).

La extinción es un proceso natural que ha ocurrido desde los orígenes de la vida en la tierra y por lo tanto es un proceso que afecta directamente a los patrones locales de diversidad, la que aumenta por especiación y migración y disminuye por la extinción (local o global) de las poblaciones o especies (Ferriere *et al.* 2004).

Los niveles/valores de diversidad han aumentado en forma progresiva a lo largo de la historia de nuestro planeta (Gaston & Spicer 1998), con excepción de momentos puntuales donde se han producido extinciones masivas (Wilson 1988, Gould 1989), siendo los cinco más importantes los que ocurrieron entre los períodos Ordovícico-Silúrico (443 MA), Devónico-Carbónico (354 MA), Pérmico-Triásico (248 MA), Triásico-Jurásico (206 MA) y Cretácico-Terciario (65 MA). Las especies sobrevivientes a los grandes eventos de extinción masiva no son sólo aquellas mejor adaptadas, con "mejores genes", o con poblaciones más grandes, sino que en muchos casos, la supervivencia de una determinada especie está también ligada a la contingencia o azar. Especies o grupos de especies con hábitos o comportamientos favorables en períodos puntuales (Gould 1989) poseen una mayor probabilidad de supervivencia durante esos períodos de extinción, independientemente de la capacidad de la especie o los "buenos genes" (Leaky & Lewin 1998). Se calcula que desde la explosión cámbrica, hace 530 millones de años, han aparecido 30 mil millones de especies, y su desaparición pone de manifiesto el rol preponderante que tiene la extinción como proceso modelador de la diversidad biológica (Leaky & Lewin 1998). Se estima que cerca del 99,9% de las especies que alguna vez existieron en nuestro planeta se han extinguido (Leaky & Lewin 1998).

Más allá de la importancia del proceso de extinción como agente de la evolución y el modelado de las comunidades locales, trabajos recientes han presentado evidencias de que las tasas de extinción actuales son hasta dos órdenes de magnitud mayores que las tasas de extinción pasadas y que son similares a las de las extinciones masivas ocurridas en el pasado,

por lo que se considera que la tierra está atravesando la sexta extinción masiva en los 4500 millones de años de la historia de la vida (Ceballos *et al.* 2015).

La tasa de extinción normal ha sido estimada mediante métodos paleontológicos y moleculares en un valor inferior a 1 especie por millón de años (EMA). La tasa calculada a partir del año 1900 hasta el presente alcanza valores de 132 EMA en aves y hasta 243 EMA en mamíferos (Pimm *et al.* 2014). Entre las 10000 especies de aves conocidas se ha estimado que la tasa de extinción desde el año 1500 hasta el presente cercana a 100 EMA, y aunque en la última década esta tasa se ha reducido hasta menos de 50 EMA, sería de aproximadamente 150 EMA si no fuera por los esfuerzos de conservación direccionados a proteger especies que enfrentan altos grados de amenaza (Pimm *et al.* 2007). Incluso esta alta tasa de extinción ha comenzado a ser percibida por la población, reflejándose en los medios masivos de comunicación y entretenimiento, como por ejemplo "...puede ser a causa de la tasa de extinción de este siglo, 1000 veces más acelerada que la tasa natural..." ("*Fearful Symmetry"* The X-files, temporada 2:18, 1995).

Del total de las especies de aves descriptas, ya han sido declaradas extintas 130 y otras 600 se encuentran categorizadas como globalmente o críticamente amenazadas, lo que representa una alta probabilidad de extinción en las próximas décadas (Hirschfeld *et al.* 2013, BirdLife International 2016a). Un factor a ser considerado es que en el pasado reciente las extinciones afectaron principalmente a especies de islas, mientras que en la actualidad las amenazas afectan también a especies continentales, por lo que las proyecciones futuras estiman una tasa de extinción cercana a 1500 EMA para fines del siglo XXI (Pimm *et al.* 2007).

Cuatro procesos y/o factores han sido descriptos como los principales responsables de las extinciones actuales: i) destrucción/modificación de hábitats; ii) sobrexplotación; iii) especies invasoras; y iv) extinciones secundarias –extinciones de especies causadas como consecuencia de extinciones previas de otras especies– (Pimm 1991).

El término "Antropoceno" es utilizado actualmente para enfatizar el papel central que ha tomado el ser humano en procesos tanto ecológicos como geológicos (Crutzen & Stoermer 2000, Crutzen 2002). La magnitud y variedad de los impactos causados por la humanidad dejan poco lugar a la discusión sobre que actualmente el planeta Tierra se encuentra en un período de tiempo diferente, principalmente desde el punto de vista ambiental (Corlett 2015). La justificación de promover la definición de Antropoceno como un período geológico independiente al Holoceno se justifica por numerosas variables ambientales que han sido alteradas, entre las que se destacan la concentración de gases de efecto invernadero (Crutzen 2002), la acidez de los océanos y los cambios en el ciclo del nitrógeno (Corlett 2015). Se han indicado diferentes momentos de inicio del Antropoceno aunque uno de los más aceptados es el comienzo de la revolución industrial a fines del siglo XVII (Crutzen 2000, Crutzen & Stoermer 2000). Sin embargo, se ha sugerido que tal vez debiera retrasarse mucho más, incluso hasta los albores de los primeros homínidos que modificaron ecosistemas (1,8 MA en el pasado) o más recientemente, hace 14 o 15 mil años, con las extinciones de la megafauna en Europa y América, o hace 7000 años con el inicio de la agricultura. Incluso se planteó que el Antropoceno aún no ha comenzado y que debería tomarse como inicio cuando los valores climáticos se encuentren completamente por fuera de los valores extremos del Holoceno, tal vez durante el presente siglo (Corlett 2015). Otra posibilidad planteada es considerar al Holoceno completo como Antropoceno (Corlett 2015).

El fenómeno de la aceleración de las extinciones ha despertado el interés en la comunidad científica y ha encendido alarmas que activaron la necesidad de generar conocimiento científico robusto que brinde información que permita disminuir este proceso de extinción masiva de especies. Desde que comenzaron las investigaciones sobre especies amenazadas dos paradigmas han prevalecido y guiado los estudios, por un lado el 'de las poblaciones pequeñas' y por el otro el 'de las poblaciones en disminución', con diferentes supuestos y consecuentemente, diferentes metodologías (Caughley 1994). Estas metodologías

y supuestos forman parte de la disciplina que actualmente se define como 'Biología de la Conservación', que se encuentra entre las ramas más recientes de la Biología, que existe desde hace menos de cuatro décadas, ya que se considera el año 1978 como el año de origen de la misma (Soulé & Wilcox 1980, Soulé 1985, Van Dyke 2008).

En años recientes se han planteado críticas a algunas estrategias aplicadas en conservación y a la forma en la que se están desarrollando. Se ha mencionado que uno de los problemas más importantes es que muchas de las prácticas de conservación actuales se basan en información anecdótica y creencias generalizadas, más que en la evaluación sistemática de las evidencias ofrecidas por estudios serios y abarcativos (Sutherland *et al.* 2004). No obstante, es sabido que en muchos casos los grandes problemas de conservación son conocidos desde mucho tiempo antes de que los conservacionistas trabajen sobre ellos, aunque la identificación de las prioridades puede ser algo más compleja que una simple selección de especies (Mace & Collar 2002). Es por esto que identificar el problema y llegar a entender qué aspectos de dicho problema necesitamos conocer mejor, es un paso fundamental para cualquier estudio en el campo de la Biología de la Conservación para la obtención de información concreta.

La Biología de la Conservación ha sido definida como una disciplina 'de crisis' o 'impulsada por una misión' (Soulé 1985, Mace 2014), ya que su aplicación se basa en la necesidad de encontrar respuestas y soluciones a problemas para los cuales no se cuenta con la información deseada, y que en muchos casos no es posible obtener esta información de manera directa. Como otras disciplinas dentro de la Biología, aunque tal vez en mayor medida, es extremadamente ecléctica en cuanto a los enfoques y métodos que utiliza, con aportes de numerosas ramas de la Biología, pero también desde otras disciplinas como las ciencias sociales (Soulé 1985).

Si bien la Biología de la Conservación es novedosa, ya ha atravesado un proceso de cambios conceptuales, o de paradigma de enfoque, con cambios desde 'la naturaleza por sí

misma' en los 1960–70's, donde la naturaleza debe permanecer inalterada ante la presencia humana, al enfoque actual basado en el concepto de 'gente y naturaleza', donde el humano es parte del medio natural a conservar (Mace 2014). Estos cambios afectan directamente los métodos y las estrategias. De cualquier manera, siendo un área de la Biología de estructura multidisciplinaria, con influencia de múltiples ramas teóricas, llama la atención la necesidad de darle un nombre de disciplina independiente, ya que aún antes de la aparición de la 'Biología de la Conservación' como una disciplina con nombre, existían biólogos que trabajaban en conservación aplicando muchas de estas técnicas (Van Dyke 2008). Aun más, muchos biólogos provenientes de diferentes ramas de la Biología trabajan en conservación y aportan a la conservación de las especies y los ambientes naturales, sin necesidad de llamarse 'biólogos de la conservación'. Por esto, es posible considerar que bien podríamos hablar de Biología 'para' la Conservación, y no de una disciplina en sí misma, ya que esto es simplemente utilizar una variedad extensa de herramientas de numerosos orígenes con el fin de resolver problemas 'de crisis'. Toda la urgencia de discutir nombres o estructuras de la disciplina toma en parte importancia (pero por otro lado pierde sentido), considerando que ya existe información robusta que advierte que el proceso de extinción de especies está siendo causado por la actividad humana (Ceballos *et al.* 2015) y por lo tanto es necesario enfocar esfuerzos en revertir el problema.

Situación de Conservación de las Aves Argentinas

De las poco más de 10000 especies de aves conocidas en el mundo, cerca de 600 se encuentran categorizadas como en peligro y/o críticamente amenazadas y 130 ya han sido declaradas extintas (Hirchsfeld *et al.* 2013, BirdLife International 2016a). De todas las especies de aves, más de 3300 habitan el Neotrópico (Stotz 1996) y 1033 han sido mencionadas para la

Argentina (Mazar Barnett & Pearman 2001, Pearman & Areta 2015). De las especies mencionadas para Argentina, 51 se encuentran dentro de alguna categoría de amenaza a nivel global, aunque sólo seis en las categorías de mayor riesgo, en peligro crítico o extintas (BirdLife International 2016a). Tres de estas especies tienen distribución marginal en Argentina, la Palomita Morada (*Claravis geoffroyi*), el Pato Serrucho (*Mergus octosetaceus*) y el Albatros de Tristan (*Diomedea dabbenena*), otra está considerada como posiblemente extinta, el Playero Esquimal (*Numenius borealis*) y otra, el Guacamayo Azul (*Anodorhynchus glaucus*), no tiene registros confirmados desde 1960's. El Macá Tobiano (*Podiceps gallardoi*) es la única especie en peligro crítico, cuya distribución se restringe a la Argentina (ver abajo "El Macá Tobiano o 'Pimpollo Tobiano' en Chile") (BirdLife International 2016b). Entre las especies en la segunda categoría de riesgo (en peligro), se destacan algunas especies cuya distribución ocurre mayormente en Argentina, por lo que su conservación depende mayormente de las poblaciones de nuestro país, como es el caso del Capuchino Pecho Blanco (*Sporophila palustris*), Loro Vinoso (*Amazona vinacea*), Águila Coronada (*Buteogallus coronatus*) y el Cardenal Amarillo (*Gubernatrix cristata*) (BirdLife International 2016a). En la Patagonia Austral, otra especie globalmente amenazada (vulnerable) comparte algunas de las posibles amenazas que afectan al Macá Tobiano, como es el caso de la Gallineta Chica (*Rallus antarcticus*) (Mazar Barnett *et al.* 2014, BirdLife International 2016a).

Según la última re-categorización realizada para las aves de Argentina (AA/AOP & SAyDS 2015) 107 de las 1033 especies se hallan dentro de alguna de las categorías de amenaza consideradas bajo la normativa nacional (Decreto No 666/97, Res. SAyDS No 348/2010), con 18 especies en peligro crítico, 36 en peligro, 53 amenazadas (categoría equivalente a vulnerable de UICN), 91 vulnerables (equivalente a casi amenazada de UICN) y 23 insuficientemente conocidas. Tres especies han sido declaradas extintas en el país y otras dos son consideradas posiblemente extintas. Para la provincia de Santa Cruz, el 84% de las especies que la habitan no se encuentran bajo ninguna categoría de amenaza. Sólo dos fueron

categorizadas como críticamente amenazadas, el Macá Tobiano (*Podiceps gallardoi*) y el Cauquén Colorado (*Chloephaga rubidiceps*), mientras que otras cuatro especies fueron incluidas en la categoría de amenazadas (AA/AOP & SAyDS 2015). Todas estas especies amenazadas son de hábitos acuáticos (sólo una es exclusivamente marina) y en gran medida se encuentran afectadas por amenazas similares, principalmente la modificación del hábitat y las especies invasoras (BirdLife International 2016a).

Orden Podicipediformes: Evolución, Relaciones Filogenéticas & Características Generales del Grupo

Los macaes o zambullidores se encuentran dentro del Orden Podicepediformes, un grupo monofilético dentro de Neoaves (Hackett *et al.* 2008). Tradicionalmente fueron tratados como un grupo cercanamente emparentado a los Colimbos, Orden Gaviiformes, incluso la Familia Podicipedidae fue considerada miembro de este orden, a su vez ubicados dentro del Superorden Gaviomorphae, junto a familias de aves buceadoras, como las del Orden extinto Hesperornithiformes, debido a las similitudes morfológicas tanto externas como óseas (Cracraft 1982). Sin embargo, las similitudes se debían probablemente a analogías por convergencia debido a modos de vida similares más que a un parentesco evolutivo reciente (Konter 2001, Ogilvie 2003, Fjeldså 2004, Mayr 2004). A principios de este siglo, en base a estudios moleculares, una hipótesis novedosa fue propuesta, en la que el grupo hermano de los macaes sería el de los flamencos, Orden Phoenicopteriformes (Van Tuinen *et al.* 2001). Esta hipótesis ha sido sustentada en numerosos trabajos subsiguientes basados en técnicas moleculares (Cracraft *et al.* 2004, Chubb 2004, Hackett *et al.* 2008), así como también con datos de morfología interna tanto de taxa actuales como fósiles y la combinación de ambos

(Mayr 2004, Ksepka *et al.* 2013), combinación de datos moleculares y morfológicos (Ericson *et al.* 2006, Mayr 2008) e incluso de co-evolución de parásitos (Johnson *et al.* 2006). No obstante, esta hipótesis también ha sido objeto de un amplio debate por numerosos autores (Storer 2006, Mayr 2007), quienes han suministrado evidencias tanto a favor como en contra de dicha relación filogenética, pero que aún continua sin resolverse completamente (Livezey & Zusi 2007, Livezey 2011, Mayr 2013). En la actualidad la relación cercana entre flamencos y macaes es ampliamente aceptada por la comunidad científica (Fjeldså 2004, Zhang *et al.* 2014, Remsen *et al.* 2015) e incluso se le ha asignado nombre al grupo, Mirandornithes (Sangster 2005). Es importante destacar que algunos grupos fósiles de flamencos nadadores de la Familia Paleolodine habrían compartido aun más similitudes morfológicas y de comportamiento con los macaes que aquellas propuestas para los grupos recientes de flamencos (Fjeldså 2004).

La datación mediante técnicas de reloj molecular calibrado con fósiles proponen que la rama que dio origen a los macaes se originó hace alrededor de 44,7 millones de años, durante el Eoceno medio (Fjeldså 2004). Sin embargo, el momento de origen del orden no es claro. Más allá de que los macaes se caracterizan por tener huesos robustos, amplia distribución geográfica y habitar ambientes acuáticos lénticos –ambientes que favorecen la preservación de estructuras fósiles– no son abundantes en el registro fósil (Mayr 2013a), y es en el Mioceno temprano, entre 23 y 25 millones de años, cuando aparece *Thiornis sociata* (Storer 2000), uno de los restos más antiguos conocidos que pueden ser asignados con certeza al grupo. El esqueleto de este fósil posee similitudes con el de las especies del género actual *Tachybaptus,* incluso mayores que entre el género *Tachybaptus* y el género *Podiceps* (Fjeldså 2004). Existen correcciones modernas basadas en técnicas de reloj molecular calibrado con el registro fósil que ubica la separación del clado flamencos–macaes en el Oligoceno (Ericson *et al.* 2006), concordante con lo hallado en el registro fósil disponible (Mayr 2013). Todo esto apunta a que en relación al origen de las Neoaves este grupo es reciente, posiblemente

originado durante el Oligoceno o tal vez apenas previo, posterior a los demás grupos de aves modernas que se originaron en el Eoceno o antes (Konter 2001, Fjeldså 2004, Mayr 2013).

El orden Podicipediformes se encuentra conformado por 23 especies actuales, con la mayor diversidad de especies (16) en América, 13 de ellas endémicas y con todos los géneros representados, a excepción de *Poliocephalus*. Todos los géneros que se hallan en América, excepto *Aechmophorus*, se encuentran en Sudamérica, y en particular *Podicephorus* (género en discusión para *Podiceps major*) y *Rollandia* son endémicos de esta parte del continente. El 'viejo mundo' sólo tiene dos géneros, entre los cuales se encuentra *Podiceps*, pero existe información para creer que éste tiene una historia evolutiva más extensa en América. Asimismo, el origen cercano de *Poliocephalus* con *Podilymbus* podría explicarse a través de una conexión a través de Antártida. Todo esto indicaría que el posible origen del orden haya sido en Sudamérica, más específicamente en el cono sur (Fjeldså 2004) (Figura 1).

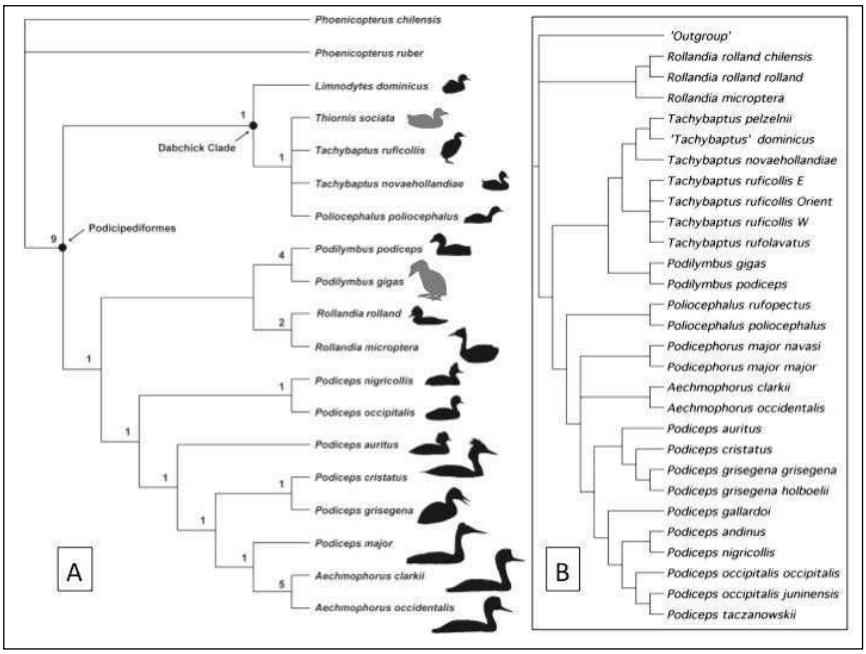

FIGURA 1. Filogenias en base a caracteres morfológicos del orden PODICIPEDIFORMES. A) Filogenia reciente basada en evidencias paleontológicas incluyendo especies fósiles (tomado de Ksepka *et al.* 2013); B) Filogenia 'clásica' sólo de grupos actuales (tomado de Fjeldså 2004).

Probablemente el antecesor de los macaes haya sido una especie de hábitos similares a las gallinetas, que pudo haber vivido en ambientes palustres con abundante vegetación. Debido a las características de estos ambientes, habrían modificado sus miembros posteriores, que se pliegan al adelantar las patas y se extienden al bajarlas, con una rotación de los dedos de 120 grados, probablemente como adaptación a la abundante vegetación (Fjeldså 2004). Además, las patas de los macaes cuentan con un reborde aserrado que también pudo haber surgido como una adaptación a la locomoción en este tipo de ambientes palustres, y que en la actualidad les sirve durante el buceo en sectores con abundante vegetación sumergida (Fjeldså 2004). Este último autor, en su libro "*Bird Families of the World: the Grebes*", ilustra un ancestro hipotético de similares características a las especies actuales pero con los miembros desplazados hacia el centro del cuerpo (ver figura 3.3, página 24). Estas patas desplazadas hacia adelante y especializadas para el desplazamiento en la vegetación densa fueron las que permitieron a las especies aprovechar el ambiente subacuático en entornos dulceacuícolas vegetados. A excepción de las especies de mayor tamaño que se especializan en peces, la mayoría de los macaes actuales no se alimentan de presas grandes sino de invertebrados que buscan entre la vegetación, con buceos de poca profundidad (Konter 2001, Ogilvie 2003, Fjeldså 2004). Por esto se supone que para hacer más eficiente el buceo debieron desplazar las patas hacia la parte posterior del cuerpo (*Podiceps*/ lat. *podicis, podex* ano, lat. *pes* pié), lo que los favoreció en su vida acuática, pero limitó el desplazamiento en superficies sólidas (Konter 2001, Fjeldså 2004). La especialización morfológica trajo aparejada algunas limitaciones como la incapacidad de remontar vuelo desde tierra, pero favoreció una gran adaptación a cuerpos de agua estables, lo que ha llevado a que muchas especies reduzcan su capacidad de vuelo durante largos períodos del año e incluso a que algunas hayan perdido completamente esa capacidad. Existen tres especies neotropicales con imposibilidad de vuelo, una que perdió totalmente esta capacidad, mientras que las otras dos son incapaces de realizar vuelos sostenidos por largas distancias (Konter 2001, Ogilvie 2003, Fjeldså 2004).

Huxley (1914), en un trabajo clásico sobre comportamiento de los macaes, afirma "estructura primero, función luego". Siguiendo este paradigma, se describirán brevemente las características que hacen de los macaes los buceadores por excelencia de aguas continentales, así como un grupo de extrema complejidad y para nada primitivo en lo que refiere a estructuras adquiridas (Fjeldså 2004).

Los macaes son muy homogéneos en sus características morfológicas, con sutiles variaciones, siendo éstas principalmente en tamaño y coloración, pero no en sus características fundamentales, por lo que todo lo detallado a continuación se puede extrapolar directamente a los aspectos estructurales del Macá Tobiano (Llimona & del Hoyo 1992, Konter 2001, Fjeldså 2004). Existen adaptaciones a la vida acuática que han hecho de los macaes un grupo notablemente diferente al resto de los grupos de aves buceadoras, más allá de algunas similitudes con los Colimbos.

Las patas no tienen membranas interdigitales como son las patas palmadas de algunas familias de los órdenes Charadriiformes o Anseriformes, o como las patas totipalmadas de los Pelecaniformes. Las patas de los macaes son similares a las patas festoneadas de las gallaretas, de la familia Rallidae, orden Gruiformes, aunque no tienen lóbulos independientes, sino que cada dedo posee un solo lóbulo, por esto se denominan lobuladas. Dependiendo del ambiente y del modo de vida de los diferentes macaes, poseen redecillas interdigitales que pueden ser más o menos amplias dependiendo de la densidad de la vegetación acuática, siendo las más amplias las del género *Podilymbus*, mientras que en *Podicephorus major*, por ejemplo, los dedos están completamente separados. El caso del género *Tachybaptus* es un modelo intermedio de la independencia de los dedos. El género *Podiceps* tiene una estructura similar a aquella de los macaes pescadores de ambientes sin vegetación, aunque algunas especies del género son similares en tamaño y comportamiento a *Tachybaptus* spp., como es el caso del Macá Plateado (*P. occipitalis*) (Fjeldså 2004). Las patas se han desplazado hacia la porción más distal del cuerpo, por lo que el fémur se ubica casi horizontalmente a la

superficie del agua. Además, las patas tienen una amplia capacidad de rotación en el tibio-tarso, lo que genera que durante el buceo las patas puedan estar debajo, lateralmente o incluso por encima del eje del cuerpo. Esto, combinado con la capacidad que tienen de moverlas independientemente, les permite una gran maniobrabilidad y una enorme agilidad, mayor que la que poseen el resto de los grupos de aves buceadoras.

En aquellas especies que cazan activamente peces grandes, la necesidad de poder bucear a alta velocidad se ha solucionado con movimientos simultáneos de las patas. La propulsión se da durante la extensión y luego durante la flexión los dedos se contraen y rotan, lo que permite disminuir al máximo la resistencia (Fjeldså 2004). Para el buceo han desarrollado varias otras características óseas y musculares importantes, principalmente asociadas a la cintura pélvica y a los miembros posteriores, ya que durante el buceo no utilizan las alas, salvo en momentos excepcionales como son situaciones de estrés (huidas). En la cintura pélvica las modificaciones son sobre todo la extensión de la porción post-acetabular y el angostamiento de la pelvis, sobre todo en especies que desarrollan buceos rápidos para capturar peces, es decir en los macaes de medio y gran tamaño, principalmente en el género *Aechmophorus* (Fjeldså 2004).

El plumaje de los macaes es muy denso y por esto son el grupo de aves que más plumas tienen. Las plumas del cuerpo tienen una estructura compleja, con las bárbulas aplanadas y espiraladas, que actuarían como una esponja que absorbe pequeñas gotas de agua, generando una estructura semejante a una membrana que por tensión superficial del agua ayuda a impermeabilizar y a reducir la fricción durante el buceo, y que también aumentaría el peso para evitar un exceso de flotabilidad. Además, la capa densa de plumas serviría para favorecer la termorregulación, ya que la grasa subcutánea es vascularizada y no es lo suficientemente gruesa como para evitar el intercambio de temperatura con el medio. Las plumas de la cola, llamadas timoneras, aunque son algo más largas, no se encuentran bien diferenciadas y tienen características muy similares a las plumas cobertoras del resto del

cuerpo y sólo en los grupos que conservan los caracteres primitivos, como *Rollandia* spp., aparecen formando una sutil cola, principalmente en juveniles (Fjeldså 2004).

El plumaje de los macaes es tan denso que ha sido utilizado en el pasado para peletería y se lo conocía como '*grebe fur*' ('pelo –o piel– de macá'), así como también las crestas o 'penachos' fueron utilizados para confeccionar objetos de arte y moda (Ogilvie 2003). Estas crestas están compuestas por un tipo de plumas de pequeño tamaño que se encuentran en gran número, son finas, alargadas y con pocas bárbulas, ubicadas en la zona auricular y en la gorguera (o collar o gola) (Huxley 1914). En general son las más llamativas y visibles, y son aquellas que le dan la hermosa apariencia durante los despliegues, especialmente a las especies del género *Podiceps*. Estas crestas o penachos son tan notables que en general son las responsables de los nombres comunes (en inglés), como por ejemplo 'White-tufted Grebe' para *Rollandia rolland* (Remsen *et al.* 2015).

Si bien las alas de los macaes se ven cortas y desproporcionadas al tamaño y forma del cuerpo, son relativamente buenos voladores, pudiendo alcanzar velocidades cercanas a 60 km/h sin viento (Binford & Youngman 2010). No obstante, la reducción de las timoneras les impide una buena maniobrabilidad, por lo que les es difícil realizar maniobras evasivas contra depredadores aéreos, como gavilanes o halcones. Éste sería el motivo por el cual vuelan casi exclusivamente durante la noche (Fjeldså 2004).

La mayoría de las especies del orden Podicipediformes realizan diferentes tipos de movimientos y desplazamientos (Fjeldså 2004, Newton 2008). Desde desplazamientos en cuerpos de agua particulares, como los de *P. taczanowskii* dentro del mismo Lago Junín (Perú), hasta grandes migraciones a lo largo de amplias regiones de los continentes como lo hacen numerosas especies del hemisferio norte (Fjeldså 2004). Algunos macaes realizan movimientos muy predecibles, concentrándose en enormes números en sitios puntuales a lo largo de los diferentes años, ya sea en lagos o costa del mar, e incluso se ha estudiado que algunos tienen un alto grado de 'fidelidad de sitio', fenómeno también conocido como

comportamiento filopátrico (Konter & Konter 2006). Todas las especies de macaes nidifican en cuerpos de agua interiores, con vegetación acuática donde construyen sus nidos flotantes (Fjeldså 2004), aunque algunas especies pueden colocar sus nidos también en ramas de árboles o sus raíces (Ogilvie 2003), e incluso en promontorios de tierra pequeños en las costas (Konter 2012).

Estado de Conservación del Orden Podicipediformes: Amenazas & Tendencias Poblacionales

De las 23 especies actuales del orden Podicipediformes, ocho se encuentran categorizadas con algún grado de amenaza, con tres extintas, dos críticamente amenazadas, una en peligro y dos vulnerables (Tabla 1). El hecho de que ocho especies estén consideradas con algún grado de amenaza, es decir cerca del 35% del grupo, ubica a los macaes como uno de los órdenes con mayores problemas de conservación. Esto es sólo comparable a grupos como Procelariiformes, con más del 48% de sus especies en alguna categoría de amenaza, y a Psittaciformes con cerca del 30% de especies amenazadas.

Es importante resaltar que de las 23 especies actuales de macaes, 11 son neotropicales y que de éstas, cinco están consideradas amenazadas (Tabla 1): Macá de Bogotá (*P. andinus*) (EX), Macá del Lago Atitlán (*Podilymbus gigas*) (EX), Macá del Lago Junín (*P. taczanowskii*) (CR), Macá Tobiano (*P. gallardoi*) (CR), Macá del Titicaca (*Rollandia microptera*) (EN). Además, el Macá Plateado del Norte –o Andino– (*Podiceps juninensis*) (NT), ha sido recientemente elevado a la categoría de especie, aunque este tratamiento no es unánime (Remsen *et al.* 2015). Sólo otras tres especies que han sido categorizadas dentro de alguna categoría de amenaza no habitan en el Neotrópico: Macá del Lago Alaotra (*Tachybaptus rufolavatus*) (EX) de Madagascar,

y dos vulnerables (VU), el Macá de Madagascar (*Tachybaptus pelzelnii*) y el Macá de Nueva Zelanda (*Poliocephalus rufopectus*). Todas las especies consideradas con diferentes niveles de amenaza, o ya extintas, se caracterizan por tener distribuciones restringidas a uno o unos pocos lagos y lagunas, en regiones relativamente pequeñas, como sectores de los Andes o zonas de islas como Madagascar y Nueva Zelanda (Fjeldså 2004). Sólo en el caso de *P. juninensis* la distribución es relativamente amplia y el número de lagos y lagunas que utiliza es elevado (BirdLife International 2016a). Dos de las especies actualmente extintas habitaban exclusivamente un solo lago, siendo en ambos casos lagos muy grandes y con condiciones ambientales estables a lo largo de los períodos geológicos recientes. La tercer especie extinta, *P. andinus,* habitaba varios lagos aunque la mayor abundancia era en el Lago Tota. Este patrón de distribución restringida se repite en otras dos especies, *P. taczanowskii* (CR) del Lago Junín en los Andes centrales de Perú, y *Rollandia microptera* (EN) del Lago Titicaca y Poopo en Perú y Bolivia (BirdLife International 2016a). Claramente este nivel de endemismo en lagos o grupos de lagos estables a lo largo del tiempo geológico juega un papel preponderante en la actualidad, ya que estas mismas zonas estables favorecen la presencia de asentamientos humanos y con ellas la proliferación de actividades productivas.

Entre las amenazas que enfrentan las especies con problemas de conservación y que enfrentaron las especies extintas, es importante destacar el rol de la introducción de peces exóticos. Para las tres especies extintas se mencionó la introducción de peces, principalmente de percas y truchas, como una de las principales causas de declinación (BirdLife International 2016a). En los tres casos también se destaca que estos cuerpos de agua eran utilizados como fuente productiva por grandes comunidades humanas (BirdLife International 2016a, O'Donnel & Fjeldså 1997). Actualmente este fenómeno afecta a las dos especies restringidas a pocos cuerpos de agua, *P. taczanowskii* y *R. microptera*, ya que de los lagos Junín y Titicaca dependen poblaciones humanas grandes, y son fuente de alimento y recursos hídricos para un gran número de personas.

Las amenazas mencionadas para las especies amenazadas o extintas afectan a todas las especies del orden, más allá de que sus números poblacionales no sean lo suficientemente bajos como para incluirlos en alguna categoría de amenaza. En mayor o menor medida, los macaes no amenazados mantienen poblaciones estables en sitios reproductivos en buen estado de conservación (O'Donnel & Fjeldså 1997, BirdLife International 2016a). No obstante, especies no amenazadas (y amenazadas) que se concentran en grandes números en sectores puntuales, principalmente durante el invierno, son susceptibles a situaciones catastróficas, como derrames de petróleo o contaminaciones masivas (Fjeldså 2004). La expansión de especies invasoras, principalmente mamíferos, también está jugando un rol importante en la preservación de las poblaciones, entre las que se destaca el Visón Americano (*Neovison vison*) sobre el Macá Tobiano (BirdLife International 2016b) y especies de *Rattus* spp. y *Mustela* spp. sobre el *Poliocephalus rufopectus,* en Nueva Zelanda (BirdLife International 2016a).

TABLA 1. Especies del orden Podicipediformes y su categoría de amenaza a nivel global (BL) (BirdLife International 2016a). Nombres vulgares tomados de Llimona & del Hoyo (1992) y modificados en base a nombres argentinos (según Mazar Barnett & Pearman 2001). (N): especies Neotropicales. Categorías de amenaza: EX, Extinto (indicado en gris); CR, Críticamente Amenazado (en rojo); EN, En Peligro (en naranja); VU, Vulnerable (en amarillo); NT, Casi Amenazado (en verde); LC: Riesgo Bajo/preocupación menor (en blanco).

#	Nombre Científico	Nombre Común	BL
1	*Podiceps andinus*	Macá de Bogotá (N)	EX
2	*Podilymbus gigas*	Macá del Lago Atitlán (N)	EX
3	*Tachybaptus rufolavatus*	Macá del Lago Alaotra	EX
4	*Podiceps gallardoi*	Macá Tobiano (N)	CR
5	*Podiceps taczanowskii*	Macá del Lago Junín (N)	CR
6	*Rollandia microptera*	Macá del Titicaca (N)	EN
7	*Tachybaptus pelzelnii*	Macá de Madagascar	VU
8	*Poliocephalus rufopectus*	Macá de Nueva Zelanda	VU
9	*Podiceps juninensis*	Macá Plateado del Norte (N)	NT
10	*Tachybaptus ruficollis*	Macá Chico	LC
11	*Podiceps nigricollis*	Macá de Cuello Negro	LC
12	*Podiceps grisegena*	Macá de Cuello Rojo	LC
13	*Podiceps cristatus*	Macá Real	LC
14	*Podiceps auritus*	Macá Coronado	LC
15	*Podilymbus podiceps*	Macá Pico Grueso (N)	LC
16	*Tachybaptus dominicus*	Macá Gris (N)	LC
17	*Rollandia rolland*	Macá Común (N)	LC
18	*Podicephorus major*	Macá Grande (N)	LC
19	*Podiceps occipitalis*	Macá Plateado (N)	LC
20	*Tachybaptus novaehollandiae*	Macá de Australasia	LC
21	*Poliocephalus poliocephalus*	Macá Canoso	LC
22	*Aechmophorus clarkii*	Macá de Clark	LC
23	*Aechmophorus occidentalis*	Macá del Oeste	LC

El Macá Tobiano (*Podiceps gallardoi*)

El naturalista inglés H. H. Prichard en su libro "*Through the heart of Patagonia*" menciona que observó "*...many divers which I could not identify.*" ("... muchos zambullidores que no pude identificar.") en una laguna rocosa y profunda (Prichard 1902). Considerando el recorrido realizado por este naturalista, esa laguna debió hallarse muy cerca de las mesetas de Vizcachas y Mata Amarilla, al sur del Río Santa Cruz. Esta mención sugiere una especie extraña para un naturalista con gran capacidad parar reconocer la flora y la fauna de la región. De cualquier manera, el Macá Tobiano (Figura 2) no fue descubierto por la ciencia moderna hasta tiempos relativamente recientes. El 27 de abril de 1974 E. Shaw colectó el primer individuo, una hembra en la laguna de Los Escarchados, extremo suroeste de la provincia de Santa Cruz, Argentina (Rumboll 1974). Curiosamente esta laguna se encontraba a escasos metros del trazado original de la ruta que une Río Gallegos con El Calafate (actualmente la ruta se encuentra a aprox. 2 km de la laguna). En el momento del descubrimiento sólo se observaron unos 50 individuos adultos (Rumboll 1974, Storer 1982).

FIGURA 2. Macá Tobiano. Enero de 2015, laguna El Cervecero (MLBA). Foto: H. Povedano.

Poco después del descubrimiento del Macá Tobiano, el tamaño de la población se estimó en no más de 140 a 150 adultos, número que se basaba en los individuos de la laguna de Los Escarchados y lagunas adyacentes como Nevada, Escondida y Blanquillo, ubicadas a pocos kilómetros en la misma meseta (Lange 1981, Erize 1983). Por este bajo número poblacional y la ausencia total de reproducción detectada en los primeros años desde su descubrimiento, fue categorizada como en peligro de extinción a nivel mundial y como una de las especies más amenazadas de Argentina (Erize 1983, Beltrán *et al.* 1992, BirdLife International 2016b). La información original con la que se contaba, como los bajos números poblacionales, lo remoto y restringido de su área de distribución, lo extremo del ambiente y la ausencia de reproducción evidente, motivaron la sugerencia de que el Macá Tobiano se estuviera extinguiendo como consecuencia de tan extremas condiciones, es decir, que su rareza e inminente extinción era un fenómeno natural como consecuencia de una gran sequía natural que se incrementaba año a año, cambiando las condiciones históricas de la Patagonia Austral (Fjeldså 1984).

El novedoso descubrimiento del Macá Tobiano, una especie tan llamativa por su tamaño y coloración, pero además por ser parte de un grupo tan peculiar y conocido como el orden Podicipediformes, concentró una inmediata atención por parte de la comunidad científica y conservacionista, atrayendo a los máximos especialistas en la temática a visitar la zona. Esto favoreció la existencia de información base sobre el Macá Tobiano, lo que se vio reflejado en un relativo gran cúmulo de información en esos primeros años (Lange 1981, Nuechterlein & Johnson 1981, Storer 1982, Erize 1983, Fjeldså 1983, Straneck & Johnson 1984, Fjeldså 1986). Pero además, esta atención produjo la proliferación de fondos económicos que permitieron establecer una línea de base en cuestiones aplicadas a su conservación, como fue la creación de la Reserva de Vida Silvestre Laguna Los Escarchados, por parte de la Fundación Vida Silvestre Argentina (FVSA), que contó con el apoyo de la provincia de Santa Cruz (Erize 1983). De la misma manera, desde mediados de la década del

1970's y casi toda la de 1980's, fueron realizadas extensas campañas por investigadores y técnicos de la FVSA, durante las que se prospectaron sectores potencialmente importantes mediante el uso de avionetas, en vehículos o a pie, así como también se fueron contactados pobladores locales que aportaron valiosa información. Estas prospecciones proporcionaron resultados alentadores, planteando un panorama poblacional completamente diferente, ya que la distribución del Macá Tobiano abarcaba un sector del oeste de la provincia de Santa Cruz más amplio que el previamente considerado, aunque no se expandía fuera de esta provincia a sectores cercanos de Chubut (Johnson 1997).

Basados en los censos poblacionales y en la información colectada, la población del Macá Tobiano se estimó en 3.000 a 5.000 individuos adultos (Fjeldså 1986, Beltrán *et al.* 1992). Consecuentemente, en el año 1994, el Macá Tobiano fue incluido en la categoría "Bajo Riesgo/Casi Amenazada" (BirdLife International 2016b), bajo el supuesto de que sus poblaciones eran relativamente grandes, considerando el área que ocupaba y debido a que no existían amenazas reales debido a lo remoto de estos lugares (Llimona & del Hoyo 1992, O'Donnel & Fjeldså 1997).

El conocimiento de la distribución del Macá Tobiano sigue una historia similar al conocimiento de sus números poblacionales, como podría suponerse (ver mapas en Área de Estudio & Metodologías Generales). En 1974 se detectaron los primeros individuos en la meseta de Las Vizcachas, más precisamente en la laguna de Los Escarchados (Rumboll 1974) y hasta el año 1981 sólo se conocían individuos en esa meseta, aunque el número de lagunas habitadas había ascendido, adicionando las lagunas Blanquillo y Escondida (Lange 1981, Erize 1983). Estas nuevas lagunas se conocieron luego de realizar recorridas a pie y sobrevuelos, por lo que estos últimos comenzaron a ser considerados una importante herramienta para la búsqueda de nuevos sectores (Storer 1982). Aunque en los primeros tiempos los sobrevuelos fueron infructuosos en la tarea de detectar nuevas poblaciones, sí fueron útiles para detectar sitios potenciales (Storer 1982). Recién en 1982 se descubrió una

nueva población en la zona de la meseta del Lago Viedma (o del Tobiano), probablemente siguiendo la información obtenida por los sobrevuelos de Storer, en la margen norte del Lago Viedma, casi 100 km exactos al norte de Los Escarchados (Fjeldså 1984). Pero recién en 1983 se descubrió lo que se consideró el 'corazón' o núcleo de la población del Macá Tobiano, en la meseta del Lago Strobel (Fjeldså 1984, Fjeldså 1986), por lo que en ese momento se conocía una distribución en una faja algo mayor a los 200 km, desde el paralelo 48º26' S al 50º30' S. Las prospecciones continuaron y fue casi en esa misma época cuando A. Johnson terminó de dilucidar la distribución global, con límite norte en el paralelo 46º45' S, en la meseta del Lago Buenos Aires, al sur del lago homónimo, e incluyendo el complejo de mesetas conocidas como Asador, ubicadas entre la meseta del Lago Buenos Aires y la del Lago Strobel (Beltrán *et al.* 1992, Johnson 1997). Todas las mesetas conocidas que albergaban individuos hasta ese momento –década del 1980's– quedaban al oeste de la ruta nacional (RN) 40, lo que marcaba un límite algo artificial. En 2005 fue hallada una colonia de nidificación en la meseta de Cerro Ventana, cercana a la localidad de Gobernador Gregores, al este de la RN 40 (Codesido *et al.* 2006). La última población hallada en una nueva meseta fue también al este de la RN 40, en la meseta de Mata Amarilla (Roesler *et al.* 2014), lo que es llamativo ya que esta meseta había sido sobrevolada por Storer (1982), pero por alguna razón no fue considerada como potencialmente interesante para albergar poblaciones.

Desde que el Macá Tobiano fue descripto en 1974 hubo un interesante debate en relación al destino de las poblaciones durante el invierno. Desde el primer momento se consideró que sus poblaciones debían desplazarse hacia algún área diferente de aquella en la que habitaban durante la temporada de cría, ya que las lagunas de altura se congelan durante el período invernal (Storer 1982, Fjeldså 1986). Se sugirió que los individuos debían pasar los inviernos en los estuarios de los grandes ríos de la costa atlántica, ya que un macá con cuello corto y cuerpo robusto debía estar más adaptado a ambientes someros como el de los estuarios que a los profundos mares de los fiordos chilenos, más aún considerando que para

acceder a ellos debían volar por sobre los Andes con viento en contra (Storer 1982). Algunos autores mencionaron la posibilidad de que los sitios de invernada fueran los lagos interiores (Fjeldså 1986, Fjeldså & Krabbe 1990). La suposición de que estos movimientos pudieran ser hasta las costas del mar, ya sea hacia el litoral atlántico o hacia los fiordos chilenos en el Pacífico, continuó por algún tiempo (Llimona & del Hoyo 1992). Los primeros registros concretos de individuos fuera de la zona y temporada de cría fueron 15 individuos observados por P. Sutton en la Laguna Le Marchand 160 km al norte de Río Gallegos (Beltrán *et al.* 1992). Esta laguna, llamada así por la cercanía al paraje homónimo (A. Serret com. pers.), se encuentra a aproximadamente 30 km de la ría del Río Coyle. Basados en este registro, una extensa campaña fue conducida por técnicos de la FVSA en el invierno de 1994, cuando se encontraron 462 adultos en la ría del Río Coyle, así como también unos pocos en la bahía de San Julián (Johnson y Serret 1994). Estos números tan elevados pusieron un manto de claridad sobre la situación invernal de la especie, aunque recién con los conteos realizados entre 1998–2004 en diferentes sectores de la costa atlántica del sur de Argentina y del Pacífico sur de Chile se conoció que las principales áreas de invernada eran los estuarios del Río Coyle y Río Gallegos, en la porción sur de la provincia de Santa Cruz, y que existía una ausencia de la población en los fiordos del Pacífico sur (Imberti *et al.* 2004) (ver Figura 1).

El Macá Tobiano o 'Pimpollo Tobiano' en Chile

Conocer la distribución global del Macá Tobiano es fundamental para desarrollar las acciones de conservación y manejo necesarias. Sin embargo, durante las extensas campañas de monitoreo de las poblaciones del Macá Tobiano se consideró poco la importancia de la existencia del Macá Tobiano en Chile (ver Johnson 1997), probablemente debido a la situación poblacional estable de ese momento. Actualmente conocer todos los sitios donde

habita el Macá Tobiano se ha tornado fundamental para su conservación. Por esto, en esta sección se describe la situación de la especie en Chile, con el fin de permitir una mejor interpretación de los resultados y recomendaciones que surgen en los siguientes capítulos, en el contexto de la distribución y población global de la especie.

Poco después de que el Macá Tobiano fuera descripto, se consideró que posiblemente no era endémico de Argentina, sino que también estaría presente en el extremo sur de Chile, al menos durante el invierno (Storer 1982, Fjeldså & Krabbe 1990). No obstante, hasta la actualidad el significado de las observaciones ocasionales en la Región de Magallanes y Antártica Chilena (Región XII), Chile, no ha sido clarificada. Fue mencionado como visitante accidental o habitante marginal (Fjeldså & Krabbe 1990, Llimona & del Hoyo 1992, Jaramillo 2003, Fjeldså 2004), aunque se propuso que su presencia podría ser más regular (Jaramillo 2003). Esta incógnita se encuentra incrementada por datos confusos de la literatura. Aquí se presenta la información disponible ordenada cronológicamente y se analiza el significado de las observaciones. Para esto se intentó contactar a todos los observadores y fuentes originales de datos.

Evidencias e información del Macá Tobiano en Chile.– Las observaciones del Macá Tobiano en Chile comienzan a fines de la década de 1980's y principios del 1990's, con registros entre el período 1989–1991 en el PN Torres del Paine (en adelante PNTP) y lagunas cercanas (Pearman 1995). Todos los registros hasta fines de la década de 1990's fueron compilados por diferentes autores (Mazar Barnett & Pearman 2001, Martínez Piña & Gonzales Cifuentes 2005).

La primera mención concreta es un grupo de 20 individuos observado por R. H. Charlwood en la zona entre Punta Arenas y Puerto Natales, el 12 de noviembre de 1992 (Mazar Barnett & Pearman 2001). Posteriormente, el 17 de diciembre de 1993, J. M. Arcos Pros, E. Badosa y D. Ventura fotografiaron cuatro individuos en una laguna de aguas claras

de la zona cercana al río Verde y al Puesto Verano (52°27'13"S - 71°25'32"O) (Babarskas & Chebez 1999). El 5 de febrero de 1997 un individuo fue observado junto a un grupo de 2200 *P. occipitalis* en el Monumento Natural Laguna de los Cisnes, Tierra del Fuego chilena (St. Pierre & Davies 1998) y nuevamente el 26 de octubre de 1997 otro fue fotografiado en la laguna Santa María, Tierra del Fuego chilena (R. Matus en Barros 2010). El último registro en la década del 1990's fueron dos individuos en PNTP el 30 de enero de 1998 (Mazar Barnett & Pearman 2001). P. Harrison (*in litt.* 2015) comenta haber observado individuos durante la década del 1990's en lagunas cercanas al PNTP, y en varias ocasiones en una laguna al oeste de la ruta nacional 9. Todas las observaciones se trataron de no más de tres individuos entre febrero y marzo. Luego de 15 años sin observaciones, dos individuos fueron observados en Laguna Inia, al norte de Punta Arenas, entre el 12 de octubre de 2013 y el 4 de enero de 2014 (Barros & Schmitt 2015, Donoso *et al.* 2015).

Existen dos menciones sobre la nidificación del Macá Tobiano en Chile. El registro de R. H. Charlwood en 1992, fue mencionado como "una pequeña colonia de nidificación" (Fjeldså 2004). El observador mencionó que "no vimos despliegues ni nada que hiciera pensar que pudieran nidificar" (R. H. Charlwood *in litt.* 2015). La otra mención fue en base a la observación de J. M. Arcos Pros *et al.,* en una "laguna endorreica muy eutrofizada" (Babarskas & Chebez 1999), pero J.M. Arcos Pros (*in litt.* 2015) mencionó que no observaron evidencias de nidificación.

Consideraciones sobre los registros.– La presencia y temporalidad del Macá Tobiano en Chile es compleja considerando que sólo se han publicado nueve observaciones en 23 años. La suposición de que podría ser más frecuente de lo que se pensaba en base a la distribución histórica no es correcta, ya que actualmente se conoce que dicho sector sería una porción marginal de su distribución (O'Donnel & Fjeldså 1997) y que en la actualidad sus poblaciones están muy reducidas o serían casi nulas en esas latitudes (ver Capítulo 2.A), con poblaciones

pequeñas en Mata Amarilla (ver Capítulo 2.A). Las observaciones no muestran un patrón temporal claro, con registros en primavera, verano y otoño, sin registros en el invierno (Figura 3).

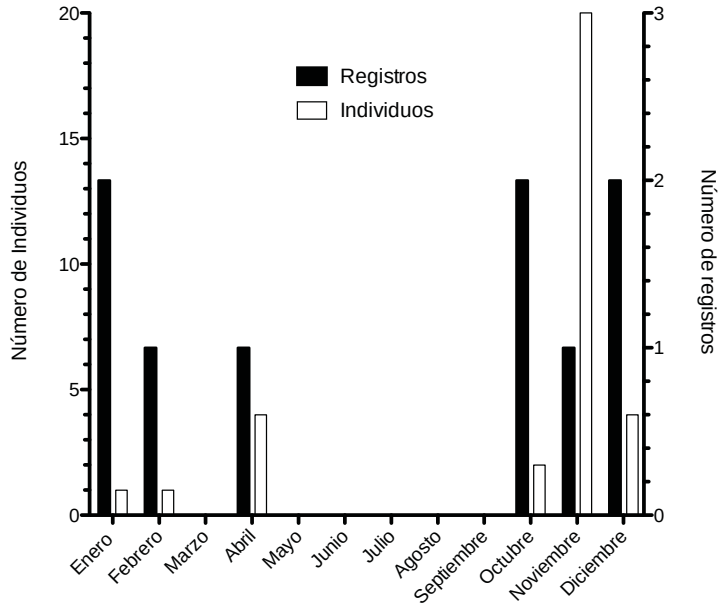

FIGURA 3. Registros del Macá Tobiano en Chile. Barras blancas (eje izquierdo): cantidad máxima de individuos registrados en cada mes; barras negras (eje derecho): cantidad de registro por mes.

Los registros de Chile se localizan en dos sectores separados. Al sur, a ambos lados del estrecho de Magallanes, y al norte, en la zona que abarca desde Puerto Natales hasta el PNTP (Figura 4). Las lagunas del sector norte de Magallanes, en la zona del PNTP, se encuentran a aprox. 100 km de distancia hacía al sudoeste de la laguna de Los Escarchados y a menos de 50 km de la meseta de Las Vizcachas. Es destacable que el registro de 20 individuos se haya dado en el año 1992, ya que coincide con la disminución de las poblaciones de Las Vizcachas (ver Capítulo 2.A). Esta disminución se dio por desecación de cuerpos de agua, generando reducción de sitios para la nidificación. Muchos individuos pudieron haber dispersado a sectores más húmedos, hacia el oeste o suroeste, como las lagunas del PNTP. El hecho de que la última observación realizada en la temporada 2014–2015 de cuatro individuos en el

PNTP haya sido en verano aporta evidencias de que posiblemente sea regular en ese sector, e incluso nidificante (Donoso *et al.* 2015).

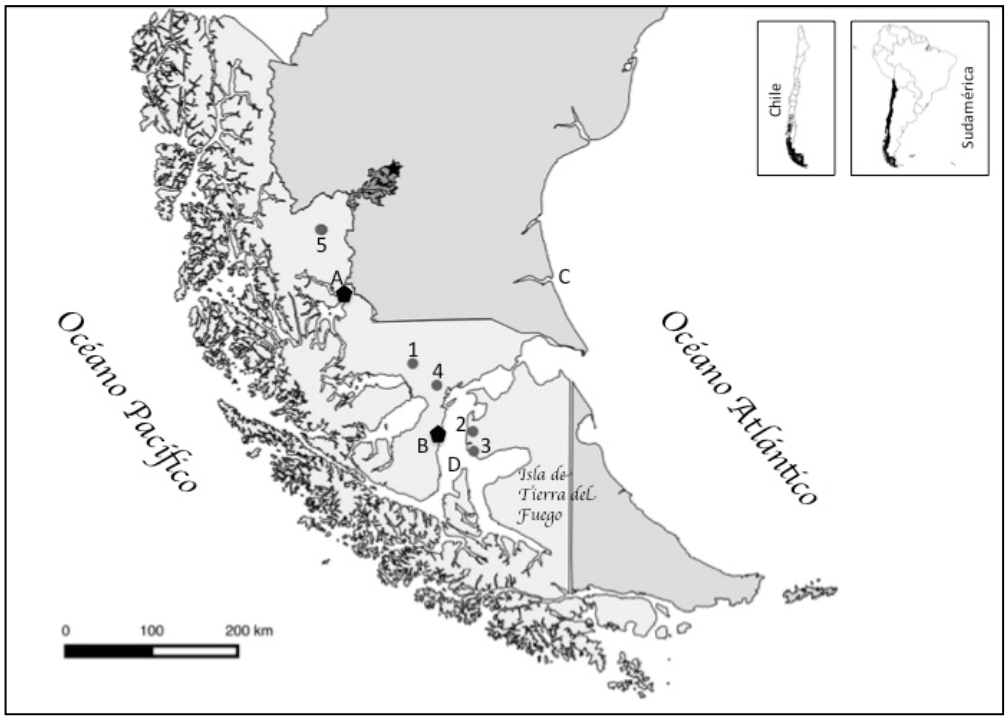

FIGURA 4. Registros del Macá Tobiano en la Región de Magallanes (XII), Chile. Localidades del sur: 1) Laguna de río Verde y Puesto Verano; 2) Laguna los Cisnes, Isla de Tierra del Fuego; 3) Laguna Santa María, Tierra del Fuego; 4) Laguna Inia, al norte de Punta Arenas. 'Localidades del norte': 5) Lagunas del PN Torres del Paine, incluyendo Goic, Blanquillo y los lagos sin nombre mencionados por P. Harrison (*in litt.* 2015). Áreas de referencia: A) Puerto Natales (Chile); B) Punta Arenas (Chile); C) Estuario del Río Gallegos (Argentina); D) Estrecho de Magallanes (Chile). Estrella negra: Laguna de Los Escarchados, meseta de Las Vizcachas (en gris oscuro; Argentina)

Lagunas como Blanquillo y Goic, en el PNTP, son similares en tamaño, características físico-químicas, ubicación sobre el nivel del mar y cercanía al ecotono, a la laguna El Roble, PN Perito Moreno, centro oeste de Santa Cruz. Allí se registraron individuos entre 1992 y 1995, e incluso un evento de nidificación en 1993 (P. Collavino y C. Sorati inf. ined. APN).

Esto último sustentaría la idea de que el PNTP pueda ser un potencial sitio de nidificación. Los registros de la zona sur, más allá de que algunos individuos permanezcan hasta enero, probablemente correspondan a individuos divagantes o en migración hacia sectores de cría o invernada. Esas lagunas son estables, por lo que posiblemente sean utilizadas por otras aves acuáticas en momentos de dispersión y para alimentación.

Los registros en Chile deben ser analizados de forma independiente en cada zona. Por un lado parecería accidental en la porción austral, cercana al estrecho de Magallanes, con individuos divagantes que llegan en números bajos, y por otro, existiría una pequeña población en el sector norte que posiblemente sea regular, y que esté sometida a las mismas fluctuaciones poblacionales que está sufriendo en toda la distribución. Detectar eventos de nidificación dependerá de maximizar monitoreos en lagunas de PNTP y sectores cercanos, intentando detectar sitios con concentraciones de individuos, superior a tres parejas (ver Capítulo 1), que reúnan las características necesarias para la formación de colonias (ver Capítulo 1 y 2.B). Monitoreos constantes de las lagunas de Goic y Blanquillo, así como lagunas cercanas, son necesarios para conocer la verdadera situación de la especie en dicho sector.

Situación Reciente de las Poblaciones del Macá Tobiano

La población global del Macá Tobiano se estimó, a principios de los 1990's, entre 3.000 a 5.000 individuos adultos (Fjeldså 1986, Beltrán *et al.* 1992, Llimona & del Hoyo 1992, O'Donnel & Fjeldså 1997). Consecuentemente, en el año 1994, el Macá Tobiano fue incluido en la categoría "Bajo Riesgo/Casi Amenazada" (BirdLife International 2016b). Posteriormente Imberti *et al.* (2004), basado en conteos de sitios invernales, principalmente en la ría del Río Coyle y el estuario del Río Gallegos, estimó que si sus conteos representaban

gran parte de la población total de la población entonces habría ocurrido una reducción poblacional superior al 50%. Casi simultáneamente Johnson *et al.* (2006) alertaban sobre la reciente introducción de Trucha Arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*) en la meseta del Strobel, donde ellos consideraban que habitaba el 50% de las poblaciones del Macá Tobiano. Por esto, una campaña exploratoria fue realizada durante enero de 2009 y mostró como resultado una reducción de más del 90% en los principales lagos conocidos en la década de 1980's (Roesler inf. ined.; ver Capítulo 2.A). Si bien las causas de la declinación habían sido discutidas a principios de los 1980's (Lange 1981, Storer 1982, Erize 1983, Fjeldså 1984, 1986), posteriormente fueron consideradas de poca importancia debido a que la especie estaba protegida por lo inhóspito de su ambiente (O'Donnel & Fjeldså 1997). Sin embargo, los nuevos datos presentados plantearon la necesidad de un nuevo estudio que permita establecer las tendencias poblacionales reales y las causas que afectaban al Macá Tobiano, principalmente los efectos de la gran reducción poblacional sobre el potencial reproductivo, los efectos de los cambios climáticos en la reproducción y los efectos de las especies invasoras en las poblaciones, más aún luego del reciente descubrimiento de los potenciales efectos del Visón Americano (*Neovison vison*) sobre las poblaciones (ver Capítulo 4.A).

Objetivos y estructura de la tesis

El objetivo general de esta tesis es estudiar los factores que afectan la viabilidad de las poblaciones del Macá Tobiano (*Podiceps gallardoi*). Este objetivo se encuentra enmarcado en la necesidad de generar conocimiento científico que permita implementar un plan de manejo integral para la población del Macá Tobiano generando acciones de conservación y manejo, tanto *in situ* como *ex situ*.

Los objetivos particulares son estudiar: 1) aspectos poco conocidos de la biología general de la especie; 2) los números, tendencias poblacionales y el éxito reproductivo y los factores que lo afectan; 3) el comportamiento migratorio, la existencia de filopatría y como resultado de ella, la posible estructuración genética de las poblaciones; y 4) los factores bióticos que afectan las poblaciones, principalmente los efectos de las especies invasoras.

La hipótesis a contrastar en esta tesis es que las poblaciones de Macá Tobiano poseen una estructura poblacional y genética a lo largo de su distribución. Esta estructura está determinada por un comportamiento migratorio de tipo filopátrico y por factores de amenaza de diferentes orígenes que afectan el éxito reproductivo y a los adultos.

Para abarcar todos estos objetivos se combinarán técnicas, metodologías y los marcos conceptuales de diferentes disciplinas, como la etología, ecología de poblaciones, genética de poblaciones, ecología de poblaciones, ecología de comunidades y ecología espacial.

La tesis está estructurada en una sección inicial donde se describe la metodología general, un cuerpo de cuatro capítulos y un capítulo final integrador:

1. A continuación de la **Introducción General** (presente sección) se presenta una sección inicial de **Área de Estudio & Metodología General**, donde se describe la zona de estudio, características ambientales, caracterización de las lagunas, descripciones generales de los muestreos y otra información que aporta a la mejor comprensión de los capítulos siguientes.
2. El **Capítulo 1** tiene como objetivo presentar información inédita sobre aspectos de la biología reproductiva, comportamiento de alimentación y sobre las características morfológicas de la especie, incluyendo aspectos de la muda. La información presentada tiene como objetivo proveer información básica necesaria para interpretar las conclusiones de los demás capítulos en el marco conceptual de la historia natural del Macá Tobiano.

3. El **Capítulo 2** se encuentra subdividido en dos partes. La **sección 2.A** presenta una evaluación de la situación poblacional actual y las tendencias poblacionales del Macá Tobiano en los últimos 25 años mediante la comparación de los censos realizados en la década de 1980's por la Fundación Vida Silvestre Argentina y los censos realizados en el marco de esta tesis. En la **sección 2.B** se analiza el éxito reproductivo de las colonias de nidificación detectadas. Se analiza el efecto de las características de las colonias sobre el éxito reproductivo y las consecuencias de los factores de fracaso (factores descriptos como potenciales amenazas) sobre el éxito de las colonias en las diferentes etapas (nidos y pichones).
4. En el **Capítulo 3**, subdividido en dos secciones, se analizan evidencias sobre el comportamiento filopátrico del Macá Tobiano. En la **sección 3.A** se presenta información de estructuración genética de las poblaciones del Macá Tobiano, utilizando genes de origen mitocondrial. En la **sección 3.B** se presenta información sobre movimientos estacionales y resultados provenientes de los censos invernales y estivales, así como datos del anillado de individuos.
5. En el **Capítulo 4** se estudia el efecto de las tres especies invasoras que afectan al Macá Tobiano. En la **sección 4.A** se describe y analiza la dieta del Visón Americano (*Neovison vison*) en relación a la zona de las mesetas que habita, haciendo foco en la selección de presas en las lagunas de altura, así como también se describen los eventos de depredación detectados en las laguna de altura. En la **sección 4.B** se presenta información del efecto de la Trucha Arcoíris (*Oncorhychus mykiss*) sobre la comunidad de aves acuáticas y se analiza el cambio con respecto a la década 1980's. En la **sección 4.C** se estudia la presencia de la Gaviota Cocinera (*Larus dominicanus*) en las lagunas de altura en relación a la dispersión desde las colonias conocidas de esta especie invasora, con el fin de estudiar los sitios potencialmente más sensibles.

6. Por último, en el capítulo de **Discusión General, Conclusiones & Recomendaciones de Manejo para la Conservación de las Poblaciones del Macá Tobiano**, se discute de forma integral la información presentada y se presentan recomendaciones para la conservación y manejo de las poblaciones del Macá Tobiano.

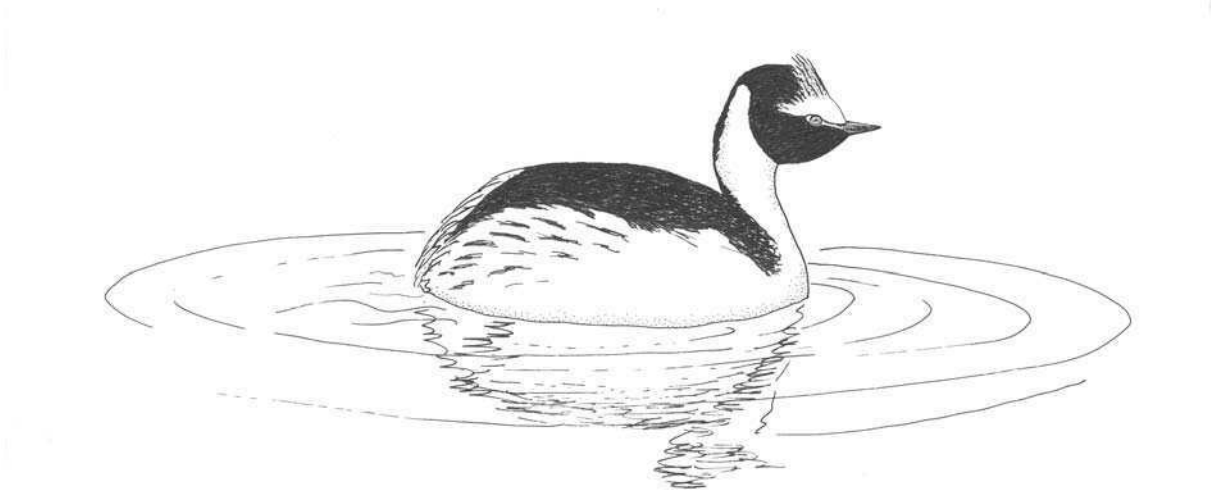

Ilustración original para esta tesis realizada en tinta con estilógrafo de un Macá Tobiano, por Lui Pagano (Grupo FALCO).

ÁREA DE ESTUDIO & METODOLOGÍA GENERAL

En la presente sección se describe el área de estudio y la metodología general en la que se enmarcó el trabajo de investigación. El área de estudio se describe tanto desde lo ambiental como desde lo geopolítico, con el fin de brindar un marco que permita comprender aspectos del sistema de estudio, así como también la logística y situación cotidiana durante la realización del trabajo de campo. La descripción de la metodología se basa en aspectos del trabajo de campo que resultan generales a todos los capítulos.

Área de Estudio

Caracterización geopolítica.– La Patagonia (desde un punto de vista biogeográfico) comprende la porción más austral del continente americano, aproximadamente a partir del paralelo 39° S, en Argentina y en Chile. En Argentina esta región abarca un área de 786.575 km^2, y en el sector más austral de la zona continental se encuentra la provincia de Santa Cruz, ubicándose entre los 46° y 52 ° S y entre los 65° y 73° O. Abarcando el 8,7% de la superficie del país es la tercera provincia de mayor superficie, sólo después de Tierra del Fuego, Antártida e Islas del Atlántico Sur y Buenos Aires. En esta provincia habita solo el 0,6% de la población argentina, apenas algo más de 320.000 habitantes. Por lo tanto, es una de las provincias menos densamente pobladas, con 1,31 habitante/km^2 (INDEC 2010). Esta baja densidad poblacional se ve reflejada en las pocas localidades, sólo 15 municipios (ciudades y poblados de más de 1000 habitantes), 13 comisiones

de fomento (parajes de menos de 1000 habitantes), así como también en la limitada red de rutas y caminos. Se encuentra subdividida políticamente en siete departamentos, los cuales incluyen municipios y comisiones de fomento (Figura 1).

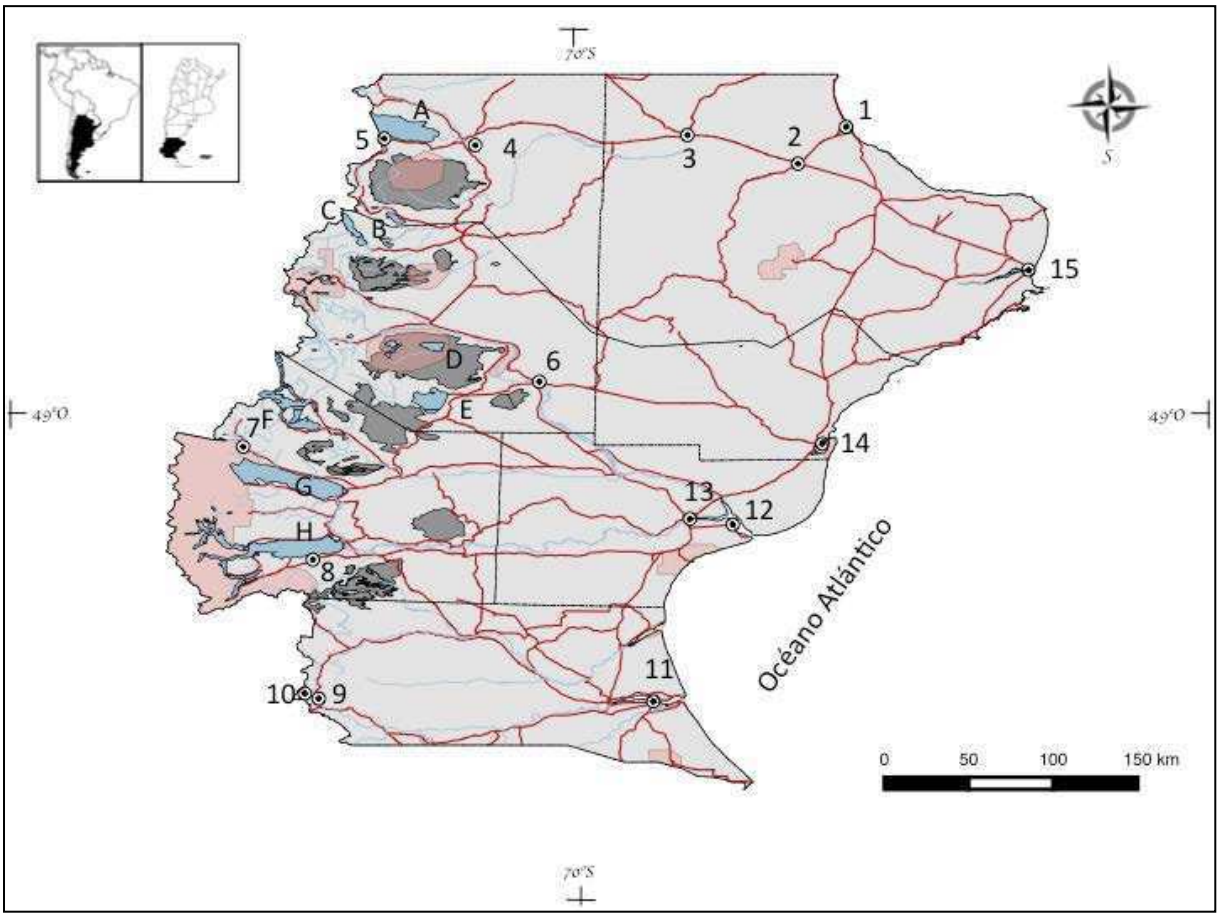

FIGURA 1. Provincia de Santa Cruz, con divisiones de departamentos, rutas principales y municipios. Municipios: 1) Caleta Olivia; 2) Pico Truncado; 3) Las Heras; 4) Perito Moreno; 5) Los Antiguos; 6) Gdor. Gregores; 7) El Chaltén; 8) El Calafate; 9) 28 de Noviembre; 10) Río Turbio; 11) Río Gallegos; 12) Puerto Santa Cruz; 13) Cte. Luís Piedrabuena; 14) Puerto San Julián; y 15) Puerto Deseado. Grandes lagos: A) Buenos Aires; B) Ghio; C) Posadas; D) Strobel; E) Cardiel; F) San Martín; G) Viedma; H) Argentino. Gris oscuro: mesetas de altura del oeste de la provincia. Rosa pálido: Áreas Importantes para la Conservación de las Aves (AICA/IBA) (Di Giacomo 2007).

Todas las ciudades, a excepción de las de la cuenca petrolera, como Caleta Olivia, Pico Truncado y Las Heras, se encuentran asociadas a los grandes ríos, lagos y/o a zonas favorables

para la actividad portuaria. La Ruta Nacional (RN) 40 atraviesa la provincia de sur a norte (de acuerdo a la numeración del kilometraje) al este de los grandes lagos y mesetas, atravesando o aproximándose a una elevada proporción de las localidades de la provincia (sur-norte): 28 de Noviembre, Río Turbio, El Calafate (30 km), El Chaltén (91 km), Tres Lagos, Gdor. Gregores, Lago Posadas (55 km), Bajo Caracoles, Perito Moreno y Los Antiguos (50 km). Todos estos poblados se encuentran establecidos en puntos estratégicos de comunicación con otros sectores de la provincia, principalmente en la boca o dentro de los grandes valles de origen glaciar (Figura 1).

Caracterización ambiental de Santa Cruz.– La provincia de Santa Cruz, al igual que otras provincias patagónicas, se encuentra delimitada hacía el este por el Océano Atlántico y hacía el oeste por la Cordillera de los Andes. El clima es templado frío, con temperaturas medias de 5° C, con mínimas en invierno (junio–agosto) por debajo de los -20ºC y máximas durante el verano (diciembre-marzo) que superan los 30ºC. Las precipitaciones varían entre 100 a 250 mm en las estepas desérticas en el centro y este, hasta cerca de 1000 mm en los sectores más húmedos en los valles de los Andes, en la porción oeste de la provincia. Estas precipitaciones se concentran en forma de nevadas mayormente durante el invierno y la primavera (Cabrera 1971). Las horas de luz diaria de los meses de verano superan en más del doble a las de los meses de invierno, con extremos máximos en enero (238,7 hs totales de luz solar) y mínimos en junio (102,3 hs totales de luz solar) (valores para la zona central de la provincia; fuente Servicio Meteorológico Nacional www.smn.gov.ar).

Como en gran parte de Sudamérica, la Cordillera de los Andes actúa como uno de los principales formadores del clima regional, siendo especialmente importante en Patagonia como barrera de los vientos húmedos que se originan en el Océano Pacífico Austral, que al atravesar la cordillera descargan un elevado porcentaje de su humedad en la vertiente occidental y en los primeros kilómetros luego de atravesar la cadena montañosa. La poca humedad remanente que

alcanza a la vertiente oriental permite el crecimiento de bosques del género *Nothofagus* (Lengas, *N. pumilio*, y Ñires, *N. antarctica*) en las latitudes de Santa Cruz a lo largo de una faja muy angosta de hasta un máximo de 70 km desde la frontera con Chile. El bosque húmedo desaparece rápidamente y por los siguientes 20–30 km deja lugar a un hábitat abierto dominado por especies leñosas arbustivas dispersas (principalmente calafates del género *Berberis*), con el suelo cubierto de numerosas herbáceas. Allí aparecen los últimos parches dispersos de Ñire. Continuando hacia el este, gran parte del territorio de la provincia está dominado por una estepa desértica, formada por un mosaico de pastos cortos, arbustos bajos (principalmente grandes parches de Mata Negra, *Verbena tridens*) y abundante suelo desnudo, mas aún en sectores con alto grado de pastoreo. En la porción sur de la provincia (por debajo del 50°S) la menor altitud de los Andes permite que la humedad de los vientos del Pacífico alcancen sectores más alejados de la cordillera, hacia el este, lo que al combinarse con temperaturas bajas y condiciones edáficas especiales, favorece una estepa sin suelo desnudo cubierta de diferentes especies de herbáceas (principalmente *Festuca* spp.) y casi con una completa ausencia de leñosas. Esta estepa es conocida como Estepa Magallánica (Cabrera 1971). A lo largo de los grandes ríos que atraviesan las estepas, como el Deseado, Chico, Santa Cruz, Coyle y Gallegos, existen llanuras que se inundan temporalmente después del período de deshielo. El ciclo de inundaciones regulares favoreció la presencia de humedales, que si bien en muchos casos son naturales, en otros fueron artificialmente creados para la alimentación del ganado. Estos humedales, principalmente juncales de *Schoenoplectus* spp. y otras especies acuáticas, son de gran importancia para la reproducción de varias especies de aves, como algunas del género *Anas*, pero también la globalmente vulnerable Gallineta Chica (*Rallus antarcticus*) (Mazar Barnett *et al.* 2014). Esas llanuras de inundación son los sitios en los que se asentaron los cascos de las estancias locales, que en general están rodeados de bosques implantados, también importantes para muchas especies de aves (Roesler *et al.* 2014).

Un hábitat importante y distribuido en un sector relativamente amplio de la provincia de Santa Cruz, pero a la vez muy poco conocido, es el de las mesetas basálticas que se encuentran

entre los 500 a 1500 msnm, en la porción occidental de la provincia. Estas mesetas forman una franja al este de los Andes, separadas por los valles ocupados por los grandes lagos patagónicos. Están dominadas por estepa herbácea, con fuerte influencia botánica de los hábitats alto-andinos, por lo que se las considera parte del distrito alto-andino austral (Cabrera 1971). En cada meseta se hallan lagos y lagunas, siendo el número muy variable, desde sólo unos pocos hasta más de mil. Esos lagos y lagunas varían en muchas de sus características fisicoquímicas así como en su tamaño y temporalidad de presencia (la mayoría persiste por un tiempo corto luego del período de deshielo, mientras que unos pocos son permanentes). La diferenciación entre lagos y lagunas se basa en las dimensiones del espejo de agua, siendo aquellos de más de 2500 ha considerados lagos (e.g. Quiroga Grande y Chico, Strobel, Guitarra). La mayoría de estos lagos y lagunas son utilizados por un gran número de especies de aves acuáticas, flamencos (Lancelotti *et al.* 2009b) y aves playeras (Lancelotti *et al.* 2009b, Roesler & Imberti 2015), pero pocas de esas especies crían allí (Lancelotti *et al.* 2009a). En el pasado las lagunas de altura eran hábitats sin peces, pero en muchas de ellas en los últimos 15 años se sembraron al menos cuatro especies de salmónidos exóticos, principalmente la Trucha Arcoíris (*Oncorhynchus myckiss*) (Pascual *et al.* 2007, Macchi & Vigliano 2014).

Mesetas de altura del oeste de Santa Cruz.– En el oeste y centro de la provincia de Santa Cruz existen una serie de mesetas basálticas de altura. Estas mesetas son de norte a sur, con sinónimos, siendo el primer nombre el más frecuentemente encontrado en la bibliografía y cartografía (entre paréntesis se aclara cómo se las va a nombrar en adelante): 1) del Lago Buenos Aires (MLBA); 2) del Asador, incluyendo Asador norte, centro y sur (Asador); 3) del Lago Strobel, del Viento o del Cardiel (Strobel); 4) Cerro Ventana; 5) de La Siberia o Casacajosa o Cardiel Chico (Siberia); 6) El Moro (Moro); 7) del Lago Viedma o del Tobiano (Viedma); 8) Mata Amarilla (MA); y 9) de Las Vizcachas (Vizcachas) (Tabla 1, Figura 2). Estas mesetas poseen un

número muy variable de lagunas (Tabla 1), en algunas de las cuales se ha detectado la presencia de Macá Tobiano.

Tabla 1. Tabla con valores de las mesetas de altura donde fue detectado el Macá Tobiano. Msnm: altura sobre el nivel del mar en la parte central de la meseta; superficie: expresada en km^2 y hectáreas (ha); lagunas: número aproximado de cuerpos de agua > 5ha (permanentes o semi-permanentes); Lag. Est.: lagunas estudiadas/meseta desde la temporada 2010–2011 a 2014–2015.

Meseta	msnm	Área (km^2)	Área (ha)	Lagunas	Lag. Est.
Vizcachas	750	1261,29	126129	80	7
Strobel	980	2983,03	298303	> 1100	64
Moro	1200	91,48	9148	30	13
Siberia	1140	1706,86	170686	≈350	23
MLBA	1500	2849,73	284973	121	57
Viedma	940	517,42	51742	110	18
Cerro Ventana	770	282,21	28221	106	5
Asador	1140	1446,22	144622	80	18
Mata Amarilla	860	733	73313	17	2
TOTAL		**11.871,24**	**1.187.137**	**1994**	**207**

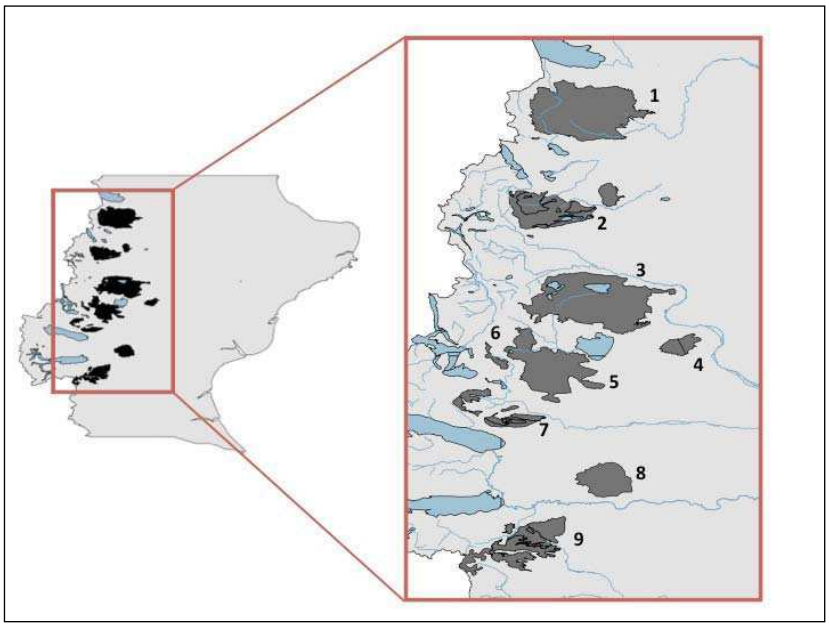

FIGURA 2. Detalle de la ubicación de las mesetas de altura del oeste de la provincia de Santa Cruz donde alguna vez fue detectado el Macá Tobiano: 1) del Lago Buenos Aires (MLBA); 2) Asador; 3) del Lago Strobel (Strobel); 4) Cerro Ventana; 5) de La Siberia (Siberia); 6) El Moro (Moro); 7) del Lago Viedma (Viedma); 8) Mata Amarilla (MA); 9) de Las Vizcachas (Vizcachas).

Si bien a simple vista el paisaje de las mesetas de altura recuerda sitios "primitivos", su origen es reciente desde el punto de vista geológico, con origen del Mioceno al Plioceno, pero con registros de lavas muy recientes de poco más de 100.000 años durante el pleistoceno (Brown *et al.* 2004, Lancelotti 2009). En general la estructura de todas las mesetas es muy similar, aunque varían ampliamente en tamaño. La altura ronda entre los 500 y los 1500 msnm, con picos elevados, como el Monte Zeballos (MLBA) con 2700 msnm, en donde se encuentra el único glaciar extra-andino de la Patagonia. Las mesetas tienen una inclinación oeste-este, con las mayores alturas en el margen oeste. En este mismo sentido también varían las precipitaciones, debido a la distancia de la cordillera de los Andes, por lo que sobre los faldeos occidentales es posible encontrar bosques de *Nothofagus* o ambiente ecotonal. La cantidad de lagunas en cada meseta es heterogénea. La meseta del Strobel posee el mayor número, con ~ 1100 lagos y lagunas (Lancelotti 2009), mientras que Vizcachas, Moro y Mata Amarilla (en orden decreciente) poseen apenas unas pocas decenas de lagunas. Las mesetas restantes tienen un número generalmente mayor a las 100 lagunas (Johnson 1997). La descripción de las lagunas como "permanentes" o "semi permanentes" es algo arbitraria y se relaciona con la situación ambiental actual, ya que lagunas que en la década de 1980's Johnson (1997) trataba como lagunas permanentes y de gran tamaño, actualmente se encuentran secas o con niveles extremadamente bajos de agua, como por ejemplo Tolderías Chica (MLBA), C232 (Siberia) o Las Coloradas (Strobel). Un factor importante, además del número total de lagunas, es el tamaño de las mismas. Si bien no fue evaluado en detalle para el desarrollo de este trabajo es posible comparar la cantidad de lagunas de > 15 ha en las distintas mesetas. La MLBA, aunque tiene un número relativamente bajo de lagunas, tiene proporcionalmente más lagunas de mayor tamaño que la mayoría de las mesetas (Figuras 3, 4).

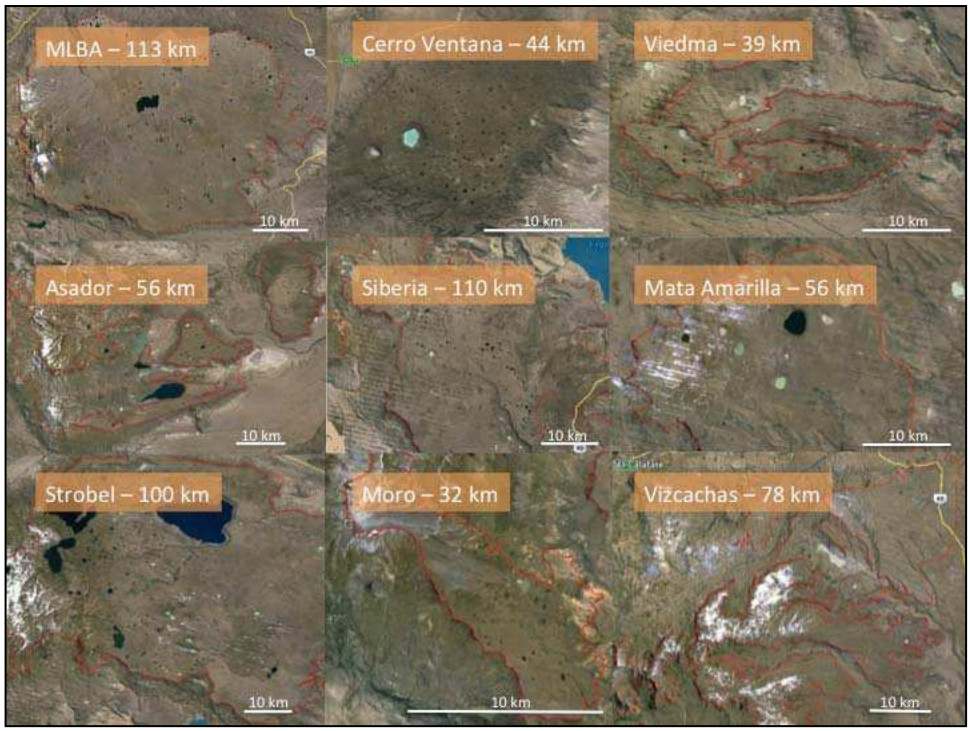

FIGURA 3. Detalle de las nueve mesetas del oeste de Santa Cruz en las que fue detectado alguna vez el Macá Tobiano, delimitadas en rojo. El valor dado en cada meseta es la altura de la imagen (tomado de Google Earth Inc.).

FIGURA 4. Paisaje de las mesetas. A) formaciones rocosas en los márgenes de las lagunas (Strobel); B) Paisaje con lagunas de depresión y pequeños conos volcánicos (MLBA); C) Borde de meseta, con barrancos (Cerro Ventana); D) Altos picos en el oeste de la MLBA (Monte Zeballos).

Las características de las lagunas de las mesetas de altura fueron discutidas solo para la meseta del Strobel (Lancelotti 2009), pero este tratamiento puede ser ampliado a las demás mesetas, por lo que aquí describiremos brevemente algunas generalidades utilizando ese trabajo como referencia. Se definieron cuatro tipos básicos de lagunas en relación a sus características fisicoquímicas: 1) turbias; 2) grandes vegetadas; 3) grandes no vegetadas; y 4) pequeñas vegetadas. La primer clase, las lagunas turbias, independientemente del tamaño que puede ir desde pocas hectáreas a más de 50 ha, tienen una alta conductividad (> 2000 μs), una visibilidad reducida (Secchi < 0,4 m) y en general son poco profundas (< 3 m). En estas lagunas, debido a la poca penetración de la luz y a las condiciones de pH, no hay crecimiento de macrófitas. El resto de las lagunas tienen aguas cristalinas y se diferencian por su superficie, pero también por la presencia de la única macrófita presente en las mesetas, la Vinagrilla (*Myriophyllum quitense*). En todas estas lagunas la conductividad es baja (siempre < 1000 μs) y la visibilidad alta (Secchi > 0,7 m). Las lagunas grandes son aquellas de > 5 ha y profundidades que pueden superar los 16 m, siendo las grandes vegetadas las que se encuentran cubiertas en al menos un 15–30% con Vinagrilla en áreas continuas, mientras que las grandes no vegetadas pueden poseer algunos parches, pero la cobertura siempre es inferior al 15%. Las pequeñas vegetadas son lagunas de menos de 5 ha y en general se encuentran cubiertas casi en su totalidad por Vinagrilla. Otro tipo de laguna no considerada por Lancelotti (2009) y que se menciona en el Capítulo 2 es la "turbia orgánica", con ausencia de macrófitas y una visibilidad reducida por partículas en suspensión (Secchi ~ 0,5 m) (Figura 5).

FIGURA 5. Tipos generales de lagunas de altura de las mesetas del oeste de Santa Cruz. A) con aguas claras y vegetación (grande vegetada; Laguna Rodríguez 9, Strobel); B) con aguas claras, sin vegetación (grande no vegetada; Laguna S107, Strobel); C) turbia (Laguna CV1, Cerro Ventana); D) turbia orgánica (Laguna S108, Strobel).

Caracterización de los sitios de invernada del Macá Tobiano.– (Fuente http://www.mineria.gov.ar/estudios/). Como en otros sectores de la Patagonia Argentina, la costa al Océano Atlántico de Santa Cruz se caracteriza por la presencia de grandes ríos que desembocan en forma de rías o estuarios. Estos colectan agua de numerosos cursos menores que se originan por deshielo en los Andes y mesetas de altura, pero también algunos colectan el exceso de agua de los grandes lagos de origen glaciar. Hay cuatro estuarios/rías principales que desembocan al océano (norte–sur): 1) Deseado; 2) Santa Cruz; 3) Coyle; 4) Gallegos. El río Deseado no es permanente (se encuentra interrumpido) por lo que tiene una dinámica diferente. Este río en el pasado recibía agua del Lago Buenos Aires, que actualmente descarga al Pacífico, y

sus dos tributarios principales, pequeños en caudal, son el Fénix Grande y el Río Pinturas, que colecta agua de la Meseta del Lago Buenos Aires. En la margen norte de la ría del Deseado se encuentra la localidad de Puerto Deseado. Este es el único sistema fluvial/marino en que no se han detectado macaes durante el invierno (Johnson 1997, Imberti *et al.* 2004). De los tres ríos restantes, el Santa Cruz es el más importante en cuanto a caudal. Este colecta agua proveniente del Lago Viedma (a través del río La Leona) y del Lago Argentino, en el que se origina. Justo antes de su desembocadura al mar recibe a su último tributario, un río de gran porte, el Río Chico. Debido al origen glaciar de estos lagos, este río tiene aguas turbias, de color celeste-lechoso. El Río Chico, de origen de deshielo en los Andes, tiene como tributarios a otros ríos de gran importancia en la provincia, el río Belgrano y el Chalía (o Sehuén). En la boca del Río Santa Cruz se encuentran emplazadas dos ciudades, Cte. Luís Piedrabuena, justo antes de la unión con el Río Chico, y Puerto Santa Cruz, cerca de su desembocadura en el mar.

Hacía el sur desembocan al mar los dos ríos restantes. El Río Coyle (o Coig) es un curso de agua con poco caudal y se origina en la Cordillera Chica, en el oeste de la provincia, por lo que sus aguas son cristalinas, salvo en los picos de crecida (septiembre-octubre) cuando debido a la carga de sedimentos puede llegar a ser turbia. Este es el único de los grandes ríos de la provincia en el que no se encuentran emplazados asentamientos humanos importantes, más allá de algunos cascos de estancias. La cuenca más austral de Argentina continental es la del Río Gallegos y su principal tributario el Río Chico, que le descarga sus aguas casi en su desembocadura. Esta cuenca se origina tanto en la cordillera y mesetas de Argentina y Chile. En la margen sur de este estuario se encuentra la ciudad capital de la provincia de Santa Cruz, Río Gallegos, así como también el puerto petrolero de Punta Loyola.

La Bahía de San Julián, es una bahía de mar con una gran amplitud de marea (hasta 7 m), con un sistema de islas y marismas que concentran un gran número de especies acuáticas (Di Giacomo 2007). En las márgenes de esta bahía se encuentra la localidad de Puerto San Julián (Figura 6).

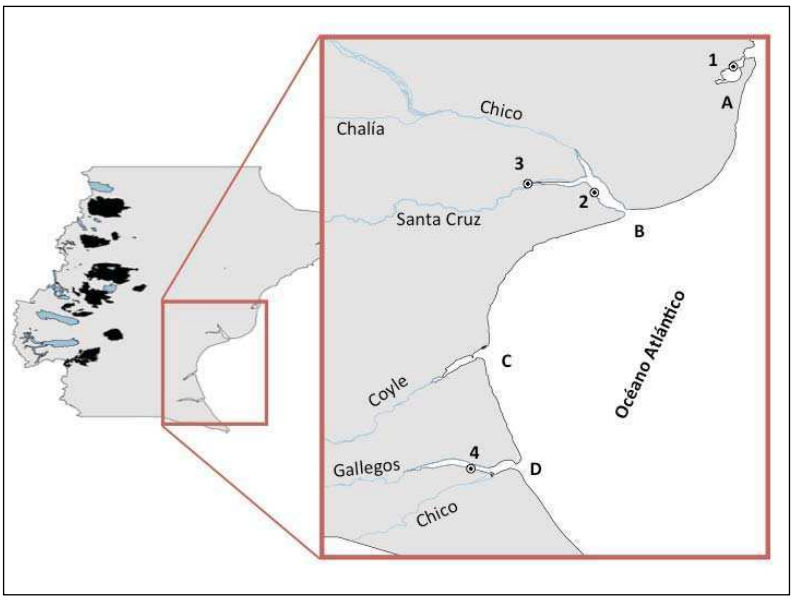

FIGURA 6. Sitios donde se realizaron estudios de campo durante la temporada invernal. A) Bahía San Julián (1: Puerto San Julián - 9.800 hab.); B) estuario del Río Santa Cruz (2: Cte. Luís Piedrabuena – 6.400 hab. y 3: Puerto Santa Cruz - 4.400 hab.); C) ría del Río Coyle; D) estuario del Río Gallegos (4: Río Gallegos- 106.000 hab.).

Metodología General

Sitios monitoreados y temporalidad del estudio.– El trabajo de campo se desarrolló en las temporadas estivales de 2010–2011, 2011–2012, 2012–2013, 2013–2014 y 2014–2015. Las temporadas estivales 2008–2009 y 2009–2010 fueron exploratorias, aunque algunos de los datos obtenidos fueron considerados para algunos análisis particulares, principalmente de manera comparativa. El inicio del trabajo de campo difirió entre temporadas, con los inicios más tardíos en enero (temporadas 2009–2010 y 2010–2011) y los más tempranos en noviembre, en las restantes temporadas. En todas las temporadas el trabajo de campo se extendió hasta marzo–abril, cubriendo así todo el ciclo reproductivo del Macá Tobiano (ver Capítulo 1).

Considerando las campañas realizadas por la Fundación Vida Silvestre Argentina (FVSA) en las décadas de 1970's y 1980's se han estudiado > 470 cuerpos de agua (ver Anexo 1), entre los que hay cuerpos de agua permanentes, ya sean lagos o lagunas y cuerpos de agua temporarios. Estos cuerpos están ubicados tanto arriba de las mesetas basálticas como en zonas más bajas (lagos 'perimeseteros'[1]). En las cinco campañas se recorrieron ~470 lagos y lagunas distintas (ver Capítulo 2.A; Anexo 1), con un superposición con los lagos y lagunas visitados en las campañas de la FVSA de 428 cuerpos de agua. Del total antes mencionado se trabajó en forma sistemática (como fuente de datos) sobre un total de 209 lagunas distribuidas de forma no uniforme entre las mesetas y dos lagunas perimeseteras (ver distribución por meseta en Tabla 1) (Figura 7; Anexo 2).

A partir de la temporada invernal 2011 también se desarrollaron monitoreos en la zona de invernada entre los meses de abril y septiembre, con un máximo esfuerzo de monitoreo entre mayo y principios de agosto. Los sitios estudiados en todas las temporadas fueron los estuarios de los ríos Chico (al río Santa Cruz), Coyle y Gallegos (Figura 6). En mayo de 2011 se realizó un monitoreo extensivo que incluyó, además de estos tres estuarios, la ría del Deseado, Bahía de San Julián, tres puntos del estrecho de Magallanes (Chile), ría del Río Grande (provincia de Tierra del Fuego, Argentina) y lagunas principales de la Isla Grande de Tierra del Fuego (Argentina y Chile). En Julio de 2015 se visitaron lagunas de la provincia de Tierra del Fuego (Argentina) y el estuario del Río Chico (Tierra del Fuego, Argentina).

1 *Incluyo el término 'perimesetero' para definir aquellas lagunas cercanas a las mesetas, que se hallan por debajo de los 600 msnm, ya que este término es ampliamente utilizado durante los trabajos de investigación y ha sido mencionada en numerosas fuentes de divulgación.*

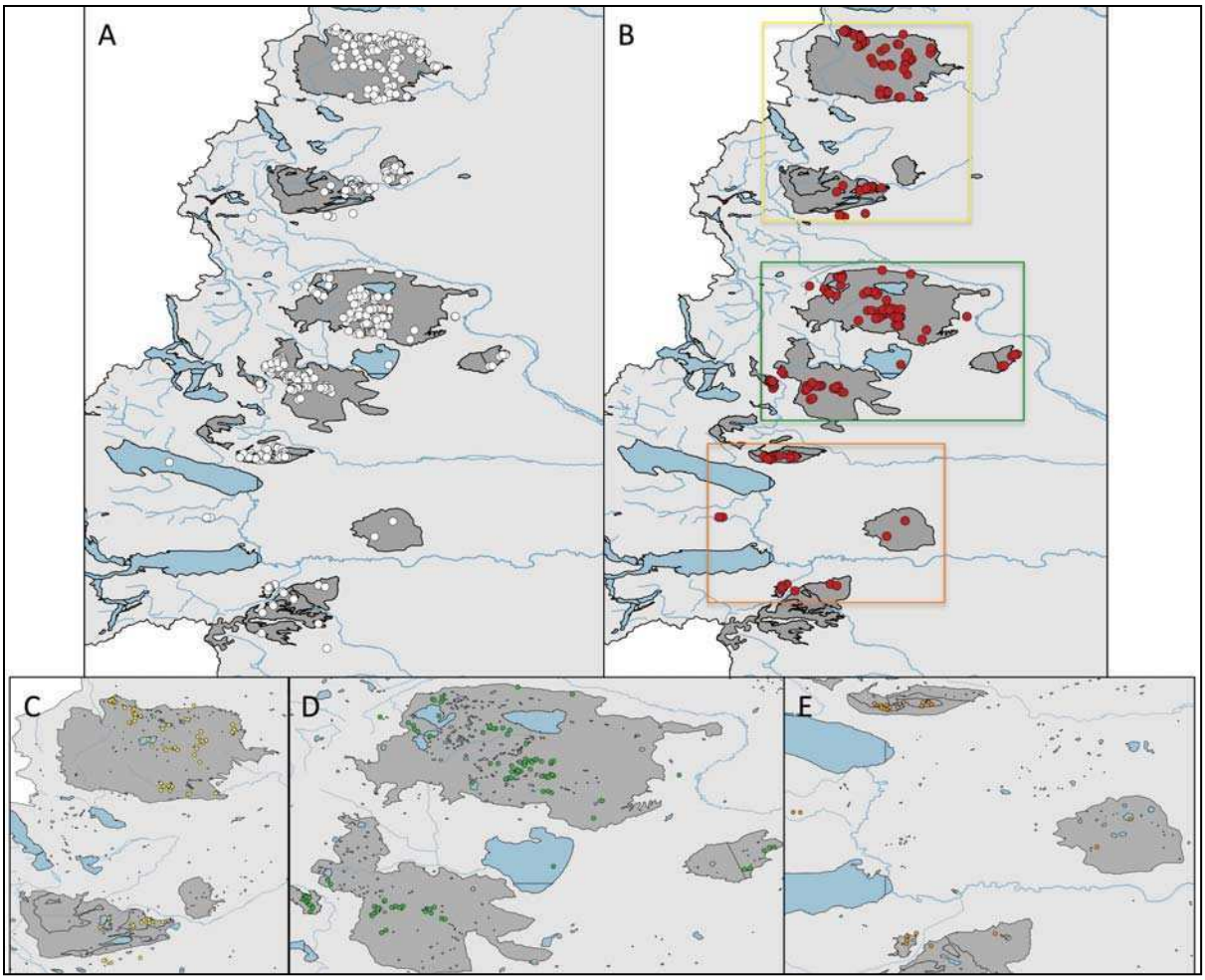

FIGURA 7. Lagunas monitoreadas en el oeste de la Provincia de Santa Cruz. A) todos los lagos y lagunas monitoreados (n= ~470). B) Lagunas que fueron visitadas regularmente y que formaron parte de las investigaciones (n= 209). Recuadrado en colores: C) zona norte con MLBA y Asador (cuadro amarillo; 72 lagunas); D) zona centro con Strobel, Cerro Ventana, Siberia y Moro (recuadro verde; 111 lagunas); E) zona sur con Viedma, MA y Vizcachas (recuadro anaranjado; 26 lagunas).

El área que ocupan las mesetas de altura es de *c.* 11.800 km^2 (ver Tabla 1), sin embargo el área de trabajo fue aún más extensa, cubriendo una superficie aproximada de 42.210 km^2. Durante la temporada 2012–2013 se calculó que entre el 20 de noviembre de 2012 y el 1 de abril de 2013 un solo vehículo (de los cuatro con los que se contó en la campaña) recorrió *c.* 43.000 km, lo que representa más de 10.000 km por mes. El eje a través del cual se accede a las mesetas es la RN 40. A excepción de la Meseta de Las Vizcachas que es atravesada por esta ruta, ninguna otra meseta cuenta con caminos principales que permitan el acceso, siendo en su mayoría

caminos de servidumbre, es decir semi-públicos, pertenecientes a estancias, que no son más que huellas poco mantenidas por los dueños. En general, las estancias de las mesetas están abandonadas o deshabitadas, salvo en algunos sectores del Strobel y la MLBA, por lo que estas huellas se encuentran abandonadas desde varias décadas atrás. A muchas lagunas se accede por huellas aún menos marcadas y en muchos casos sólo a campo traviesa. La presencia de huellas cerca de las lagunas es excepcional. Algunas lagunas donde se realizaron trabajos continuos se encontraban a más de 10 km de la huella más cercana, como es el caso de la C221 y C02 (Meseta de Siberia), y algunas mesetas carecen en absoluto de caminos internos que se aproximen a grupos importantes de lagunas, como es el caso de Asador, Moro y Cerro Ventana. Cualquier recorrido por mesetas de altura conlleva largas horas de aproximación en vehículo a velocidades inferiores a los 20 km/h y caminatas de hasta 11 km/h (ida; recorrido de las lagunas en Asador excede los 20 km de caminata). Hay que destacar que el conocimiento (descubrimiento) de las huellas, caminos y 'rutas *off-road*' fue una parte importante de la realización de este estudio, ya que información de esos aspectos no figura en ninguna cartografía disponible. El trabajo en las mesetas requirió de vehículos de alta calidad, 4x4, principalmente Toyota Hilux®, ya que la experiencia con otras marcas fue negativa.

Técnicas y logística de monitoreo de campo.– En todas las lagunas visitadas y durante todas las temporadas (entre 2009–2010 y 2014–2015) se realizaron censos de aves acuáticas utilizando sistemas de monitoreo estandarizados. Todos los conteos se desarrollaron por dos observadores, con al menos un observador con experiencia en campañas anteriores. Durante las primeras semanas de cada campaña se realizaron sesiones de entrenamiento con los observadores menos experimentados (observador asistente). Se utilizaron binoculares 10x42, 8x32 y 8x42 y telescopios (de fluorita) x15–45 y x20–60, con trípodes firmes. Las condiciones meteorológicas se tomaron *in situ* mediante la utilización de estaciones meteorológicas portátiles (*Kestrel*®). Las demás variables ambientales se estandarizaron previamente al inicio de los muestreos (Figura 8). Con respecto a

las demás aves acuáticas de las mesetas de altura se detectaron 39 especies durante los muestreos, cuya abundancia fue variable entre los diferentes tipos de lagunas (Tabla 2; ver Roesler & Imberti 2015). Se utilizó como nomenclatura de campo para las especies el 'código meyeni' el cual consta de las tres primeras letras del género y las tres primeras del epíteto (Pagano *et al.* 2012).

TABLA 2. Listado de especies de aves acuáticas detectadas durante las campañas de campo. Se detalla el código utilizado, nombre científico, nombre común en castellano e inglés y abundancia relativa calculada en base a la frecuencia de aparición (tomado de Remsen *et al.* 2015)

Código	Científico	Español	Inglés	Abundancia
Podgal	*Podiceps gallardoi*	Macá Tobiano	Hooded Grebe	Escaso
Podocc	*Podiceps occipitalis*	Macá Plateado	Southern Silvery Grebe	Frecuente
Rolrol	*Rollandia rolland*	Macá Común	White-tufted Grebe	Raro
Podmaj	*Podicephorus major*	Macá Grande	Great Grebe	Muy raro
Cygmel	*Cygnus melancoryphus*	Cisne de Cuello Negro	Black-necked Swan	Común
Coscos	*Coscoroba coscoroba*	Coscoroba	Coscoroba Swan	Escaso
Chlopic	*Chloephaga picta*	Cauquén Común	Upland Goose	Común
Chlopol	*Chloephaga poliocephala*	Cauquén Real	Ashy-headed Goose	Raro
Tacpat	*Tachyeres patachonicus*	Pato Vapor Volador	Fliying Steamer Duck	Común
Lopspe	*Lophonetta specularoides*	Pato Crestón	Crested Duck	Común
Anapla	*Anas platalea*	Pato Cuchara	Red Shoveler	Común
Anasib	*Anas sibilatrix*	Pato Overo	Chiloe Wigeon	Abundante
Anafla	*Anas flavirostris*	Pato Barcino	Yellow-billed Teal	Escaso
Anaspi	*Anas spinicauda*	Pato Maicero	Yellow-billed Pintail	Frecuente
Anacly	*Anas clypeata*	Pato Cuchara Boreal	Northern Shoveler	Ocasional
Anadis	*Anas discors*	Pato Media Luna	Blue-winged Teal	Ocasional
Anacya	*Anas cyanoptera*	Pato Colorado	Cinnamon Teal	Raro
Oxyvit	*Oxyura vittata*	Zambullidor Chico	Lake Duck	Raro
Oxyfer	*Oxyura ferruginea*	Zambullidor Grande	Ruddy Duck	Raro
Netpep	*Netta peposaca*	Pato Picaso	Rosy-billed Pochard	Muy Raro
Spespe	*Speculanas specularis*	Pato Anteojillo	Specktacle Duck	Raro
Phochi	*Phoenicopterus chilensis*	Flamenco Austral	Chilean Flamingo	Común
Phabra	*Phalacrocorax brasilianus*	Biguá	Neotropic Cormorant	Escaso
Fularm	*Fulica armillata*	Gallareta ligas Rojas	Red-gartered Coot	Común
Fulleu	*Fulica leucoptera*	Gallareta Chica	White-winged Coot	Escaso
Fulruf	*Fulica rufifrons*	Gallareta Escudete Rojo	Red-fronted Coot	Muy raro
Vanchi	*Vanellus chilensis*	Tero	Southern Lapwing	Raro
Chafal	*Charadrius falklandicus*	Chorlito Doble Collar	Two-banded Plover	Frecuente
Zonmod	*Charadrius modestus*	Chorlo Pecho Canela	Rufous-chested Dotterel	Escaso
Plusoc	*Pluvianellus socialis*	Chorlito Ceniciento	Magellanic Plover	Escaso
Limhae	*Limosa haemastica*	Becasa de Mar	Hudsonian Godwit	Muy raro
Trimel	*Tringa melanoleuca*	Pitotoi Grande	Greater Yellowlegs	Raro
Trifla	*Tringa flavipes*	Pitotoi Chico	Lesser Yellowlegs	Raro
Calfus	*Calidris fuscicollis*	P. Rabadilla Blanca	White-rumped Sandpiper	Escaso
Calbai	*Calidris bairdii*	Playerito Pardo	Baird's Sandpiper	Común
Phatri	*Steganopus tricolor*	Falaropo Común	Wilson's Phalarope	Escaso
Lardom	*Larus dominicanus*	Gaviota Cocinera	Kelp Gull	Común
Haeleu	*Haematopus leucopodus*	Ostrero Austral	Magellanic Osteycatcher	Raro
Thermel	*Theristicus melanopis*	Bandurria Austral	Black-faced Ibis	Frecuente

El estudio consistió en 1041 días/hombre de trabajo de campo durante las cinco temporadas estivales (considerando como un día/hombre el trabajo de un grupo de personas por día). Los monitoreos se realizaron mediante dos estrategias: una pasiva, de permanencia en lagos o lagunas en las que era habitual la presencia de colonias de nidificación o de concentraciones de Macá Tobiano, y otra activa, con búsqueda en distintas lagunas de individuos, detección de movimientos y de eventos reproductivos (así como la presencia de especies invasoras). Los censos regulares de lagos y lagunas, la búsqueda activa de colonias reproductivas y los estudios de movimiento se llevaron a cabo durante toda la temporada, mientras que las observaciones puntuales en sitios definidos se realizaron en momentos más acotados, relacionándose a la existencia de colonias de reproducción o elevadas concentraciones de individuos de Macá Tobiano. El esfuerzo de monitoreo activo consistió en un total de 620 días/h de trabajo de campo (Min: 35 días/h 2009–2010; Max: 150 días/h 2014–2015) y el de monitoreo pasivo en 790 días/h (Tabla 3).

TABLA 3. Distribución del esfuerzo de monitoreo pasivo por temporada. Colonias: cantidad de colonias en las que se trabajó por temporada. Mesetas: localización de las colonias en las que se trabajó. RRHH: recursos humanos necesarios para completar los monitoreos. Días/hombre: días totales en los que se realizaron monitoreos.

Temporada	Colonias	Mesetas	RRHH	Días/h
2011-12	1	MLBA	10	45
2012-13	2	MLBA, Siberia	15	96
2013-14	3	MLBA, Siberia	16	279
2014-15	5	MLBA, Siberia, Strobel	38	370
Total	**11**		**79**	**790**

Durante los censos en lagunas siempre se contabilizaron la totalidad de las aves acuáticas (incluyendo aves playeras) (Tabla 2), y fueron realizados tanto durante los trabajos activos como pasivos. En los trabajos pasivos los censos de las mismas lagunas eran diarios. Para el conteo de individuos de Macá Tobiano se utilizó la técnica de conteo progresivo mediante el uso de telescopios. Este método consiste en permanecer en un campo ocular durante 40" (aprox.), para luego desplazar al siguiente campo ocular, hasta cubrir el 100% de la superficie de la laguna (Figura 9). El tiempo de 40" se definió basado en datos de buceo obtenidos durante estudios de comportamiento (ver Capítulo 2). Este método puede realizarse desde un punto de observación elevado en la mayoría de las lagunas, aunque en aquellas de mayor tamaño (e.g. El Sello, Islote, Lago Cardiel) deben utilizarse diferentes puntos y sumar los conteos parciales. Durante los trabajos pasivos se realizaron además otras tareas, principalmente de observación comportamental, monitoreo de colonias y detección de especies invasoras (Figura 10).

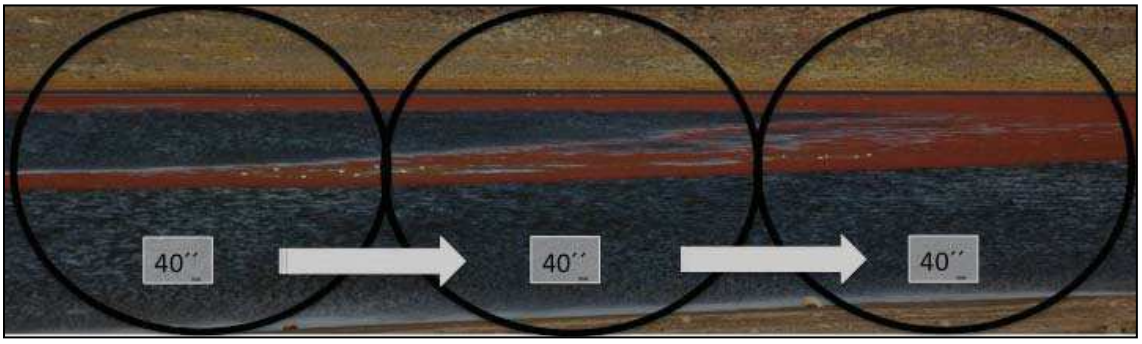

FIGURA 9. Técnica de conteo progresivo (círculo negro: campo ocular; flecha: dirección del muestreo; 40'': tiempo de espera).

FIGURA 10. Algunas de las tareas (y situaciones) desarrolladas durante el trabajo de campo. Arriba (izq.-der.): toma de muestras de sangre (nocturno), campamento fijo (monitoreo pasivo; Don Ferret, MLBA); anillado (nocturno). Centro: monitoreo en lagos interiores (invierno); conteo en estuarios (invierno); conteo en lagunas de altura (verano; El Sello, MLBA). Abajo: Campamento fijo (otoño; C199, Siberia); monitoreo en lagunas (El Cervecero, MLBA); captura de individuos (nocturno; Don Ferret, MLBA).

Métodos de captura de Macá Tobiano.– Se han descripto algunos métodos para la captura de macaes, como son el uso de redes (O'Donnel & Fjeldså 1997) o mediante el uso de botes con motor y la captura activa con redes de mano (Jehl 1988), aunque el uso de redes de niebla sumergidas fue descripto como el método más eficiente para la captura de macaes (Breault & Cheng 1990). Estos tres métodos tienen algunas limitaciones, siendo la más importante la necesidad de aguas abiertas (o con vegetación en sectores limitados). La presencia de Vinagrilla imposibilita el trabajo con redes ya que es una planta muy densa, con tallos enmarañados, que además afectaría el funcionamiento de motores fuera de borda. Por otra parte, la profundidad de los lagos (> 5 m) y los fondos cubiertos de una profunda capa de materia en descomposición

torna difícil y peligroso desplazarse. Por todo esto fue necesario desarrollar un nuevo método de captura. El mismo requirió de un bote inflable a remo para dos personas, un reflector potente y una red de mano (tipo copo de pesca). Para las capturas se trabajó de noche, durante marzo y abril (cuando las noches son largas) y sin luna (preferiblemente con cobertura nubosa) para evitar la claridad y reflejo de la luz de la luna en los trajes secos (neopreno 5 mm). Las capturas se realizaron después de las 10:00 PM, por un lapso no mayor a 3 hs y hasta tres intentos de captura de no más de 20 min por noche (ingresiones a la laguna), con el fin de evitar el estrés en las aves acuáticas. Durante las capturas, una persona rema (la aproximación es a oscuras, guiada por las voces de contacto). Cuando el bote se encontraba a distancias de menos de 10 m de los individuos estos se encandilaban con un reflector. La reacción normal de los individuos encandilados es de aproximarse a la luz. Normalmente se capturaron 1 o 2 individuos por intento (rango 1–7 individuos). Luego de ser capturados los individuos fueron llevados a la costa donde se realizaron las tareas de toma de datos morfométricos (largo de culmen expuesto y de tarso y peso), y se procedió a tomar muestras de sangre y al anillado. La extracción de sangre se realizó utilizando los protocolos estándar de higiene para la toma de muestras de sangre en aves, extrayendo aprox. 50 µl de la arteria braquial (Owen 2011), que fueron almacenados a temperatura ambiente en buffer de lisis (100 mM TRIS, 100 mM EDTA, 10 mM NaCl, 2% SDS), utilizando vaselina solida para limpieza del área y capilares con heparina.

Para el marcado (anillado) fueron utilizados cuatro métodos diferentes: banderillas alares, anillos metálicos (en tibio-tarso; Anillo APN #3051), anillos plásticos coloreados en tibio-tarso y plásticos coloreados en tarso-metatarso. Las marcas en individuos adultos siempre fueron colocadas del lado derecho del cuerpo (sólo una excepción –ver Tabla 2, Capítulo 3.B–), mientras que juveniles en lado izquierdo (ver Figura 10: imagen superior derecha).

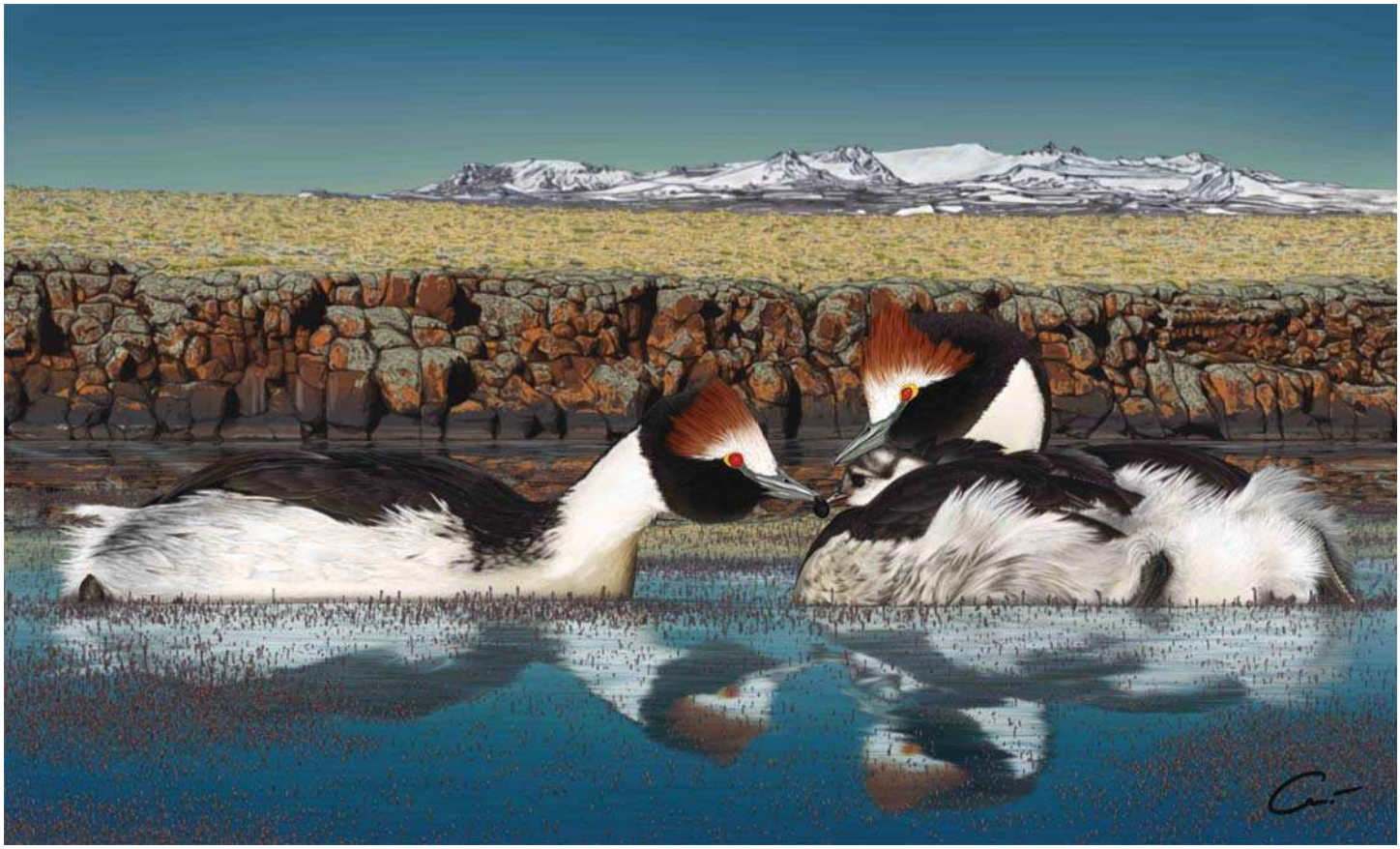

Ilustración original para esta tesis hecha con técnica mixta (digital) de dos adultos alimentando a un pichón de pocos días con el monte Zeballos (MLBA) de fondo, por el Pampa Cenizo.

Capítulo 1

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA Y ASPECTOS DE LA HISTORIA NATURAL DEL MACÁ TOBIANO (*PODICEPS GALLARDOI*)

El conocimiento de los aspectos básicos de la historia natural de las especies es el primer paso para comprender aquellos rasgos más complejos de su biología, además de ser fundamental para realizar acciones de manejo y conservación en aquellas poblaciones en riesgo de desaparecer (Sutherland 1998). Es llamativo que en Sudamérica, conocida como 'el continente de las aves' por su alta riqueza de especies, el conocimiento de la historia natural de las aves es relativamente pobre, muy inferior al de otras regiones del mundo. Este menor conocimiento se percibe fácilmente al analizar grupos de aves (o especies) cosmopolitas, cuyas poblaciones del Hemisferio Norte, principalmente Europa y Norteamérica, son las que han sido más ampliamente estudiadas. Una búsqueda con términos como "reproducción" o "biología reproductiva" (o sus equivalentes *reproduction* o *breeding biology*) para el Orden Podicipediformes en navegadores habituales de Internet (e.g. Google Scholar, Google), pone en evidencia esta notable discrepancia. Para el Macá Pico Grueso (*Podilymbus podiceps*) con distribución neotropical pero que alcanza sectores de Norteamérica, existe un gran número de trabajos sobre casi todos los aspectos de su biología en el norte de su distribución (Glover 1953, Storer 1961, Chabreck 1963, MacVean 1988, 1990, Osnas 2003), pero no existen trabajos en el sur de la misma.

El caso particular del Macá Tobiano (*Podiceps gallardoi*) es llamativo y debe ser interpretado en ese contexto. Su relativamente reciente descubrimiento (Rumboll 1974) fue un evento extraordinario y como tal, captó la atención de la comunidad científica. Por esto, actualmente existe un considerable cúmulo de información generado por naturalistas, conservacionistas y/o científicos que visitaron las mesetas de Santa Cruz hacia fines de la década de 1970's y toda la del

1980's. Ese período fue de gran avance en el conocimiento de la historia natural del Macá Tobiano (Lange 1981, Nuechterlein & Johnson 1981, Erize 1983, Fjeldså 1984, 1986, Straneck & Johnson 1984, Nuechterlein & Storer 1989, Beltrán *et al.* 1992, Llimona & del Hoyo 1992, Konter 2001, Fjeldså 2004). Es por ello que hoy en día es la especie argentina del orden Podicipediformes mejor conocida. Esto es aún más llamativo al ver la poca literatura disponible sobre aspectos generales de la biología de otras especies de macaes mucho más abundantes y que habitan áreas más densamente pobladas, como es el caso del Macá Plateado (*Podiceps occipitalis*), el Macá Común (*Rollandia rolland*) o el Macá Grande (*Podicephorus major*) (Storer 1967, Burger 1974, 1984, Nores & Yzurieta 1977, Greenquist 1982, Fjeldså 1983, Darrieu *et al.* 2001, Petracci & Basanta 2002, Gomes *et al.* 2009).

Pese a la información generada sobre el Macá Tobiano, es importante destacar que la mayor parte de los trabajos publicados se basan en observaciones asistemáticas y mayormente ocasionales (anecdóticas), restringidas a pocas lagunas/mesetas y cuyas conclusiones han sido extrapoladas a la población. Lógicamente, esta restricción en el número de lagunas y mesetas estudiadas se debió a la dificultad que enfrenta cualquier investigación que quiera desarrollarse en la región que habita esta especie, y esta es la causa por la cual trabajos más sistemáticos sobre el uso de hábitat son recientes (Lancelotti 2009, Lancelotti *et al.* 2009a, 2009b), si bien siguen estando restringidos a una meseta en particular, la del Strobel.

El objetivo de este capítulo es actualizar el conocimiento sobre algunos aspectos de la historia natural del Macá Tobiano. Si bien muchos de los temas que se abordan aquí fueron considerados previamente en la literatura, su tratamiento ha sido parcial y en muchos casos es necesaria una revisión de esa información. Los resultados se basan en datos obtenidos en toda el área de distribución y durante las temporadas reproductivas comprendidas entre 2009–2010 y 2014–2015. Los resultados presentados buscan fortalecer el conocimiento de la biología del Macá Tobiano, y consecuentemente permitir una mejor comprensión de los objetivos de los próximos

capítulos de la tesis. Por otra parte, esta información de base resulta imprescindible al momento de presentar algunas de las recomendaciones de manejo de la especie.

Los aspectos básicos de la historia natural del Macá Tobiano abarcan varias áreas temáticas, por lo que los objetivos particulares del capítulo se dividen en tres partes:

1- Presentar información sobre la biología reproductiva del Macá Tobiano en cuanto a estacionalidad de las colonias, relación entre la presencia de adultos y tamaño de la colonia, estructura y características de las colonias, tiempo de formación de las colonias y construcción de los nidos, características de los huevos, tamaño de puesta, duración de la incubación, eclosión y reducción de nidada, tiempo de crianza de los pichones, cuidado parental y, por último, características de los juveniles.

2- Presentar información y comparar el comportamiento de alimentación de los adultos y las tasas de alimentación a los pichones en dos lagunas importantes para la reproducción del Macá Tobiano.

3- Presentar información sobre las características morfométricas y del plumaje de machos y hembras del Macá Tobiano, así como describir la secuencia temporal de la muda de adultos y juveniles.

Métodos

Biología reproductiva.– Durante las temporadas reproductivas 2008–2009 a 2014–2015 se relevó de manera sistemática el área reproductiva del Macá Tobiano en el oeste de la provincia de Santa Cruz (ver Área de Estudio & Metodología General). A partir de la temporada 2009–2010 se monitorearon regularmente todas las colonias detectadas. Se consideró 'colonia' a cada intento de nidificación que realizaron los macaes, independientemente de si estos fueron en la misma laguna luego de que ocurriese la destrucción total de la colonia preexistente. Las colonias reconstruidas no se ubican en los mismos sectores de la laguna y tampoco tienen la misma cantidad de parejas (ver en resultados). Las colonias con un número elevado de parejas nidificantes (~ 15 parejas, lo

que representa el 4% de la población reproductora global) fueron monitoreadas a diario desde que se detectaron hasta que finalizó el período reproductivo mientras que las restantes colonias fueron monitoreadas cada 2–6 días. Se consideró nido activo (nido) a aquellas plataformas que fueron utilizadas para poner al menos un huevo, descartando plataformas que fueron construidas pero nunca llegaron a tener huevos.

El ciclo de nidificación de los macaes se definió desde la aparición del primer nido activo en la colonia. Las lagunas más importantes (considerando la importancia histórica para el macá y las altas concentraciones de aves en la actualidad) fueron monitoreados todas las temporadas en más de una ocasión hasta confirmarse o descartarse (i.e. se descartan lagunas luego de la última semana de marzo que no tengan indicios de actividad reproductiva) la existencia de un evento reproductivo.

En la temporada 2010–2011 y 2011–2012 se recolectaron huevos de 21 nidos de las lagunas El Cervecero (8 nidos) y El Sello (13 nidos), ambas en MLBA. De estos huevos se tomaron medidas de alto y ancho (mm) con un calibre (tipo vernier), y de peso con pesolas de 100 g (precisión 1 g). Debido a que los huevos fueron recolectados de nidos ya abandonados, no se pudo determinar el orden de puesta de los huevos, por lo que se los ordenó como "huevo 1" al de mayor tamaño y como "huevo 2" al de menor tamaño. Se realizó una comparación entre los huevos de cada nido, siempre considerando que se desconocía el orden de puesta. Los huevos de los nidos de El Cervecero fueron colectados luego de la depredación de adultos por parte del Visón Americano (*Neovison vison*) (ver Capítulo 4.A), mientras que los de El Sello se obtuvieron luego de que una tormenta de viento destruyera la colonia y arrastrase los nidos hasta la costa. Solo se utilizaron huevos de nidos que tenían dos huevos.

Para describir las colonias y la relación espacial entre los nidos se tomaron fotografías de colonias que estuvieran relativamente cerca de la costa (< 50 m) y de las que se pudiese obtener una vista panorámica desde un punto elevado (n= 4). Colonias: 1) laguna C232 (Siberia; 4 nidos); 2) laguna El Cervecero (MLBA; 26 nidos); 3) laguna Las Coloradas II (Strobel; 14 nidos); 4)

laguna C199 (Siberia; 15 nidos). A partir de esas imágenes se calculó la distancia entre nidos (n= 59), para lo cual se utilizó el software libre ImageJ 1.47v (Rasband 2014). Como referencia de medida estándar (longitud real/cantidad de píxeles) se utilizó el largo del cuerpo de individuos de Macá Tobiano que se hallaran en posición lateral en la parte central de la colonia (perpendicular al ángulo de la fotografía; tomando al individuo al centro buscó estandarizar el error desde el centro hacia los márgenes de la colonia, para lo cual también se consideraron nidos en la misma línea horizontal de la imagen –evitando así las variaciones producto de la perspectiva–).

Comportamiento de alimentación.– Las observaciones de comportamiento de alimentación se realizaron mediante el seguimiento de individuos en dos lagunas, El Cervecero (MLBA) y C199 (Siberia). Durante el seguimiento se utilizó la variable estado "sumergido/superficie", para determinar si estaba buscando alimento (buceo) o descansando (en superficie). Las observaciones se realizaron en forma aleatoria, i.e. los observadores recorrían el perímetro de la laguna e identificaban individuos que tuvieran mayores posibilidades de ser monitoreados inequívocamente por lapsos de 10 min, es decir individuos o parejas solitarias en sectores de la laguna con baja concentración de individuos. Nunca se realizaron observaciones consecutivas desde un mismo punto para minimizar el seguimiento de los mismos individuos (i.e. evitar individuos que frecuentaran los mismos sectores de la laguna). Se utilizaron grabadores digitales de voz y las grabaciones fueron transcriptas mediante el software libre Etholog 2.2.5 (Ottoni 2000). A partir de estos datos se estimaron cuatro medidas: 1) tiempo que el individuo permaneció sumergido "%buceo", considerando todas las inmersiones en el período de monitoreo; 2) cantidad de veces que se sumergieron, "#buceos"; 3) tiempo medio que duraron las inmersiones, "duración"; y 4) la frecuencia de entrega de ítems de alimento a los pichones, "#entregas". Para los análisis estadísticos se utilizaron sólo las variables de duración de las inmersiones por individuo (duración) y el número de entregas (#entregas), ya que se consideró

que éstas representan de manera más clara el esfuerzo de alimentación y el éxito en la obtención de alimento.

Muda, tamaño corporal y coloración.– La mayor parte de los datos morfométricos y de muda se obtuvieron a partir de individuos muertos por ataques de Visón Americano y recuperados en las lagunas El Cervecero (MLBA) y C199 (Siberia) (ver Capítulo 4.A). Se tomaron medidas de culmen expuesto (desde el comienzo de las plumas hasta ápice del pico), tarso y peso. Las medidas fueron tomadas con balanzas de resorte pesola de 100 g y 1000 g y calibres tipo vernier (mm). Se obtuvieron también medidas de peso de individuos durante las capturas que se realizaron para recolectar muestras de sangre y para el marcado (ver Capítulo 3.B). El sexado se realizó sólo en individuos adultos muertos, mediante observación directa de la morfología interna (gónadas). Se analizaron diferencias sexuales en tarso, culmen y masa corporal (peso). La procedencia de los individuos (colonia) y la fecha de colección fueron: 1) El Cervecero (MLBA), 7/3/2011, 8 hembras y 10 machos, empollando; 2) C199 (Siberia), 17/3/2013, 4 hembras y 6 machos, con pichones ya desarrollados (+ 3 semanas); 3) El Cervecero (MLBA), 5/3/13, 6 hembras y 10 machos, con pichones ya desarrollados (+ 3 semanas). Se realizaron dos análisis comparando individuos de las colonias de El Cervecero para evaluar diferencias en la masa corporal en diferentes momentos del ciclo reproductivo en una misma laguna (colonia 1: nidificando y colonia 3: con pichones desarrollados), y posteriormente a los individuos de la colonia 3 (El Cervecero) con aquellos individuos de la colonia 2 (C199), con el fin de detectar diferencias entre individuos que se hallaban en una etapa similar del ciclo reproductivo pero en distintas lagunas (misma temporada reproductiva).

Para estudiar la muda se realizaron las comparaciones entre sexos de la prevalencia de muda de las plumas de vuelo (presencia de muda en remiges versus remiges ya mudadas). Los datos fueron tomados a partir de 12 hembras y 16 machos, todos individuos muertos recuperados entre el 7 y 17 de marzo, en dos lagunas diferentes, 10 de la C199 (Siberia), 4

hembras y 6 machos, y 18 de El Cervecero (MLBA), 8 hembras y 10 machos. Esta información fue complementada con observaciones realizadas en individuos vivos durante la temporada reproductiva, así como también durante el período invernal. También se tomaron datos de temperatura del lomo, con el fin de determinar la temperatura a la que mantienen a sus pichones en las primeras etapas del crecimiento. Para esto se midieron 3 individuos durante las capturas de marcado en la laguna El Cervecero en abril de 2015 y se utilizó un termómetro digital de precisión ± 0,05º C.

Los estudios de coloración de plumaje fueron realizados sobre dos hembras y cuatro machos colectados (depositados en el Museo de La Plata; sin número de referencia a la fecha). La coloración fue cuantificada utilizando un espectrofotómetro de reflectancia *Ocean Optics*® USB2000 con una lámpara de luz de xenón pulsátil PX-2 y una fibra bifurcada. A través del software Spectrasuite se guardó la información. Las medidas de reflectancia se calibran con un blanco estándar correspondiente a una muestra de sulfato de bario siguiendo el protocolo de Osorio & Ham (2002) y con un negro estándar (fuente de luz apagada). Para cada región corporal medida se tomó como dato un promedio de tres mediciones tomadas arbitrariamente sobre cada zona. Cada medición se tomó en un área de diámetro de 6 mm y en un rango de longitudes de onda de 300 a 700 nm en intervalos de 0,35 nm. Los valores de referencia de blanco y negro se tomaron antes de la medición de cada individuo, evitando de esta manera cualquier desvío o error asociado con la fuente de luz y el sensor. Las mediciones se realizaron en cuatro partes del cuerpo, pero sólo las medidas del pecho y vientre fueron utilizadas, ya que las otras estaban afectadas por las condiciones de los ejemplares (presencia de sangre en cresta y cabeza). Se determinó la existencia de dicromatismo sexual a través del análisis de los espectros de reflectancia, en especial la reflectancia a bajas longitudes de onda (300–400 nm) a las que las aves son sensibles (Osorio *et al.* 1999, Cuthill *et al.* 2000). Las aves presentan un mayor rango espectral que los mamíferos (ojo humano 400–700 nm), abarcando desde 300–700 nm, una mayor cantidad de conos en la retina y pequeñas gotas de aceite, que actúan filtrando la luz antes de que

ésta alcance los conos. Se analizaron los espectros de reflectancia y se calcularon las variables brillo total, calculado como la suma de la reflectancia (R) a través de todas las longitudes de onda (∑R300–700) y los cromas UV, azul, verde y rojo, calculados como la proporción de reflectancia entre cada región y la reflectancia total (croma UV= ∑R300–399/∑R300–700, croma azul= ∑R400–499/∑R300–700, croma verde= ∑R500–599/∑R300–700 y croma rojo= ∑R600–700/∑R300–700).

Análisis estadístico.– Para analizar la correlación entre la cantidad de nidos y adultos en la laguna se realizó una prueba de Pearson (Zar 1984). Debido a que los datos eran conteos, fueron transformados utilizando Log(x), donde x es la cantidad de nidos y cantidad de adultos en la laguna. Una vez realizada la transformación se probó la normalidad mediante una prueba de Shapiro-Wilks de normalidad (adultos: w= 0,96; p= 0,35; nidos: w= 0,95; p=0,12).

Para evaluar diferencias en la distancia entre nidos (n=59 nidos) en las colonias (n=4 colonias) se utilizó un modelo lineal (LM) utilizando colonias como factor y distancia entre nidos como variable de respuesta. La distancia entre nidos no seguía una distribución normal (prueba de Shapiro-Wilks de normalidad: w= 0,8785; p< 0,001), por lo que se realizó una transformación mediante Log(x), donde x es la distancia entre nidos medida, obteniéndose una variable de respuesta con distribución normal (prueba Shapiro-Wilks de normalidad: w= 0,9791; p> 0,4).

Para realizar el análisis comparativo entre el esfuerzo de alimentación y el éxito en la entrega de alimento, se utilizaron dos de las variables obtenidas durante las observaciones. Por un lado, se utilizó la media de buceo ("duración"), calculada como la media de tiempo que el individuo permaneció bajo el agua durante el seguimiento (10 min). Esta variable tuvo una distribución normal (Shapiro-Wilks de normalidad: w= 0,9771; p> 0,09), por lo que se realizó un LM utilizando como factor las lagunas C199 (n= 24) y El Cervecero (n= 71). Para la variable de frecuencia de entrega ("#entregas") se contó con n= 24 para C199 y n= 71 para El Cervecero, se

realizó un GLM con distribución *poisson,* y se tomó la variable laguna como variable independiente.

Para los análisis de medidas morfométricas (culmen expuesto, tarso y masa corporal) las muestras fueron obtenidas de individuos provenientes de diferentes colonias que se encontraban en diferentes etapas del ciclo reproductivo. Para el análisis de diferencias en el tamaño corporal entre sexos se realizaron pruebas no paramétricas de Mann-Whitney. La primera prueba se realizó para comparar la longitud del culmen expuesto a partir de 28 individuos (12 hembras y 16 machos), y otra para longitud del tarso con medidas tomadas a 18 individuos (8 hembras y 10 machos). Para el análisis de diferencia de pesos entre los sexos y entre colonias se utilizaron los datos tomados a partir de 44 individuos, 18 hembras y 26 machos y se utilizaron pruebas no paramétricas de Mann-Whitney.

Para el análisis de la prevalencia (diferencia en la frecuencias de individuos mudados y no mudados por sexo) de muda de las plumas (de vuelo, o remiges, entre los sexos) se realizó un test de probabilidad exacta de Fisher de 2x2, ya que más del 20% de las frecuencias esperadas eran igual o menor a cinco.

Todos los análisis fueron realizados en R 3.2.2 (R Development Core Team 2015).

Resultados

Biología reproductiva.– Durante las temporadas 2009–2010, 2010–2011, 2011–2012, 2012–2013 y 2013–2014 se detectaron un total de 40 colonias reproductivas en 22 lagunas distribuidas en cinco mesetas en las que se iniciaron 996 nidos (Tabla 1). No se consideraron para estos análisis las colonias de la temporada 2014–2015. El ciclo de nidificación comenzó en noviembre, con un pico en diciembre y enero. Las colonias mas tardías comenzaron en febrero (Figura 1). El inicio temprano, en noviembre, se relacionó con lagunas bajas (Las Coloradas, 750 msnm, Strobel), mientras que el comienzo más tardío fue en lagunas altas (El Cervecero, 1300 msnm, y El Sello, 1500 msnm, MLBA) o altura media, pero en sectores más australes (C233, 1100 msnm, Siberia).

El número de nidos estuvo asociado positivamente con la cantidad de individuos presentes en la laguna (r= 0,89; CI= 0,8–0,94; p< 0,001) y en lagunas con colonias exitosas (ver Capítulo 2.B, para definición de éxito de colonia) la relación fue cercana a un nido por pareja presente en la laguna, lo que indicaría que la totalidad de los individuos realizan al menos un intento de nidificación (Figura 2). La cantidad de nidos en las colonias varió ampliamente entre lagunas dentro de una misma temporada, así como en cada laguna en temporadas diferentes (Figura 3). Las colonias más pequeñas tuvieron sólo uno y tres nidos mientras que las dos colonias más grandes tuvieron alrededor de 125 nidos cada una (Figura 1; Tabla 1).

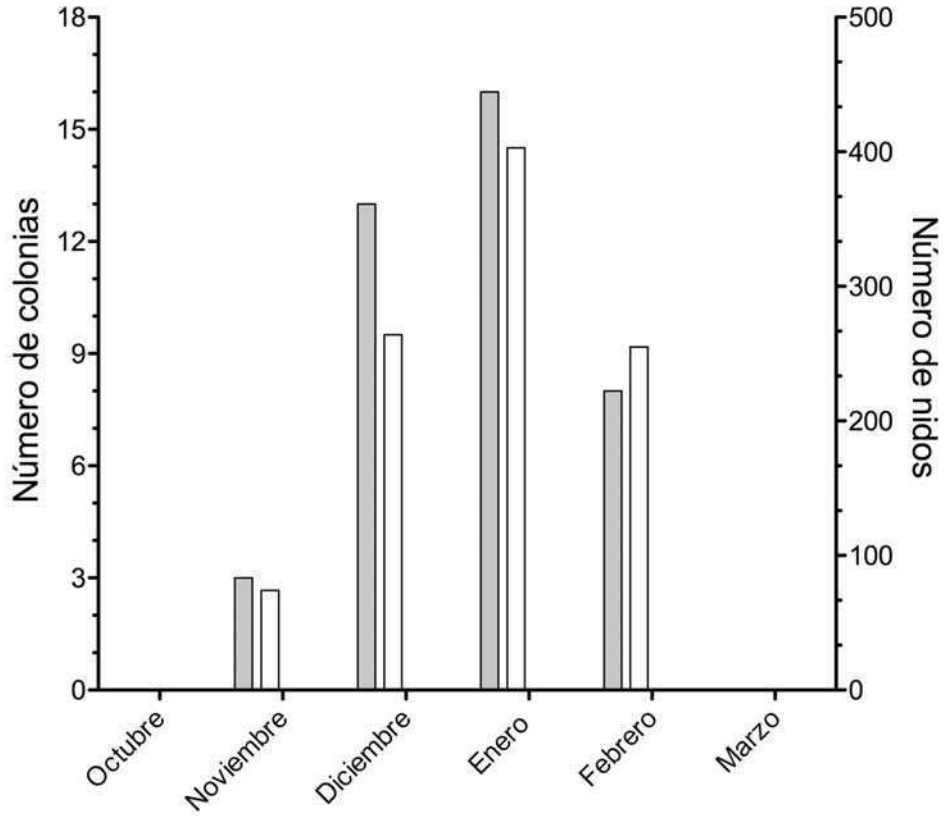

FIGURA 1. Distribución del número de colonias (barras grises; eje izquierdo) y de nidos (barras blancas; eje derecho) a lo largo de los meses de verano entre 2009–2010 y 2013–2014.

TABLA 1. Datos de las colonias de nidificación de Macá Tobiano monitoreadas durante las temporadas reproductivas 2009–2010 a 2013–2014, ordenadas por meseta y año. Fecha: fecha de detección; Estado: estado en que fue detectada (0: en construcción; 1: construcción y nidos con huevos; 2: nidos con huevos; 3: nidos y pichones; 4- pichones); Ads.: Adultos; Nidos min.: número mínimo de nidos; Ecl. min.: número mínimo de huevos eclosionados; Vol.: juveniles que llegaron a abandonar la laguna y Éxito/fracaso (0: ningún huevo eclosionó; 1 al menos un huevo eclosionó).

#	Meseta	Laguna	Fecha	Estado	Ads.	Nidos min.	Ecl. min.	Vol.	Éxito/ fracaso
1	Asador	A66	11/2/12	2	6	2	0	0	0
2	Asador	A94	11/2/12	2	18	9	?	?	?
3	Asador	A101	8/1/13	2	4	1	0	0	0
4	Asador	A96	8/1/13	2	2	1	0	0	0
5	Asador	A94	28/1/14	4	28	11	11	10	1
6	MA	MA7	10/2/13	3	10	5	4	4	1
7	MLBA	Jara	4/3/10	2	8	4	4	0	1
8	MLBA	Cervecero	1/2/11	0	55	11	0	0	0
9	MLBA	Sello	3/2/11	1	276	79	0	0	0
10	MLBA	Sello	8/1/12	0	190	6	0	0	0
11	MLBA	Toldería Gde.	8/1/12	2	26	11	0	0	0
12	MLBA	El Decoro (33)	26/1/12	1	7	3	0	0	0
13	MLBA	E75	13/12/12	0	14	2	0	0	0
14	MLBA	E74	13/12/12	2	9	5	0	0	0
15	MLBA	Cervecero	26/12/12	0	130	60	55	10	1
16	MLBA	Cervecero	7/1/14	0	81	36	17	14	1
17	MLBA	Vizcaína 1	11/1/14	2	18	10	9	9	1
18	MLBA	Sello	14/2/11	2	276	120	28	0	1
19	MLBA	Cervecero	15/2/11	0	55	21	0	0	0
20	MLBA	Sello	16/1/12	1	190	74	0	0	0
21	MLBA	Cervecero	19/12/11	0	166	81	70	59	1
22	MLBA	Don Ferret	19/12/13	2	24	11	9	8	1
23	MLBA	Sello	20/1/13	0	87	8	0	0	0
24	MLBA	Toldería Gde.	25/1/10	2	38	7	0	0	0
25	Siberia	C199	6/1/13	0	197	73	0	0	0
26	Siberia	C220	8/1/13	2	8	1	0	0	0
27	Siberia	C233	16/2/14	4	20	10	10	10	1
28	Siberia	C199	20/1/13	0	217	130	63	63	1
29	Strobel	Coloradas II	25/11/10	2	12	6	0	0	0
30	Strobel	Rodríguez 9	2/2/13	0	19	9	9	12	1
31	Strobel	Coloradas II	20/1/12	0	44	6	0	0	0

32	Strobel	Rodríguez 9	25/1/12	2	26	13	9	9	1
33	Strobel	Coloradas I	22/1/12	0	31	5	0	0	0
34	Strobel	Coloradas I	13/11/12	0	39	9	0	0	0
35	Strobel	Coloradas II	13/11/12	0	165	59	0	0	0
36	Strobel	S38	14/1/13	4	86	43	42	42	1
37	Strobel	S39	14/1/13	4	6	3	3	4	1
38	Strobel	Rodríguez 9	21/1/14	3	42	20	11	11	1
39	Strobel	Rodríguez 9	23/1/13	2	18	6	0	0	0
40	Strobel	S38	24/1/14	4	52	25	24	24	1
				Total	**2700**	**996**	**378**	**289**	

(Continuación Tabla 1).

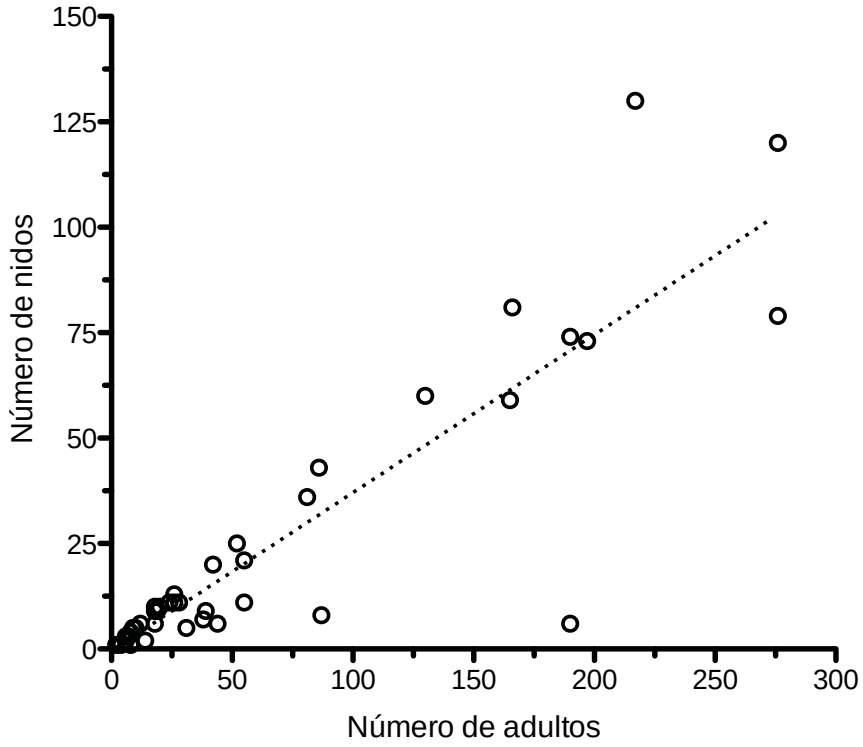

FIGURA 2. Asociación entre el número de individuos presentes en la laguna y la cantidad de nidos iniciados en cada colonia (*r*= 0,89; *CI*= 0,8–0,94; *p< 0,001*) (n= 40 colonias) (pendiente representada por la línea punteada 0.3745 ± 0.03153).

El tiempo de construcción de la colonia, considerado desde la aparición del primer nido hasta que la última pareja comenzó a incubar, fue relativamente corto y dependió de la cantidad de nidos. Lapsos de 5–7 días fueron necesarios para completar la construcción de una colonia de más de 100 nidos (n= 9), y en casos de colonias pequeñas (< 10 nidos) la construcción llevó

menos de 3 días (n= 3). En algunos casos el tiempo de construcción de la colonia se prolongó por períodos de hasta más de dos semanas (n= 2), debido a la pérdida de nidos causada por factores externos, en general por viento. La construcción de los nidos fue rápida y demoró alrededor de 2 hs (rango= 1,5–4 hs; n= 30). En general las parejas construyeron más de una plataforma (plataformas accesorias) previamente a la construcción del nido definitivo (donde pusieron al menos un huevo). Las plataformas accesorias comenzaron a construirse hasta 10 días antes del comienzo de la colonia y no siempre la construcción de plataformas estuvo asociada a existencia de nidos activos (n= 5). Las colonias ya formadas que fueron destruidas por tormentas de viento fueron reconstruidas dentro de un período no mayor a los 7–10 días (n=5), aunque frecuentemente la destrucción no fue total, y en esos casos la reconstrucción de los nidos destruidos fue casi inmediata, incluso en el mismo día.

No se detectaron diferencias significativas en la distancia entre nidos entre las diferentes colonias estudiadas (Tabla 2), a pesar de las diferencias en las características de las mismas (número total de nidos, tipo de laguna, meseta, etc.). La distancia media entre nidos fue de 42,4 cm (DE= 29 cm; rango= 8–149 cm) (Figura 3). Aunque se analizaron pocas colonias, esta estructura compacta fue constante en las demás colonias detectadas (Figura 4 y 5).

TABLA 2. Resultados del modelo lineal realizado para analizar la distancia entre los nidos (n= 59) de las colonias estudiadas (n= 4).

	Estimador	**DE**	***t***	***p***
Intercepto	4,010	0,3406	11.774	<2e-16***
Colonia 2	-0,396	0,3659	-1.084	0.2832
Colonia 3	-0,595	0,3895	-1.528	0.1323
Colonia 4	-0,669	0,3809	-1.756	0.0846

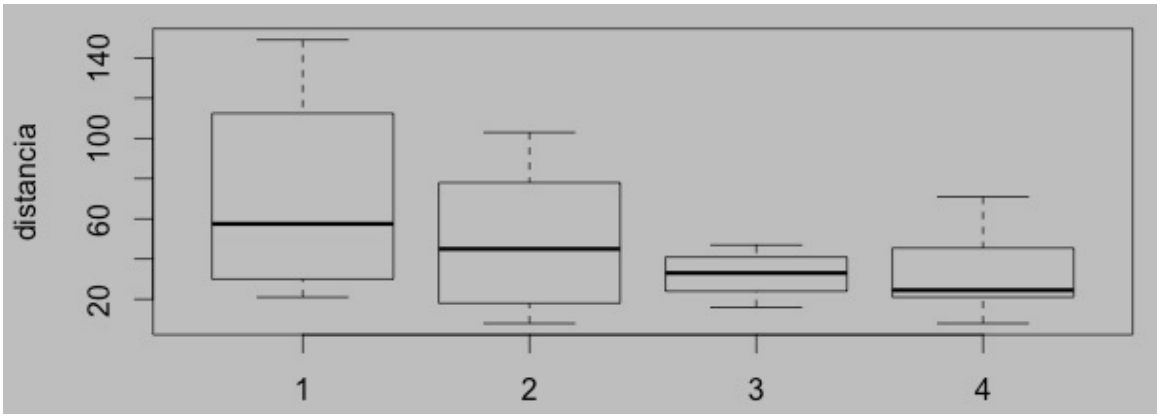

FIGURA 3. Distribución de las distancias (cm) entre nidos en las colonias estudiadas. Colonia: 1) C232 (Siberia); 2) El Cervecero (MLBA); 3) Coloradas II (Strobel); 4) C199 (Siberia).

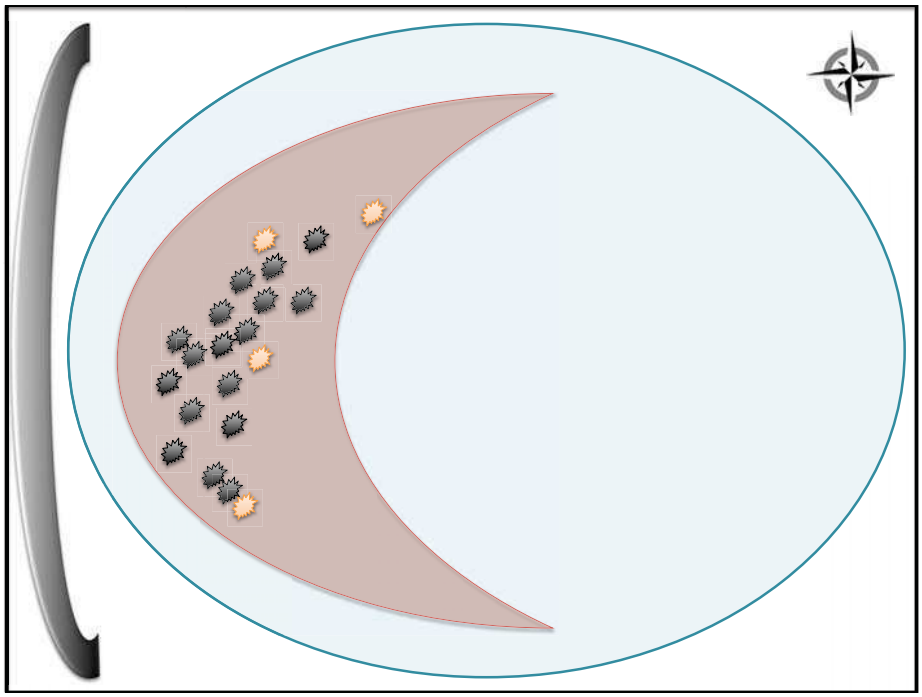

FIGURA 4. Representación esquemática de una colonia "típica" de Macá Tobiano mixta (con presencia de nidos de Macá Plateado). Área celeste: cuerpo de agua; nidos negros: Macá Tobiano; nidos dorados: Macá Plateado; arco gris: paredón basáltico; media luna roja: parche de vinagrilla.

Figura 5. Colonias de diferentes tamaños. A) Laguna El Cervecero (MLBA; enero de 2012); B) Laguna C199 (Siberia; enero 2014); C) Laguna El Cervecero (MLBA; enero 2011); D) Laguna C232 (Siberia; enero de 1987 –Campaña FVSA–); E) Laguna C199 (Siberia; enero de 2014).

Se observó el contenido de 249 nidos (25%) de los 996 detectados; 246 nidos (98,7%) contuvieron dos huevos, dos tres huevos (0,8%), uno en C199 (Siberia) y otro en El Cervecero (MLBA), y un nido (0,4%) en la laguna Don Ferret (MLBA) contuvo sólo un huevo durante todo el período de observación (desde el momento de la puesta, por lo que la pérdida del segundo huevo es muy poco probable). El peso medio de los huevos fue de 24,42 ± 1,59 g (rango= 20,1–27,5 g; n= 41); longitud del eje mayor –alto– 45,73 ± 0,23 mm (rango= 41,42–48,56 mm; n= 46); eje menor –ancho– 31,12 ± 0,47 mm (rango= 29,14–32,14 mm; n= 46) (Tabla 3). La coloración del huevo es color crema blanquecino uniforme (inmaculado) y a medida que avanza la incubación pasa a tener un color marrón-verdoso (Figura 6). En todos los nidos los huevos presentaron diferencias en su masa, con una diferencia promedio de la media de las masas del "huevo 1" y "huevo 2" de 0,42 g (diferencia del 1,7%).

TABLA 3. Medidas de peso (g) y de tamaño (mm) de huevos recolectados en las lagunas El Cervecero y El Sello (MLBA). H1 y H2 fueron definidos como el huevo de mayor y menor peso.

Laguna	Temporada	Nido	H1 peso	H1 alto	H1 ancho	H2 peso	H2 alto	H2 ancho
Cervecero	2010–2011	1	26	44,21	31,14	25,5	43,62	31,7
Cervecero	2010–2011	2	25	45,9	30,55	24,3	43,66	31,66
Cervecero	2010–2011	3	27,5	47,9	31,61	27	47,3	31,91
Cervecero	2010–2011	4	25,5	48,56	31,69	24,5	46	32,14
Cervecero	2010–2011	5	24	46,7	31,89	23,5	46,41	31,61
Cervecero	2010–2011	6	23,5	47,26	31,1	23,2	46,82	31,49
Cervecero	2010–2011	7	22,3	45,02	31,14	21,5	43,22	31,58
Cervecero	2010–2011	8	21,5	42,92	31,19	21,2	43,44	30,78
Sello	2011–2012	9	21,5	46,32	29,5	21	41,42	29,5
Sello	2011–2012	10	20,4	44,32	29,66	20,1	45,1	29,14
Sello	2011–2012	11	23,1	46	31,1	22,8	45,52	30,8
Sello	2011–2012	12	23,8	46	31,34	23,6	45,92	31,78
Sello	2011–2012	13	23,5	47,66	31,08	23,4	48,1	30,72
Sello	2011–2012	14	23,7	45,34	31,48	23,4	45,32	31,42
Sello	2011–2012	15	23,4	46,52	31,78	23,2	46,82	31,34
Sello	2011–2012	16	22,9	46,42	31,32	22,3	46,58	31,12
Sello	2011–2012	17	23,1	47,74	30,84	23	46,34	31,12
Sello	2011–2012	18	23,1	45,92	30,48	22,7	46,02	30,54
Sello	2011–2012	19	23,7	44,58	31,02	22,5	47,36	31,24
Sello	2011–2012	20	24,5	46,34	31,82	24,5	46,24	31,42
Sello	2011–2012	21	21,8	44,78	30,48	21,6	45,24	30,52

La duración del período de incubación fue de 21–22 días (n= 3; colonias monitoreadas desde el tiempo 0 y sin efecto de tormentas). Luego de la eclosión del primer huevo la pareja abandonó el nido (n= 15 nidos) durante los primeros 40 min. posteriores a la eclosión. En nidos en los que la eclosión ocurrió en las últimas horas de la tarde (n= 3 nidos), uno de los individuos continuó en el nido con el pichón recién nacido (en el lomo del adulto que estaba en el nido) durante períodos de tiempo más largos (> 5 hs), incluso durante toda la noche (~ 7 hs). En la mayoría de los casos observados, la pareja luego de abandonar el nido regresó (30–45 min) y permaneció incubando el segundo huevo por períodos variables de tiempo no mayores a 2 hs (n= 10 nidos). En los casos observados, esta segunda incubación se extendió hasta un máximo de tres días, por lapsos menores a una hora (n= 3 nidos). Si el segundo huevo no eclosionaba dentro

del/los período/s de espera (de segunda incubación), la pareja abandonba el nido definitivamente.

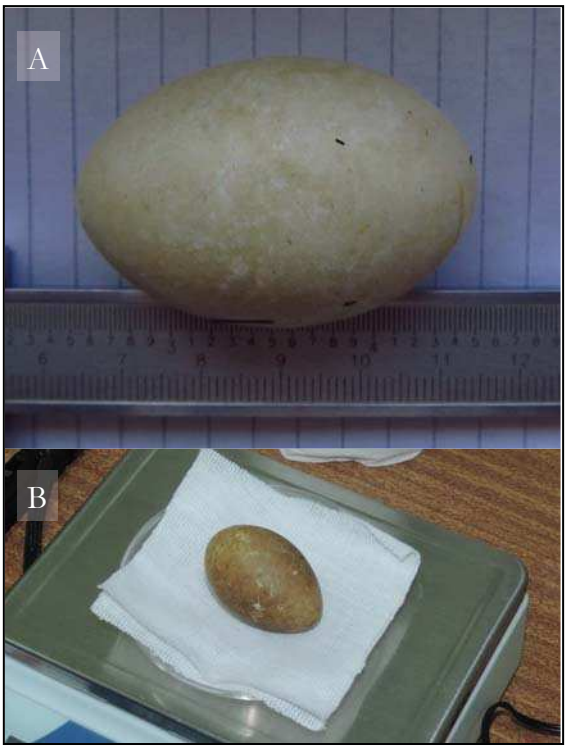

FIGURA 6. Huevos de Macá Tobiano. A) Huevo de 5 días (colonia en El Sello, MLBA); B) huevo de *c.* 19 días desde la postura (colonia en Rodríguez 9, Strobel).

Diez de las 378 parejas que concluyeron exitosamente el período de incubación (al menos un pichón nacido) criaron dos pichones, mientras que las restantes parejas criaron sólo un pichón, lo que representa una prevalencia cercana al 2,6% de crianza de dos pichones. En todos los casos observados las parejas que intentaron criar dos pichones simultáneamente fueron exitosas (10/10), lo que significa que ambos pichones alcanzaron al período de emancipación y abandonaron las lagunas en el momento de la migración.

Los resultados sobre el comportamiento de los pichones se basaron en 790 días de observación en colonias, por lo que la información presentada a continuación es descriptiva en base a un número elevado de observaciones (ver Capítulo 2.B). Desde que el pichón nació ambos padres se turnaron, mientras un padre lo alimentaba otro lo mantuvo sobre el lomo. En las

primeras semanas el pichón permaneció un tiempo mínimo en el agua, en general menor a los 30 segundos, para el intercambio del pichón entre los padres. Desde los primeros días de vida los padres entregaron plumas a los pichones, y si bien se observó que lo hacían de manera frecuente, no se logró estimar una tasa de entrega. Luego del día 12 los pichones comenzaron a permanecer en el agua por períodos de tiempo mayores (~ 10 min) y a partir del día 20–21 ya comenzaron a pasar gran parte del día nadando en superficie y a buscar su propio alimento aunque aún sin realizar buceos profundos (n= 30 juveniles). En dicha etapa fue cuando la alimentación comenzó a ser realizada por ambos padres en forma simultánea. A partir de ese período y aproximadamente luego del día 30 de vida los juveniles comenzaron a independizarse alejándose de los padres (n= 14 juveniles) y uno de los padres abandonó la alimentación mientras que el otro continuó alimentando al juvenil hasta poco antes del momento de la migración (n= 15 juveniles). En ese momento y hasta pasada la octava semana los juveniles comenzaron a bucear y probablemente a capturar parte del alimento necesario para subsistir, aunque siguieron dependiendo de la alimentación por parte de los padres. Luego de la octava semana algunos juveniles comenzaron a congregarse siendo la mayoría completamente independientes de sus padres, aunque aún se observaron juveniles pidiendo alimento a adultos que en algunos casos no eran sus progenitores (i.e. juveniles reclamaban alimento a adultos que se les aproximaban). Llegada esta etapa los juveniles realizaron despliegues como la "danza del pingüino" y "picotazos al cielo" (Huxley 1914, Erize 1983). Es también en este momento cuando algunos individuos (adultos y juveniles) comenzaron la migración. En lagunas monitoreadas durante todo el ciclo se observó que los adultos que quedaban en la laguna eran los que acompañan a pichones, por lo que la presencia de adultos fue el doble que la de juveniles (Figura 7).

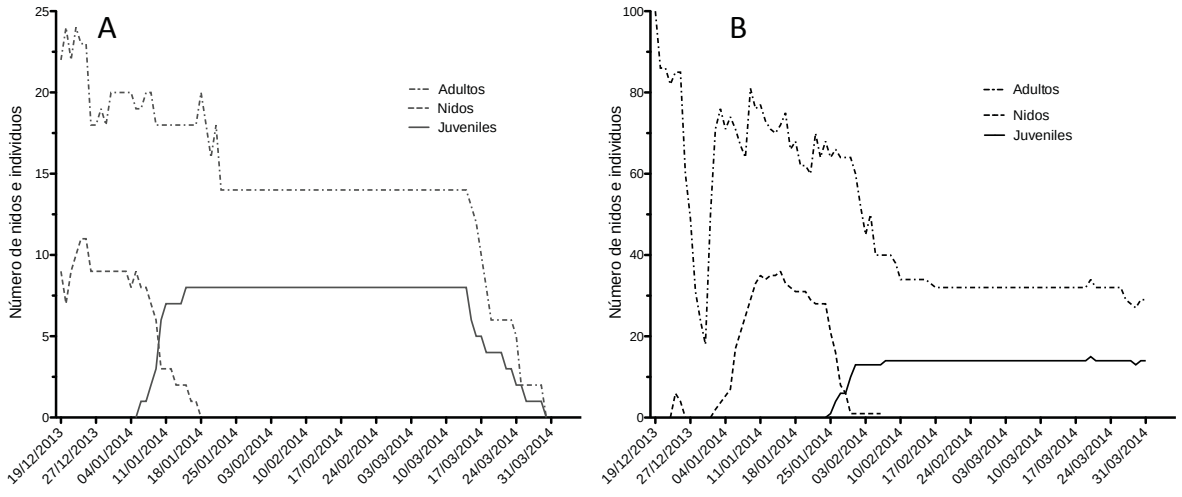

FIGURA 7. Secuencia temporal indicando número de adultos, de nidos y juveniles en dos colonias de Macá Tobiano (MLBA). A) Laguna El Cervecero; B) laguna Don Ferret.

Si bien en este estudio no se determinó el tiempo exacto en que los juveniles alcanzan la madurez sexual, ninguno de los juveniles (n= 8) y pichones (n= 2) recuperados luego de la depredación por Visón Americano, evidenciaban desarrollo de las gónadas. Sin embargo, un individuo que fue capturado como juvenil en la temporada 2013–2014 (El Cervecero, MLBA) fue observado nidificando en la misma laguna en la temporada 2014–2015. Este individuo, por comparación con la pareja (ver abajo, diferencias morfológicas sexuales), fue identificado como hembra. Esto indicaría que las hembras alcanzan madurez sexual y son capaces de reproducirse al año de vida.

Comportamiento de alimentación.– Todas las mediciones realizadas sobre esfuerzo de alimentación difirieron entre lagunas (Tabla 4). El tiempo total sumergido (%buceo) y la media de duración de cada buceo (duración) fueron mayores en la laguna C199 que en El Cervecero, mientras que la cantidad de veces que los adultos se sumergieron (#buceos) mostró una tendencia menor en la laguna C199 que en El Cervecero. Los resultados de las pruebas realizados muestran que las diferencias son significativas para tiempo medio de buceo (duración) (t= 20,63;

p< 0,001), aunque no así para la frecuencia de entregas (z= -1,83; p= 0,066). Sólo para El Cervecero se obtuvo información para la frecuencia de entregas por parte de los dos padres, por lo que no pudo compararse esta información (Tabla 4).

TABLA 4. Valores obtenidos para el comportamiento de buceo en las lagunas C199 (Siberia) y El Cervecero (MLBA). %buceo: porcentaje de tiempo sumergido; #buceo: cantidad de veces que se sumergen en 10 min; duración: tiempo promedio de la duración de cada buceo (seg.); #entrega (1 ind.): cantidad de presas entregadas al pichón cuando aún se encuentra en el lomo de uno de los padres; y #entregas (2 ind.): cuando ambos padres alimentan al pichón (sólo en El Cervecero).

C199	**Media**	**DE**	**n**
%buceo	54,1	13,0	25
#buceo	14,8	41,6	25
duración	22,1	56,7	25
#entregas (1 ind.)	1,59	0,3	16
Cervecero	**Media**	**DE**	**n**
%buceo	50,1	12,3	71
#buceo	21,4	88,2	71
duración	14,4	52,3	71
#entregas (1 ind.)	1,56	0,58	22
#entregas (2 ind.)	3,2	1,31	60

Muda, tamaño corporal y coloración.– La muda se estudió en 18 individuos muertos que fueron recuperados en marzo de 2011 en El Cervecero (MLBA) (ver Capítulo 3.C) y diez individuos muertos que fueron recuperados en marzo de 2013 en C199 (Siberia). La muda sólo se evaluó para las plumas de vuelo (remiges) (Figura 9). Sólo 2 de las 12 hembras recuperadas (16%) estaban mudando (en etapa final del proceso de muda, con remiges en un grado de desarrollo avanzado), mientras 9 de 16 machos (56%) estaban mudando (etapa temprana de muda). La prueba de probabilidad exacta de Fisher detectó diferencias significativas en la prevalencia de muda entre machos y hembras (p= 0,03).

FIGURA 8. Estados de muda de remiges en Macá Tobiano. A) hembra completamente mudada (plumas nuevas); B) macho con plumas en crecimiento. Individuos obtenidos en El Cervecero (MLBA) el 7 marzo de 2011.

La muda en los pichones y juveniles se dio gradualmente desde el nacimiento hasta el inicio de la migración, momento en el cual dejan las lagunas y llegan a los estuarios (y lagos interiores) aún con plumaje juvenil. Al nacer, el cuerpo de los pichones se encontraba cubierto por un plumón suave y no muy denso en general grisáceo, más claro en toda la porción ventral, con un patrón de líneas oscuras en dorso y cabeza (Figura 9A). A partir de la primera semana, y de forma gradual, la coloración se tornó uniforme y las líneas de la cabeza y dorso desaparecieron (Figura 9B). Cuando las plumas comenzaron a crecer, principalmente en alas, tanto cobertoras y plumas del vuelo (remiges), la coloración del cuerpo cambió a bicolor, con la porción ventral blanco grisácea, incluyendo cuello y garganta, y toda la porción dorsal, incluyendo lomo, parte posterior

del cuello y toda la cabeza, gris plomo oscuro, con algunos sectores como la cabeza con plumaje casi negro (Figura 9C). A partir de las cuatro semanas de vida, los juveniles comenzaron a perder el plumón y a tener el cuerpo emplumado. La principal diferencia en este plumaje fue la frente clara, del mismo color que las partes ventrales (Figura 9D). Desde ese momento se observó poco cambio hasta que adquirieron el plumaje definitivo del adulto, aunque sí se observó un cambio en las zonas desnudas del cuerpo. Hasta este momento la coloración del iris fue oscura (casi negruzco) mientras que en individuos de aproximadamente 5 meses de edad la coloración del iris fue rojizo oscuro y el peri-ocular claro, menos brillante que en adultos (Figura 10E). Entre junio y julio comenzaría la muda hasta alcanzar el plumaje definitivo (Figura 10F). En la temporada siguiente los individuos juveniles eran indistinguibles de los adultos de temporadas anteriores.

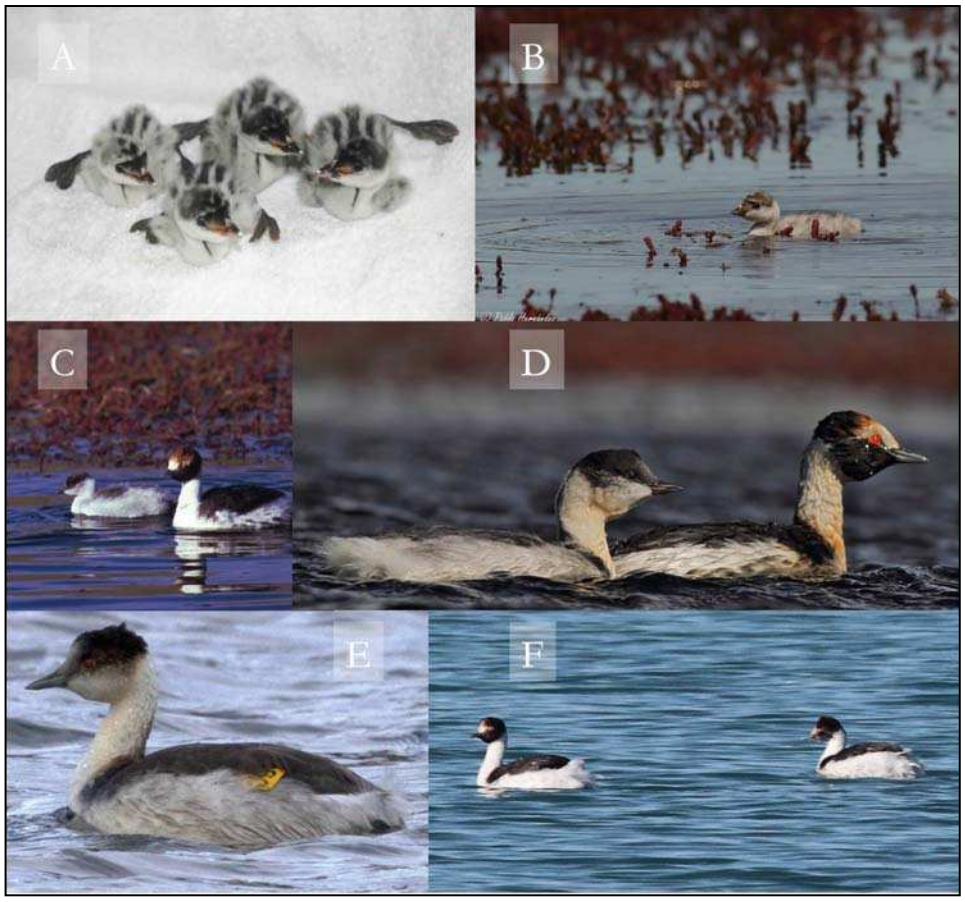

FIGURA 9. Proceso gradual de muda desde el nacimiento hasta el plumaje definitivo en Macá Tobiano. Tiempo del plumaje: A) 1–2 días (Foto: Proyecto Macá Tobiano); B) *c.* 10 días (Foto: P. Hernández); C) 20–30 días (junto a adulto) (Foto: M. Thibaud); D) 30–40 días (junto a adulto) (Foto: P. Hernández); E) *c.* 4 meses (Foto: S. Imberti); F) ~ 6 meses (Lago Cardiel el 28 de julio de 2013) (Foto: S. Imberti).

A partir de los individuos colectados en El Cervecero (MLBA) y C199 (Siberia) se detectaron diferencias morfométricas significativas entre sexos (Tabla 5). Los machos tuvieron un mayor largo de pico (culmen expuesto) que las hembras (w= 38,5; p< 0,007). Las diferencias del largo del tarso entre los sexos fueron marginalmente no significativa (w= 19; p= 0,06), aunque tanto la media, como las medidas mínimas y máximas fueron mayores en machos. La masa corporal de los machos también fue significativamente mayor que la de las hembras (w= 92,5; p= 0,0007). Además, se detectaron diferencias significativas en la masa corporal entre los individuos de las colonias de El Cervecero (colonia 1 y 3) (w= 232,5; p= 0,002) (Figura 10D; Tabla 5), y

entre los individuos de la colonia de El Cervecero (colonia 3) y C199 (colonia 2) (w= 130,5; p= 0,008) (Tabla 6). La temperatura superficial del lomo de tres individuos de sexo desconocido varió entre 36,3º C y 37,5º C.

TABLA 5. Datos de variables morfométricas de individuos provenientes de El Cervecero (MLBA) y C199 (Siberia) agrupados por sexo (H: hembras; M: machos).

	n	Media	DE	Mediana	Min.	Max.
Peso H	18	527,50	54,35	542,50	400	600
Peso M	26	571,78	142,83	610	625	780
Tarso H	8	47,15	1,11	47,36	45,10	48,60
Tarso M	10	48,80	1,77	48,77	46,34	51,42
Culmen H	12	18,95	2,08	19,02	16,28	23,00
Culmen M	16	21,01	1,62	21,27	17,10	23,68

TABLA 6. Diferencias en masa corporal entre sexos y colonias. Colonias: 1) El Cervecero (MLBA), 7/3/2011, 8 hembras y 10 machos, incubando; 2) C199 (Siberia), 17/3/2013, 4 hembras y 6 machos, con pichones ya desarrollados; 3) El Cervecero (MLBA), 5/3/2013, 6 hembras y 10 machos, con pichones ya desarrollados.

	Colonia	n	Media
Hembra	1	8	558,7
Hembra	2	4	521,2
Hembra	3	6	490
Macho	1	10	604
Macho	2	6	677,5
Macho	3	10	538

La coloración para las zonas estudiadas (pecho y vientre) fue igual para machos y hembras tanto en el brillo total como en la forma de la curva. El porcentaje de luz reflejada en la zona del UV (300-400 nm) fue baja (Figura 10; Tabla 7).

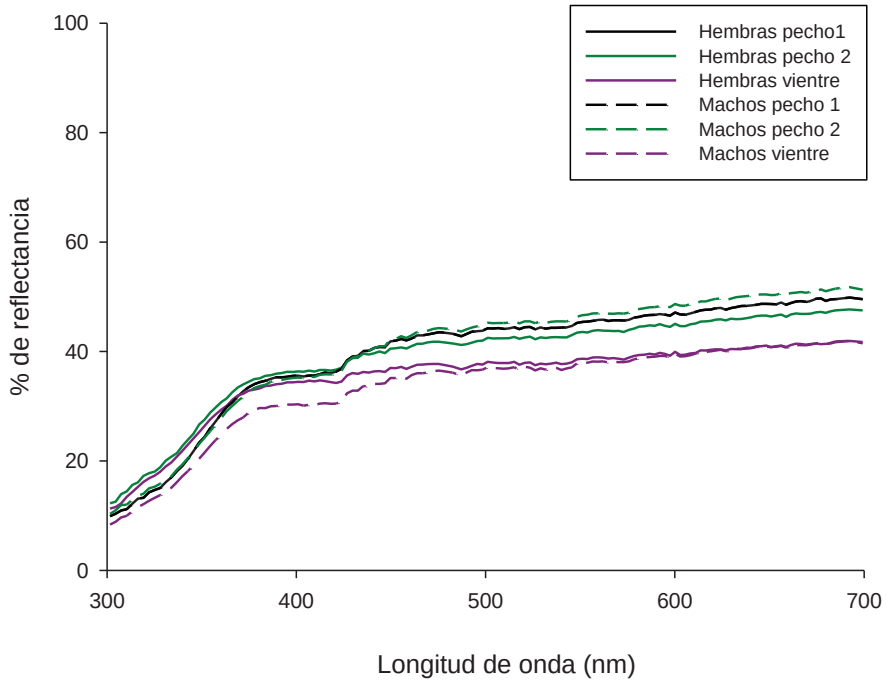

FIGURA 10. Curvas de reflectancia para las tres regiones: pecho superior (pecho 1), pecho inferior (pecho 2) y vientre. Valores promedios para machos (línea punteada) y hembras (línea continua).

TABLA 7. Valores de reflectancia obtenidos a partir de dos hembras y cuatro machos. Pecho 1: valor promedio de la parte superior del pecho; Pecho 2: valor promedio de la parte inferior del pecho; vientre: valor promedio para el centro de la región ventral.

	Hembras			Machos		
	Pecho 1	**Pecho 2**	**Vientre**	**Pecho 1**	**Pecho 2**	**Vientre**
Brillo	5948,655	5412,652	4887,513	5500,542	5305,790	4633,177
Croma UV	0,146960	0,164892	0,172089	0,147306	0,144393	0,151362
Croma Azul	0,240598	0,248898	0,25253	0,249994	0,243449	0,248952
Croma Verde	0,297194	0,287892	0,283416	0,295349	0,297321	0,292891
Croma Rojo	0,315248	0,298318	0,291964	0,30735	0,314837	0,306795

Discusión

Los trabajos publicados durante las décadas del 1980's y 1990's (Lange 1981, Storer 1982, Erize 1983, Fjeldså 1986, Beltrán *et al.* 1992), así como las revisiones posteriores (Llimona & del Hoyo 1992, Konter 2001, Fjeldså 2004), cubren varios aspectos del comportamiento y biología del Macá Tobiano. Este capítulo se enfocó en presentar información sobre aspectos aún desconocidos y en realizar una revisión de aquellos aspectos del comportamiento y características generales, principalmente de los que habían sido mencionados de forma anecdótica. Este es el primer estudio que brinda datos recolectados en toda la distribución del Macá Tobiano y para temporadas diferentes, por lo que se cumplió con el objetivo de obtener información representativa de la población global. Las muestras presentadas son relativamente pequeñas debido a la dificultad de desarrollar un trabajo de estas características en el área de distribución del Macá Tobiano, así como a la condición de tratarse de una especie con una población muy reducida (ver Capítulo 2.A).

Biología reproductiva.– El amplio rango temporal (noviembre a febrero) en las fechas de inicio de las colonias del Macá Tobiano es llamativo, más aún cuando se lo compara con otras especies de macaes de áreas templadas que tienen rangos de uno o dos meses (Glover 1953, Burger 1974, Konter 2005, Allen *et al.* 2008). El inicio de colonias durante el mes de noviembre amplía la fecha mencionada en la bibliografía, que mencionaba como primeros registros de nidificación principios (Beltrán *et al.* 1992) o mediados (Fjeldså 1986) de diciembre. Si bien existen reportes de colonias iniciadas en octubre (S. Imberti & M. McNamara com. pers.), en este estudio no se halló ninguna colonia en esa fecha. Fjeldså (1986) menciona que la nidificación está relacionada con la floración de la vinagrilla. Si bien la presencia de vinagrilla es la condición subyacente necesaria, el inicio de la colonia estuvo relacionado con el nivel de agua de la laguna (si se encuentra por debajo o encima de los niveles normales, según líneas de nivel de agua en paredones y costas y por comparación con fotos provistas por A. Serret, *in litt.*) y con la ubicación de la laguna (latitud

y altitud). La acumulación de nieve durante el invierno y la temperatura de los meses de primavera (que se ve afectada por la latitud y la altitud) condicionan la floración de la vinagrilla y esto a su vez determina la fecha del inicio de la colonia. La asociación entre el retraso (o adelanto) del período de nidificación y el clima fue mencionado para otros macaes, como por ejemplo, la demora en el descongelamiento del agua de las lagunas en *P. nigricollis* (Mc Allister 1958) y en *P. cristiatus* (Fjeldså 2004).

El largo período en que se iniciaron las colonias mas tempranas y las mas tardías, como otros aspectos de la biología del Macá Tobiano (O'Donnel & Fjeldså 1997), es probablemente una adaptación a la rigurosidad del clima. El fracaso de colonias tempranas estuvo asociado a la desecación de lagunas, lo que resultó en niveles de agua y densidad de vinagrilla incompatibles con un desarrollo normal de la colonia (ver Capítulo 2.B). Luego del fracaso de las colonias tempranas, los individuos abandonaron estas lagunas, por lo que probablemente muchos intentaron nidificar en lagunas del área con condiciones más adecuadas, especialmente en la densidad de vinagrilla. Sin embargo, la plasticidad en la fecha de inicio se observó en la reconstrucción de colonias destruidas por tormentas de viento, ya sea por destrucción total o parcial de las mismas, extendiéndose desde diciembre hasta fines de febrero.

El fenómeno de pérdida de nidos por tormentas ha sido mencionado para otras especies de macaes (Glover 1953, Allen *et al.* 2008) e incluso para el Macá Tobiano (Lange 1981, Fjeldså 1986). Este fenómeno es particularmente frecuente en aquellas lagunas grandes y con poca protección, como la C199 (Siberia) y El Sello (MLBA) (+ 50 ha), pero también ocurre en lagunas de menor tamaño, como El Cervecero (MLBA) y Rodríguez 9 (Strobel) (< 20 ha), principalmente durante los meses centrales del verano (enero) cuando las tormentas de viento son más intensas y el nivel del agua es más alto (ver Capítulo 2.B).

La reconstrucción de las colonias destruidas es rápida y se ha observado que comienza una semana después de la destrucción de la colonia (e.g. El Sello, MLBA), pero estas nuevas colonias se ubican siempre en diferentes sectores de la laguna y generalmente están compuestas por un

número diferente de parejas que la colonia previa (con las colonias detectadas no se pudo detectar un patrón). La selección de distintos sitios para la construcción de la nueva colonia se debe probablemente al deterioro que sufre la vinagrilla durante la construcción de la primer colonia. El tiempo de construcción depende tanto de las características de la laguna (protección contra el viento, superficie y cobertura de vinagrilla) así como de la posición de la colonia en la laguna. Las destrucciones parciales acentúan la falta de sincronía en la eclosión de los huevos. En general, los macaes no ponen un número determinado de huevos por temporada, por lo que la reconstrucción de la colonia y la re-puesta de huevos puede ser indefinida (hasta 50 huevos por temporada en *P. cristatus*; Fjeldså 1986). La construcción de plataformas accesorias forma parte del despliegue sexual y de la formación de la pareja, pero tal vez sea de importancia para evaluar la condición de la vinagrilla.

En relación a la cantidad de nidos construidos, febrero fue un mes importante debido a que en ese momento las colonias ocurrieron en lagunas grandes que habían sufrido destrucción previa por tormentas de viento. En cambio, las colonias comenzadas en noviembre son en general los primeros intentos reproductivos que suelen ocurrir en lagunas más pequeñas y por lo tanto no tienen un gran número de nidos.

Más allá de la variación del tamaño de las colonias entre lagunas en una misma temporada e incluso entre temporadas para una misma laguna, es importante destacar que la distribución de las colonias no fue aleatoria entre lagunas, ya que durante este estudio tres lagunas, El Sello (MLBA) con 287, El Cervecero (MLBA) con 209 y la laguna C199 (Siberia) con 203, concentraron el 70% del total de los intentos de nidificación. El tamaño variable de las colonias ya había sido mencionado por Fjeldså (1986) que reportó entre 5 y 75 nidos y Beltrán *et al.* (1992) que reportó hasta 130 nidos. Estos tamaños son consistentes con los detectados entre las temporadas 2010–2011 y 2014–2015.

El menor número observado de nidos en una laguna fue de un nido, en la meseta del Asador, aunque probablemente se debió al abandono de la laguna por parte de las demás parejas,

ya que este nido fue detectado en enero en una laguna con nivel de agua muy bajo. La colonia exitosa (hasta el momento de la eclosión) más pequeña detectada estuvo compuesta por tres nidos, en una laguna con solo tres parejas (laguna de Jara, MLBA).

El hecho de que casi la totalidad de los adultos presentes en la laguna inicien la nidificación (Figura 2) plantea el interrogante de los individuos "no reproductivos" mencionados por Fjeldså (1986). Si bien este autor menciona la presencia de grupos de macaes en lagunas sin condiciones para nidificación, es notable que en lagunas grandes, donde se concentran cientos de individuos, no fueron detectados individuos no-reproductivos. Considerando los números poblacionales actuales y la distribución de los individuos en las mesetas (ver Capítulo 2.A), es posible suponer que los grupos no-reproductivos mencionados por Fjeldså (1986) podrían corresponder a: A) individuos de primer año, sexualmente inmaduros; o B) individuos que no hallaron el sitio adecuado para nidificar. Si la primera hipótesis fuese verdadera, los datos presentados aquí indicarían que las poblaciones actuales de la mayoría de las mesetas carecen de individuos no reproductivos (de primer año), lo que significaría un mínimo reclutamiento o la ausencia total del mismo. Sin embargo, la observación de un evento reproductivo por parte de un individuo de un año de edad (individuo anillado en El Cervecero durante la temporada 2013–2014) no apoya esta hipótesis. En relación con la segunda hipótesis (ausencia de sitios adecuados para nidificar), Lange (1981) menciona que a mitad de enero, un grupo de individuos que se hallaban sin intentar nidificar en una laguna sin condiciones adecuadas, se desplazaron a una laguna cercana donde posteriormente nidificaron.

Si bien Fjeldså (1986) sugiere que el Macá Tobiano no nidificaría durante el primer año, nuestro único dato coincide con la observación de individuos de *Podilymbus podiceps* de aproximadamente 12 meses de edad reproduciéndose (MacVean 1990), aunque esos individuos provenían de cría en cautiverio. Por otra parte, una de las explicaciones propuestas por la que los individuos del primer año de *P. grisegena* no nidificarían, a pesar de estar fisiológicamente en condiciones, es la pérdida en la competencia por los sitios de nidificación (Fjeldså 2004). En la

actualidad no existiría esa competencia debido a la reducción poblacional sufrida por el Macá Tobiano en las últimas décadas (ver Capítulo 2.A), así como tampoco debido a la estrategia de formar colonias compactas, por lo que probablemente se beneficie sumando individuos a las colonias. La competencia por vinagrilla en sitios de nidificación no parecería ser una limitante debido a que las colonias más exitosas están asociadas a lagunas medianas (5–20 ha) donde los parches de vinagrilla ocupan al menos un 25% de su superficie, tamaño que excede ampliamente al tamaño máximo de las colonias (ver Capítulo 2.B).

La observación del contenido de los nidos (cantidad de huevos) no resultó sencilla en la mayoría de las colonias de Macá Tobiano y dependió mayormente de la posición de la colonia en la laguna, pero también de las características propias de la laguna, como tamaño, ubicación de la vinagrilla y presencia de sitios elevados cercanos. Si bien el Macá Tobiano es confiado y permite la manipulación de los nidos (obs. pers.), los estudios sobre las características de los huevos se hicieron sólo a partir de nidadas perdidas, lo cual fue frecuente debido a las tormentas de viento y a la depredación por Visón Americano (ver Capítulo 4.A).

Las medidas y descripción de los huevos coinciden con lo presentado por Lange (1981), pero difieren de Beltrán *et al.* (1992) que menciona la medida del eje menor 43,4 mm, casi 10 mm mayor a la de este estudio y al de Lange (1981). La coloración "azulada" descripta por Beltrán *et al.* (1992) tampoco coincide con lo aquí presentado, ni tampoco con Lange (1981). Sin embargo, Orbes & Ankney (1988) mencionan que el huevo de *Podilymbus podiceps* tiene una tonalidad azulada al ser puesto, pero que ésta se pierde rápidamente, por lo que considerando que los huevos que fueron estudiados tenían al menos cinco días, el color azulado pudo haberse perdido al momento en que fueron recolectados. Hasta el momento ningún autor había presentado información sobre el peso de los huevos de Macá Tobiano.

La diferencia de 1,7% en la masa de los huevos grandes y chicos de cada nido no es suficientemente grande como para considerar que haya una direccionalidad adaptativa en el tamaño de los huevos, así como tampoco se pudo evaluar la diferencias en las nidadas ya que se

desconocía el orden de puesta. El tamaño de los huevos de *P. podiceps* depende principalmente del tamaño de la hembra, pero también se describió que el primer huevo es un 8% mas pequeño que la media del peso de la puesta entera (Forbes & Ankney 1988), aunque estos autores no encuentran una explicación adaptativa a dicho fenómeno, ya que el nacimiento de los pichones es sincrónico. Se ha propuesto que aquellas especies en las que la reducción de nidada es común el último huevo sería más pequeño para favorecer esta reducción (Slagsvold *et al.* 1984). La reducción de nidada ha sido mencionada y estudiada en otras especies del género, como *P. grisegena.* Para esta especie se postula que la puesta de un huevo adicional sería una 'apuesta' que hace la pareja teniendo en cuenta las condiciones ambientales y las disponibilidad de alimento (Kloskowski 2003). La diferencia de tamaño de 1,7% puede deberse a variación natural en las puestas o a la pérdida de peso durante la incubación, cercana al 1% diario en huevos de Macá Tobiano de más de 10 días, como se calculó en huevos criados *ex situ* (n= 6 huevos) (ver Discusión General, Conclusiones & Recomendaciones de Manejo).

El tamaño normal de la nidada del Macá Tobiano es de dos huevos (Lange 1981, Storer 1982, Erize 1983), lo que representa una de las menores nidadas dentro del orden (Nuechterlein & Johnson 1981), siendo lo normal 2–3 huevos, aunque este número aumentaría en latitudes mayores, llegando a promedios tan elevados como 7,33 huevos en *Podilymbus podiceps* (Fjeldså 2004). Las puestas de dos huevos ocurrieron en el 98% de los nidos observados, por lo que la detección de dos nidos con tres huevos se trataría de algo excepcional y no contradice a la literatura previa. Una hipótesis para explicar las nidadas de tres huevos podría ser que algunos individuos tienen un potencial reproductivo mayor, similar al observado en otras especies (Fjeldså 2004). Otra hipótesis, sería que los casos de nidadas de tres huevos sean eventos de parasitismo intra-específico, como resultado de la alta densidad de nidos. El parasitismo inter-específico (por ejemplo por *Oxyura* spp.) fue descartado debido a que en estas nidadas no se observaron diferencias en tamaño, forma y coloración de los huevos. Las dos parejas de Macá Tobiano con nidadas de tres huevos criaron sólo un pichón. Por otra parte, en cinco de los nidos

de las diez parejas con dos pichones detectadas, poseían nidadas normales de dos huevos, por lo que probablemente no exista relación entre el mayor número de huevos en algunos nidos y el número de pichones criados.

El potencial reproductivo del Macá Tobiano ha sido mencionado como un extremo mínimo dentro del orden ya que "nunca crían dos pichones" (Fjeldså 2004). En la bibliografía existe un solo registro de una pareja con dos pichones, pero sin mayores detalles (Beltrán *et al.* 1992). Fjeldså (1986) menciona que las parejas de Macá Tobiano crían un pichón y que no podrían criar dos debido a la cantidad de alimento que entregan. Este autor también sugiere que a las seis semanas de nacido el pichón (cuando ambos padres se encuentran entregando alimento) la tasa de entrega es 4,6 presas/min durante el 90% de las horas de luz, por lo que sería limitante duplicar o dividir ese esfuerzo en dos pichones. La tasa de entrega mencionada por este autor se encuentra por encima de las 3,2 presas/min obtenidas durante el monitoreo de parejas en la laguna de El Cervecero, donde se observó crianza doble. Si bien la crianza doble es infrecuente, se la detectó en seis lagunas con características diferentes de cuatro mesetas (MLBA, Asador, Strobel y Siberia), por lo que parecería ser un fenómeno distribuido en toda la población, sugiriendo que no es extraordinario, aunque sí de baja incidencia. Es importante destacar que, contrariamente a lo supuesto por Fjeldså (1986), las parejas con nidada doble criaron exitosamente ambos pichones, al menos hasta el momento de la migración, y el crecimiento de esos pichones fue aparentemente similar al de los demás pichones de la misma laguna. En resumen, las crianzas dobles en Macá Tobiano parecerían ser un comportamiento natural pero de baja frecuencia. Las condiciones ambientales y/o comportamentales necesarias para que ocurran estas nidadas requieren de estudios adicionales.

Las colonias de Macá Tobiano son mucho más compactas que las de las demás especies de macaes (Glover 1953, Fjeldså 2004), concentrándose en áreas pequeñas de las lagunas, siempre asociados a parches grandes de vinagrilla. La distancia medida es similar a la que había sido mencionada previamente para Los Escarchados, Vizcachas, entre 0,5 m y 1,2 m (Lange 1981). En

P. occipitalis, la distancia en colonias de la región pampeana varia entre 1,8 m y 4,3 m dependiendo del tamaño de la colonia (Burger 1974). La estructura compacta de las colonias ha sido mencionada como una estrategia de protección contra el viento, debido a la ausencia de protección por vegetación (Fjeldså 19986), como ocurre en la mayoría de los ambientes donde nidifican otras especies de macaes. Los efectos de la densidad de vinagrilla, así como del tamaño de la colonia y de la presencia de Macá Plateado, se analizarán en el Capítulo 2.B.

El tiempo de maduración de los pichones y la atención que reciben por parte de los padres son más prolongados que en la mayoría de las especies. En *P. nigricollis* luego del día 20 los pichones ya no reciben atención por parte de los progenitores (Fjeldså 2004). Los pichones de Macá Tobiano son alimentados hasta después de la séptima semana de vida (> 45 días), lo que indica un desarrollo mucho más lento que en las otras especies. El proceso de cría es claramente más complejo ya que recién entre la cuarta y sexta semana la crianza el pichón puede quedar a cargo de sólo un adulto, aunque en muchos casos las parejas permanecen junto a su pichón hasta el momento de la migración. La división de la nidada es común en otras especies de macaes en la que los padres se separan y 'reparten' los pichones, lo que suele suceder apenas los pichones comienzan a permanecer en el agua más tiempo (Fjeldså 2004). En el caso del Macá Tobiano no detectamos división de nidada en los casos de nidada doble, ya que ambos padres se ocuparon de la alimentación de ambos pichones.

En las primeras semanas de vida los pichones no tienen un plumaje impermeable (Fjeldså 2004), por lo que el intercambio entre padres ocurre en un corto lapso de tiempo. Durante este intercambio el pichón defeca. Esto fue también observado en individuos en cautiverio, donde los pichones permanecían en el agua un tiempo equivalente al que permanecen en la naturaleza durante este traspaso (n= 5). Este fenómeno ocurriría por un reflejo generado por el movimiento de las patas al nadar (Gage & Duerr 2007).

Los despliegues "danza del pingüino" y "picotazos al cielo" (Huxley 1914, Storer 1982) realizados por los juveniles probablemente sean comportamientos de tipo social o tal vez de

práctica sexual, aunque más estudios comportamentales son necesarios para determinar la función del comportamiento en esta etapa.

Comportamiento de alimentación.– Los estudios de comportamiento de alimentación indican que los patrones de alimentación varían entre lagunas y entre momentos del ciclo reproductivo. La principal diferencia con lo reportado en estudios previos fue la menor tasa de entrega de alimento cuando ambos padres aportaban comida ya que G. Nuechterlein (en Fjeldså 1986) menciona una tasa de 4,6 presas/min mientras que las observaciones realizadas en El Cervecero dieron 3,2 presas/min, aunque este autor no menciona la cantidad de parejas analizadas para realizar ese cálculo. Esto último podría explicar las diferencias ya que la variación observada en esta tesis fue de entre 0,3 y 7,6 presas/min. Probablemente esta variación dependa de la clase y disponibilidad de presas en la laguna.

Un resultado interesante fue la diferencia del comportamiento de alimentación entre El Cervecero (MLBA) y la laguna C199 (Siberia). En la laguna C199 los individuos realizaron en promedio un menor número de inmersiones por minuto pero éstas fueron de mayor duración que en El Cervecero. Existen varias explicaciones posibles, siendo tal vez una consecuencia de los diferentes tipos de alimentos disponibles en esas lagunas y de las características intrínsecas de las lagunas (e.g. densidad de vinagrilla, profundidad). En El Cervecero no se observan anfípodos y hay grandes densidades de caracoles, contrario a lo que ocurre en la C199 (J. Lancelotti y I. Roesler inf. inéd.). Dado que la frecuencia de entrega de alimento es la misma, la cantidad de buceos exitosos en el Cervecero parecería ser menor, aunque esto último no se analizó estadísticamente. Los buceos más largos en la C199 probablemente se deban a que los anfípodos, aunque son muy abundantes, son más activos que los caracoles, por lo que su captura puede requerir de mayor tiempo. Se ha mencionado que el Macá Tobiano es capaz de eliminar casi por completo las poblaciones de caracoles adultos (Fjeldså 1986), lo que puede haber ocurrido en El Cervecero ya que es una de las lagunas con la densidad más alta. Por lo tanto, el mayor número

de buceos podría indicar un éxito de captura de presas menor (coincidente con el menor número de entregas). Son necesarios estudios más profundos para determinar el origen de las diferencias.

Algunos aspectos importantes a estudiar en el futuro sobre el comportamiento de alimentación del Macá Tobiano son el éxito de captura tanto en individuos adultos solitarios como en parejas con pichones o juveniles, así como también evaluar los cambios en el éxito de captura asociados a la disponibilidad de presas a lo largo de toda la temporada reproductiva. También los cambios en la tasa de entrega en las diferentes etapas del desarrollo de los pichones. Además, sería importante conocer la variación en la tasa de entrega en parejas con uno y dos pichones.

Muda, tamaño corporal y coloración.– Los macaes tienen un patrón de muda de las plumas de contorno continuo a lo largo del año, es decir, la muda no cesa en ningún momento (Fjeldså 2004). Esto se ha explicado como una adaptación a la necesidad de mantener el plumaje en condiciones para que sea impermeable. También, hay sectores del cuerpo donde la muda es aún más constante, como en los flancos, ya que estas plumas son utilizadas en la formación de egagrópilas (y para otras funciones digestivas). En la mayoría de los macaes, con excepción de varias especies del Hemisferio Sur, existe un plumaje brillante durante el verano (reproductivo) y otro opaco durante el invierto (reposo sexual). Estos plumajes diferentes se obtienen mediante muda gradual del cuello y cabeza (Fjeldså 2004). En aquellas especies que tienen un plumaje constante a lo largo del año, durante el invierno suelen ser algo más opacos, como es el caso de *P. occipitalis* (Fjeldså 2004).

El Macá Tobiano se diferencia de la mayoría de las especies del orden (y sobre todo a los demás *Podiceps* spp.), debido a que el plumaje a lo largo del año es constante. Como los demás macaes, tiene una muda sincrónica de las plumas de vuelo, tanto remiges como cobertoras (Fjeldså 2004). Muchas especies se desplazan a sitios especiales incluso realizando "migración de muda", para permanecer en sitios estables donde tienen fuentes de alimentos predecibles y no

hay amenazas potenciales (Fjeldså 2004), en general durante el período post-reproductivo (Storer & Jehl 1985, Piersma & Van Eerden 1988, Stout & Cooke 2003). Se ha sugerido que probablemente el Macá Tobiano tendría un tipo de muda semejante (J. Fjeldså *in* R. W. Storer & Jehl 1985).

Los individuos estudiados de Macá Tobiano presentaron diferencias sexuales en el patrón de muda. Los resultados indican que las hembras mudan más temprano en la temporada que los machos. Solo en *P. cristatus* se ha mencionado que machos y hembras tienen picos de muda diferentes aunque superponen ampliamente en la temporalidad (Piersma & Van Eerden 1988). Las observaciones realizadas en individuos vivos de Macá Tobiano indican que el período de muda de plumas de vuelo (remiges) comenzaría durante el mes de febrero, y probablemente a finales de enero en las hembras. Es difícil explicar la función de esta diferencia en la temporalidad entre machos y hembras. Un tema a estudiar a futuro es la existencia de diferencias sexuales en los comportamientos de incubación y cuidado de pichones, que podrían explicar las diferencias sexuales en los patrones de muda observados. Stout & Cooke (2003) mencionan algunas hipótesis para explicar la migración de muda en los macaes (i.e. migración a sitios estables para realizar el proceso de muda), entre las que se destacan evitar la competencia por alimento con los pichones no voladores (la muda implica un costo energético adicional para el adulto) o la necesidad de mantener las plumas crecidas y en condiciones durante el cuidado de los pichones en el lomo de los adultos. Sin embargo, estas hipótesis no son consistentes con lo observado para el Macá Tobiano, ya que la muda se encuentra sincronizada con la nidificación, principalmente con el período de pichones. La calidad de los lagos donde reproduce, así como la disponibilidad de alimento, parece ser tan alta que probablemente no sea necesario evitar la competencia por alimento con los juveniles, más allá de la posible erradicación total del alimento mencionada por Fjeldså (1986). También es importante mencionar que los lagos interiores son lo suficientemente grandes como para evitar a los depredadores terrestres nativos y a que allí no hay depredadores acuáticos (a excepción del invasor Visón Americano, de reciente aparición). Un factor importante

es que la muda es pre-migratoria, lo que los condiciona a estar aptos para desplazarse a partir de las últimas semanas de marzo o principios de abril, momento en que las lagunas comienzan a congelarse.

El plumaje del pichón recién nacido ya fue descripto (Nuechterlein & Johnson 1981, Fjeldså 2004). Estas descripciones lo mencionan como similar al resto de los pichones del grupo, aunque de un color más uniforme y con la diferencia importante de carecer del parche desnudo en la corona. Fjeldså (2004) describe que el patrón de líneas de los pichones desaparece rápidamente. Esto coincide con lo observado en pichones de dos semanas donde la coloración es uniforme y comienza a oscurecerse gradualmente hasta alcanzar el plumaje juvenil. La muda directa al plumaje definitivo necesita ser estudiada en profundidad, sin embargo, la información hace suponer que ocurre durante los meses centrales del invierno (junio–julio). Fjeldså (2004) menciona que los individuos del segundo año (nacidos la temporada anterior) tendrían algunas plumas claras en el capuchón negro de la cabeza. Este patrón no pudo observarse en el individuo anillado detectado nidificando en el primer año de vida. Mediante los estudios de coloración realizados con espectrofotometría no se hallaron diferencias en la coloración entre machos y hembras, aunque no se pudo realizar medidas en la zona de la corona, debido al estado en que se encontraban los individuos. Probablemente la zona de la corona sea un sector del cuerpo de importancia en este aspecto, debido a su coloración y a las características del despliegue sexual (ver Storer 1982). De cualquier manera, no se han descripto diferencias sexuales en la coloración entre machos y hembras en otras especies del grupo (Fjeldså 2004), si bien estos estudios no utilizaron la técnica de espectrofotometría de reflectancia.

Las diferencias de tamaño entre machos y hembras ya habían sido mencionadas previamente (Straneck & Johnson 1984). Este estudio confirma el dimorfismo sexual en masa corporal y en el largo del culmen expuesto, lo que permite la identificación de los sexos de forma comparativa a campo con un grado de certeza confiable. Es interesante mencionar las diferencias detectadas en el peso de los individuos provenientes de diferentes colonias estudiadas. Los

individuos de la primer colonia de la laguna El Cervecero, que se encontraban en el período de incubación, eran significativamente más pesados que individuos de esa misma laguna que se encontraban en la cuarta semana de crianza de pichones, ambos pesados en el mes de marzo. La diferencia sugiere una pérdida de masa corporal cercana al 12%, tanto en machos como en hembras, posiblemente ocasionada por el desgaste durante la cría de los pichones. Lo llamativo es que los individuos de la colonia de la laguna C199 que se encontraba en etapa de pichones (similar a la segunda colonia del Cervecero) tenían un peso igual al de los individuos en etapa de nido del Cervecero. Una explicación posible para esto último es la diferencia en el tipo de alimento disponible en cada laguna, siendo la C199 una laguna rica en anfípodos (J. Lancelotti & I. Roesler inf. ined.). De cualquier manera, estos resultados son parciales debido al origen de los individuos, tanto en localidades como en años diferentes, lo que podría influenciar en el estado físico de estos.

Los resultados obtenidos durante el estudio de la historia natural del Macá Tobiano muestran que esta especie es diferente en muchos aspectos a la mayoría de las especies del orden (ver Fjeldså 2004). Las estrategias reproductivas con colonias concentradas en espacios reducidos y una baja tasa reproductiva anual por pareja que comienza la nidificación, así como la crianza de un solo pichón en más del 98% de los casos, hacen del Macá Tobiano una especie extremadamente sensible a factores externos que pongan en riesgo la supervivencia de los individuos adultos reproductores. Las condiciones de las lagunas son fundamentales para permitir un desarrollo del ciclo reproductivo completo, principalmente en relación a la necesidad de una gran disponibilidad de alimento durante la crianza de los pichones, momento en el cual los adultos mudan y por lo tanto pierden la capacidad de dispersarse a otras lagunas. Gran parte de los resultados sobre la historia natural del Macá Tobiano presentados en el presente capítulo muestran que si bien el Macá Tobiano estaría adaptado al ambiente extremo de la Patagonia austral, como menciona Fjeldså (1984), estas características pueden condicionar su supervivencia si se presentan cambios ambientales y factores de amenazas novedosos en períodos de tiempo lo

suficientemente cortos provocando reducciones poblacionales rápidas ya que su capacidad de recuperación poblacional sería baja debido a la baja tasa reproductiva natural.

Capítulo 2.

ESTADO ACTUAL DEL MACÁ TOBIANO (*PODICEPS GALLARDOI*): TAMAÑO POBLACIONAL & FACTORES QUE AFECTAN EL ÉXITO REPRODUCTIVO.

La visión de la ecología tradicional, que considera que las poblaciones crecen en forma denso-dependiente, llevó a pensar que los individuos de una población pequeña se encuentran en mejores condiciones, ya que la menor competencia intraespecífica implica una mayor disponibilidad de recursos alimenticios, menor competencia por territorios y mayor probabilidad de reproducirse debido, entre otros factores, a la poca competencia por el territorio (Sutherland 2000). Sin embargo, esto no siempre es así ya que en algunas especies se observa el denominado 'efecto Allee demográfico', es decir una relación positiva entre el *fitness* (normalmente expresado como la tasa de crecimiento poblacional per capita) y la densidad de la población. En estas especies, por debajo de un determinado tamaño poblacional, denominado umbral Allee, la tasa de crecimiento poblacional per capita pasa a ser negativa (Stephens et al. 1999, Courchamp et al. 2008).

En general, el tamaño poblacional es un indicador directo del riesgo de extinción de una especie o población, por lo que el valor de la población mínima viable (i.e. el tamaño mínimo posible al cual una población natural puede existir sin extinguirse como consecuencia de desastres naturales o estocasticidad demográfica, ambiental o genética) debe ser calculado para cada especie de manera independiente. Para ello es fundamental conocer las variaciones en el mediano y largo plazo y no reducir la información a estudios puntuales que pueden ocultar variaciones temporales en los números poblacionales (Reed *et al.* 2003). Uno de los criterios de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) al momento de asignar la categoría de amenaza de

una determinada especie son los valores o estimaciones confiables de las tendencias poblacionales (UICN 2015).

La tasa de crecimiento poblacional es el criterio que mejor permite evaluar si una especie prospera (tasa de crecimiento positiva) o está en disminución (tasa de crecimiento negativa). Por lo tanto, los estudios sobre aspectos reproductivos, así como de los factores que afectan la reproducción, son importantes para el manejo y la conservación de las especies (Holt *et al.* 2003). Además, estudiar el éxito reproductivo ha sido propuesto como una de las estrategias para poder monitorear las tendencias poblacionales, las amenazas e incluso las condiciones del hábitat que utiliza una especie o población (Elzinga *et al.* 2001).

Además del Macá Tobiano, otras cuatro especies del orden Podicipediformes han sufrido una drástica reducción en el tamaño de sus poblaciones, a tal punto que tres de estas especies, *Tachybaptus rufolabatus*, *Podilymbus gigas* y *Podiceps andinus,* han sido declaradas extintas, y la cuarta, *P. taczanowskii*, se encuentra categorizada como en peligro crítico (CR) (BirdLife International 2016a). Con excepción de *T. rufolabatus*, del lago Alaotra en Madagascar*,* especie para la que no se cuenta con datos precisos del tamaño de sus poblaciones en el pasado, las otras tres eran frecuentes en sus áreas de distribución, e incluso, dos de ellas, *P. taczanowskii* y *P. andinus*, fueron mencionadas como abundantes (BirdLife International 2016a). Las extinciones de *P. andinus* y *Podilymbus gigas* fueron precedidas por numerosos cambios ambientales que generaron reducciones drásticas de la población en pocos años, y que a su vez se asociaron a una disminución en el éxito reproductivo (LaBastille 1983, BirdLife International 2016a).

En el caso del Macá Tobiano, la baja tasa reproductiva, al igual que el pequeño tamaño poblacional estimado durante la década de 1980's, fueron interpretados como factores de riesgo para una especie naturalmente rara (Erize 1983, Fjeldså 1984). Esta idea fue revisada cuando se estimó que la población total era de 3000–5000 individuos, por lo que se propuso que la baja tasa reproductiva respondía más a la historia natural de la especie que a problemas de conservación (O'Donnel & Fjeldå 1997).

El presente capítulo tiene dos objetivos generales para evaluar el estado de las poblaciones actuales del Macá Tobiano:

1- Determinar el cambio del tamaño poblacional del Macá Tobiano realizando una comparación entre el número de individuos avistados durante los censos realizados por la Fundación Vida Silvestre Argentina (FVSA) en la década del 1980's y los realizados en este estudio (2009–2015).

2- Estudiar el efecto de factores abióticos y bióticos que pueden afectar negativamente el éxito reproductivo del Macá Tobiano en las lagunas que actualmente utiliza en las mesetas de altura del oeste de Santa Cruz.

Capítulo 2.A.– Estado poblacional del Macá Tobiano (*Podiceps gallardoi*)

Cuando el Macá Tobiano fue descubierto en la laguna de Los Escarchados, meseta de Las Vizcachas, provincia de Santa Cruz, la población conocida era de 50 individuos, incluyendo la hembra colectada el 27 de abril de 1974 (Rumboll 1974). Poco después, y debido a una prospección de lagunas cercanas dentro de la meseta de Las Vizcachas, se estimó la población en 150 individuos adultos (Lange 1981, Storer 1982, Erize 1983). Basados en el rango distribucional pequeño y el nulo éxito reproductivo durante los primeros años de estudio, la especie fue categorizada como globalmente amenazada[2] (Beltrán *et al.* 1992, BirdLife International 2016b). El proceso de conocimiento de la población global y, principalmente, de la distribución del Macá Tobiano, fue gradual. A finales de la década de 1970's R. Storer y M. Rumboll (Storer 1982) sobrevolaron la región y llegaron hasta la meseta del Lago Viedma, así como también prospectaron en auto otras áreas potenciales de distribución, incluyendo sectores al oeste de El

[2] *Las actuales categorías de amenaza de la UICN (CR, EN, VU) fueron adaptadas luego del trabajo de Mace & Lande (1991).*

Calafate, como Punta Banderas, y hacia el este, hasta Río Gallegos. Casi simultáneamente a estas prospecciones, se descubrieron poblaciones en lagunas cercanas a Los Escarchados, como Nevada, Blanquillo y Escondida, gracias a prospecciones realizadas a pie (Lange 1981, Erize 1983). En el año 1982 A. Johnson y M. Dunn (Fjeldså 1986) detectaron los primeros individuos fuera de Vizcachas, en la meseta del Lago Viedma, que Storer (1982) había identificado como potencialmente interesante. El año siguiente J. Fjeldså junto a E. y P. Bremmer descubren lo que consideraron el 'centro' de la distribución del Macá Tobiano en la meseta del Lago Strobel (Fjeldså 1986). Estas prospecciones desde finales de la década de 1970's y principalmente en la del 1980's fueron lideradas por la Fundación Vida Silvestre Argentina (FVSA). Estas campañas extensivas dilucidaron la distribución, que incluía todas las mesetas de altura al oeste de la RN 40, en la provincia de Santa Cruz (Beltrán *et al.* 1992, Johnson 1997). También ayudaron a conocer la población global, que fue estimada en 3000–5000 individuos adultos (Fjeldså 1986, Beltrán *et al.* 1992). A partir de esta información, la especie fue categorizada en 1994 como en bajo riesgo/casi amenazada a nivel global (BirdLife International 2016b). Es llamativo que si bien Fjeldså (1986) estimó la población en "5000 o más individuos", aun desconociendo la presencia en mesetas más al norte que el Strobel, Beltrán *et al.* (1992) mantuvieron ese número como el máximo poblacional.

La estrategia reproductiva del Macá Tobiano de nidificación en colonias implica que la población se concentre en pocos lagos y lagunas (Beltrán *et al.* 1992, Johnson 1997), lo que facilita la realización de censos poblacionales absolutos, sólo limitados por las condiciones de acceso a las lagunas. Es importante destacar que los conteos realizados en la década de 1980's, luego de conocerse la situación poblacional, tenían como objetivo principal conocer el área ocupada por el Macá Tobiano y no el tamaño poblacional total, ya que se asumía que las poblaciones eran grandes (Beltrán *et al.* 1992, Johnson 1997). A pesar de ello, la información colectada en ese período fue utilizada para realizar todas las estimaciones poblacionales repetidas en la bibliografía (O'Donnel & Fjeldså 1997, Konter 2001, Fjeldså 2004, BirdLife International

2016b).

El objetivo de la sección 2.A es estudiar las tendencias poblacionales recientes del Macá Tobiano mediante una comparación entre el número de individuos avistados durante los censos realizados por la Fundación Vida Silvestre Argentina (FVSA) en la década del 1980's y los realizados en este estudio (2010–2015).

Métodos

Muestreos poblacionales.– Los muestreos fueron realizados en todas las mesetas consideradas importantes para la reproducción del Macá Tobiano (ver Área de Estudio & Metodología General). Desde la temporada 2008–2009 hasta la temporada 2014–2015 se monitorearon *c.* 450 lagos y lagunas (Anexo 1). En la primera temporada (2008–2009) el muestreo fue exploratorio e incluyó las 58 lagunas identificadas como las más importantes en la década de 1980' (Beltrán *et al.* 1992). Los muestreos realizados posteriormente (temporadas 2009–2010 hasta 2014–2015) incluyeron 171, 181, 183, 290, 62 y 80 lagos y lagunas, respectivamente.

La metodología utilizada en la temporada 2009–2010 consistió en visitar las lagunas con presencia de Macá Tobiano durante las campañas de FVSA (Johnson 1997). En esta campaña se monitorearon otras lagunas de manera ocasional, i.e. lagunas que se hallaban en los alrededores o camino a las de interés. Durante las campañas subsiguientes se exploraron otras áreas potencialmente aptas para la reproducción del Macá Tobiano en base a la caracterización de lagunas realizada por Lancelotti (2009) y la experiencia adquirida en la campaña 2009–2010. La detección de sitios potencialmente importantes se realizó mediante el análisis de imágenes satelitales obtenidas de *Google Earth*®. En los censos sucesivos se adicionaron lagunas de importancia para el Macá Tobiano, es decir con al menos un individuo o con características adecuadas para su presencia, previamente no detectadas así como también se fueron eliminando de los monitoreos lagunas sin presencia de macaes o con características que no permitían suponer

la presencia de individuos (e.g. lagunas turbias y someras con poca densidad de aves acuáticas).

En cada laguna visitada se contó la totalidad de los individuos de Macá Tobiano. Se consideró como el número mínimo de individuos presentes en la laguna el conteo con mayor número de individuos (i.e. no se promediaron los conteos debido a que es más factible subestimar individuos, debido al comportamiento de alimentación por buceos, pero poco frecuente sobreestimar abundancias, debido a las bajas posibilidades de confusión con otras especies). Cuando las condiciones climáticas no fueron optimas (e.g. viento intenso –≥ 40 km/h–, nevadas, llovizna, tierra en suspensión) la cantidad de conteos en cada laguna se duplicó, con el fin de obtener un conteo confiable. Los conteos fueron realizados mediante un protocolo estandarizado (ver Área de Estudio & Metodología General).

Todos los cuerpos de agua monitoreados en una misma meseta se censaron en períodos cortos de tiempo (1–3 días por meseta), con el fin de minimizar el doble conteo de individuos que pudieran desplazarse entre los cuerpos de agua de la meseta. Solo se consideró para los conteos poblacionales los censos realizados durante los meses de enero y febrero, ya que en ese momento es cuando la especie realiza la menor cantidad de movimientos (ver Capítulo 3.B). Los conteos realizados a principios de la temporada reproductiva (mediados de octubre a mediados de diciembre) no fueron incluidos en el análisis ya que en dicho período los macaes tienden a realizar movimientos frecuentes y concentrarse en pocas lagunas, para luego desplazarse a sitios en los que se forman las colonias reproductivas (ver Capítulo 3.B).

Comparación con la situación en el pasado.– Desde 1978 hasta 1987 la Fundación Vida Silvestre Argentina realizó 9 monitoreos anuales regulares de las poblaciones del Macá Tobiano en la provincia de Santa Cruz (Johnson 1997). Durante ese período se visitaron 470 lagunas ubicadas en las principales mesetas del oeste de la provincia y se detectó la presencia de Macá Tobiano en 113 lagos y lagunas (Johnson 1997). El muestreo más abarcativo fue realizado en la temporada 1984–1985, cuando se visitaron 90 de esos 113 lagos durante los meses centrales del

verano. Estos 90 lagos y lagunas se encuentran en las mestas MLBA (21), Asador (13), Strobel (34), Moro (2), Siberia (15), Viedma (2), Vizcachas (2) y una laguna fuera de las mesetas localizada en el PN Perito Moreno (El Roble). En esa oportunidad, en 78 de las 90 lagunas se detectó la presencia de al menos un individuo de Macá Tobiano. Con el fin de realizar una comparación de los números poblacionales se utilizó la temporada de muestreo realizada en 2010–2011, ya que tuvo una superposición de 58 lagos y lagunas con respecto a las 78 con ocupación en la temporada 1984–1985.

Resultados

Población actual del Macá Tobiano.– Entre las temporadas 2009–2010 y 2014–2015 fueron visitados *c.* 450 cuerpos de agua (Anexo 1). En las temporadas iniciales se monitorearon las lagunas de las mesetas de forma extensiva, detectándose numerosas lagunas secas (37 en 2009–2010 y 39 en 2010–2011). Por este motivo, a partir de la temporada 2011–2012 no se incluyeron en los monitoreos las lagunas que habían tenido presencia de Macá Tobiano en la década de 1980's pero que en la actualidad estaban secas. Ninguna de las lagunas que albergaba grandes números de macaes en la década de 1980's estuvo seca durante las campañas actuales, pero muchas tuvieron niveles de agua por debajo del nivel normal (según líneas de nivel de agua en paredones y costas; comparación con fotos provistas por A. Serret, *in litt.*). Los resultados de los números de individuos de Macá Tobiano por temporada y por meseta se muestran en la Tabla 1.

TABLA 1. Cantidad de lagunas muestreadas por temporada, número de lagunas secas, número de lagunas con presencia y cantidad total de individuos adultos de Macá Tobiano en todas las campañas realizadas, en el área de distribución de la especie.

	Lagunas visitadas	Lagunas secas	Lagunas con presencia	Adultos
2008–2009	58	20	9	165
2009–2010	171	44	21	653
2010–2011	181	55	14	535
2011–2012	183	11	29	714
2012–2013	290	20	30	691
2013–2014	62	-	18	634
2014–2015	c.80	-	18	771

La máxima variación en el número de individuos de Macá Tobiano por laguna se observó en la temporada 2010–2011 (rango= 1–276 individuos). En todas las temporadas la meseta que mayor número de individuos albergó fue MLBA, que mantuvo *c.* 60% del total de los individuos de la especie en todas las temporadas. Los 10 lagos más importantes monitoreados entre 2009–2010 y 2013–2014 albergaron a lo largo de todas las temporadas entre el 62% (409 individuos) y el 98% (526 individuos) de los individuos adultos avistados (Figura 1).

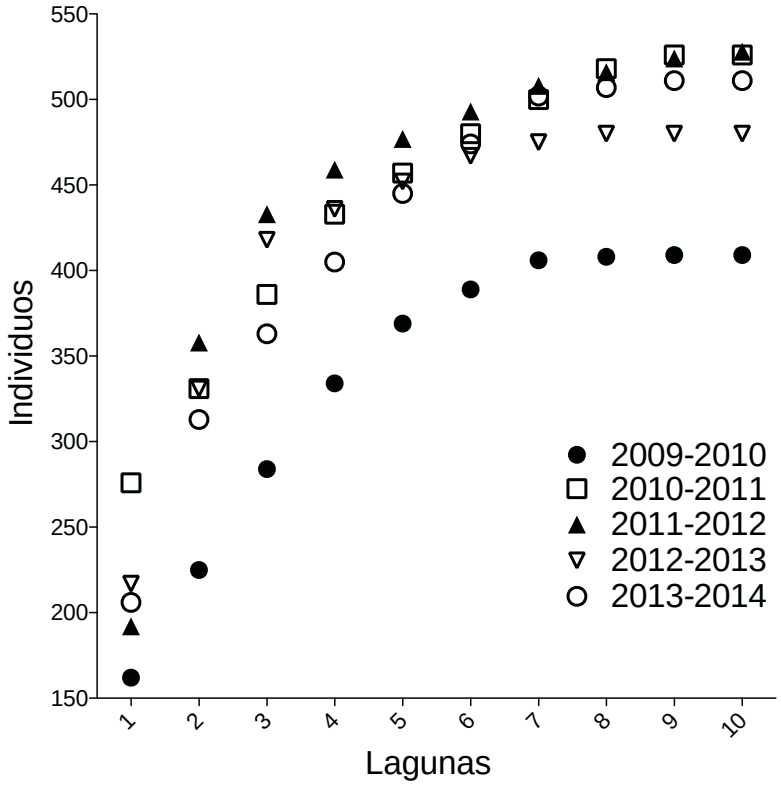

FIGURA 2. Cantidad acumulada de adultos de Macá Tobiano en las 10 lagunas con mayor número de individuos durante las temporadas 2009–2010 a 2013–2014. Las lagunas están ordenadas en orden decreciente de individuos.

Tendencias poblacionales: situación pasada y presente.– Durante la temporada 1984–1985 la FVSA monitoreó 90 de las 113 lagunas en las que ha sido reportada la presencia de Macá Tobiano. En esa temporada se contabilizaron 2691 individuos en 78 de esas lagunas. Cincuenta y ocho de esas lagunas albergaron 2352 individuos, lo que correspondía al 87% de los individuos adultos censados. En la temporada 2010–2011 se visitaron nuevamente esas 58 lagunas registrándose la presencia de tan solo 471 individuos en 9 lagunas, lo que representa una reducción del 80% de la población de Macá Tobiano (Figura 3). Estos 471 individuos correspondieron al 88% de los adultos censados durante la temporada 2010–2011.

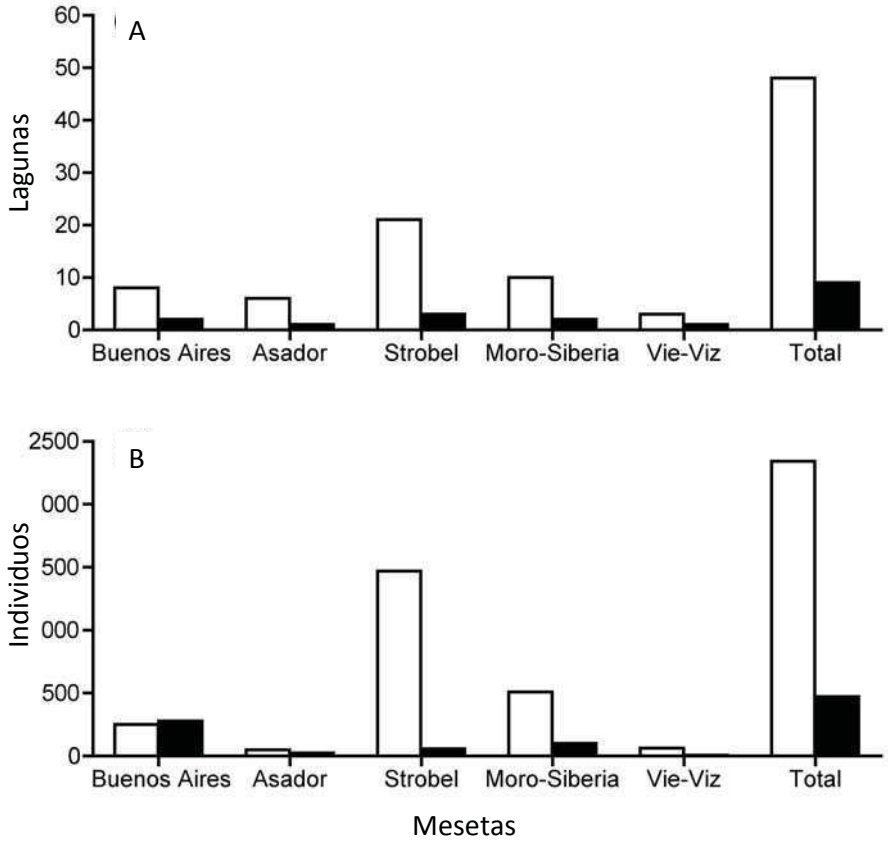

FIGURA 3. A) Cantidad de lagos con presencia de Macá Tobiano y B) número de adultos de Macá Tobiano en las mesetas: 1984–1985 (barras blancas) y 2010–2011 (barras negras). Debido a los pequeños números y a la cercanía entre ellas las mesetas "Moro" y "Siberia", y "Viedma" y "Vizcachas" fueron agrupadas (Vie-Viz).

A nivel meseta, la máxima reducción poblacional ocurrió en Strobel, con 1469 individuos en la temporada 1984–1985 contra 58 en 2010–2011, lo que representa una disminución de aproximadamente el 96% (Figura 3). No se detectaron cambios importantes en el número de individuos adultos en la meseta del Lago Buenos Aires, con 252 individuos adultos en la temporada 1984–1985 y 279 en 2010–2011 (Figura 3).

Discusión

Los resultados de los muestreos en el área reproductiva del Macá Tobiano proporcionan información confiable sobre el estado poblacional debido a que cubrieron *c.* 450 lagos y lagunas, incluyendo todos aquellos sitios donde alguna vez fue reportado al menos un individuo de la especie. Los números poblacionales fueron constantes a lo largo de las temporadas en las que realizaron los monitoreos, logrando reducir el esfuerzo de muestreo con respecto al número de lagos (temporadas 2013–2014 y 2014–2015). Es importante destacar que los números totales de individuos observados en la zona reproductiva son relativamente similares a los números máximos observados en los sitios de invernada (i.e. los números de macaes en los estuarios de los ríos Coyle y Gallegos en el conteo simultáneo de mayo de 2011 fueron 449 y 310 individuos, respectivamente, 759 individuos totales) (ver Capítulo 3.B).

La comparación entre los datos obtenidos en la campaña 1984–1985 (ver Johnson 1997) y 2010–2011 indica que la población de Macá Tobiano se redujo en un 80%. Esta reducción fue extrema en la meseta del Strobel (> 95%), mientras que no fue apreciable en la MLBA. Las poblaciones en las otras mesetas se redujeron entre un 50% (Asador) y un 85% (Siberia). Como consecuencia de estos cambios poblacionales, actualmente la MLBA alberga el 60% de la población global a comparación de la década del 1980's donde el mayor porcentaje de la población (61%) se encontraba en la meseta del Strobel. Esta última, actualmente alberga entre el 12% y 23% de la población total (variación entre las temporadas 2009–2010 y 2014–2015). En esta meseta, la reducción se explicaría por la desaparición de los individuos que habitaban la laguna del Islote (o del Medio), que en 1984–1985 albergaba a 1045 individuos y donde en la actualidad se han detectado un máximo de 16 macaes (temporada 2013–2014; ver Capítulo 4.B).

Los resultados muestran que actualmente el Macá Tobiano utiliza relativamente pocas lagunas, que concentran un número relativamente grande de individuos. Por ejemplo, en la temporada 2009–2010, el 78% de la población se concentró en sólo 4 lagunas, mientras que en 2010–2011 el porcentaje de la población en las 4 lagunas más pobladas fue del 81%. Tres de esas

lagunas fueron las mismas en ambas temporadas: El Sello (MLBA), C199 (Siberia) y C221 (Siberia). Esto indica que una elevada proporción de la población tiene una alta dependencia de unos pocos sitios con características similares, como aguas claras y cobertura de vinagrilla (*Myriophyllum quitense*) (ver Capítulo 2.B).

Lancelotti *et al.* (2010), luego de analizar 29 lagunas de 2 a 60 hectáreas en la meseta del Strobel, concluyeron que las lagunas de tamaño intermedio y con un mosaico de vinagrilla y aguas abiertas tenían una mayor probabilidad de presencia y de mayor abundancia de Macá Tobiano. Los resultados de este estudio junto a la información presentada por estos últimos autores, indican que las lagunas con las características necesarias para el Macá Tobiano no están uniformemente distribuidas en las mesetas y que son pocas las lagunas que cada temporada cumplen con las características necesarias para albergar grandes concentraciones de Macá Tobiano.

Causas de la reducción poblacional.– Varias causas o factores han sido propuestos para explicar la disminución que ha sufrido el Macá Tobiano en los últimos 25 años, desde los 3000–5000 individuos estimados en los 1980's a los menos de 800 individuos reportados actualmente. Algunas de estas causas, fueron mencionadas como generales para las especies del grupo (Erize 1983, Fjeldså 1984, Beltrán *et al.* 1992, O'Donnel & Fjeldså 1997, Fjeldså 2004) y pueden subdividirse en tres categorías: bióticas, abióticas, humanos directos y eventos estocásticos. En la primer categoría se incluye a las especies invasoras (ver Capítulo 4): a) depredación de huevos y pichones por Gaviota Cocinera (*Larus dominicanus*) (Erize 1983, Beltrán *et al.* 1992); b) competencia por alimento y alteración de ambientes por la Trucha Arcoíris (*Oncorhynchus mykiis*) (Imberti & Casañas 2010); c) depredación de adultos y juveniles por Visón Americano (*Neovison vison*) (ver Capítulo 4.A); d) competencia por interferencia en los sitios de nidificación (ocupación de nidos) (Imberti & Casañas 2010). La segunda incluye: a) cambios en las características físico–químicas de las lagunas por erosión de suelos por sobrepastoreo (Borrelli & Oliva 2001); b)

erupciones volcánicas, con efectos negativos agudos pero mejoras en la productividad a largo plazo (O'Donnel & Fjeldså 1997); c) menor supervivencia de nidos por el incremento en la velocidad del viento en los meses estivales, principalmente por aumento de la velocidad de las ráfagas máximas (O. Bonfilli inf. ined.) (ver Capítulo 2.B); y d) reducción en la cantidad de lagos y lagunas de reproducción a causa del ciclo seco en las últimas décadas (O. Bonfilli inf. ined.). La tercer categoría incluye: a) captura incidental por las pesquerías artesanales no controladas en los estuarios de los ríos Gallegos, Coyle y Chico-Santa Cruz (Birdlife International 2016b); b) efectos negativos de las luces de las ciudades durante las migraciones que pueden causar colisiones durante los vuelos nocturnos debido a la confusión con el brillo de las estrellas sobre cuerpos de agua (existen registros de Macá Tobiano muertos en la ciudad de Río Gallegos en los últimos 5 años; Roesler & González Taboas en prep.), una causa que ha sido identificada como importante para especies migratorias de macaes de Norte América (Cullen *et al.* 1999); y c) contaminación causada por la industria petrolera en los estuarios costeros, principalmente en el del Río Gallegos. Por último, los eventos estocásticos, son eventos de tipo catastrófico de origen natural, entre los que se han mencionado a las erupciones volcánicas (O'Donnel & Fjeldså 1997).

Capítulo 2.B.– Factores que afectan el éxito reproductivo del Macá Tobiano (*Podiceps gallardoi*).

Numerosos estudios sobre el éxito reproductivo y sobre los factores que lo afectan han sido realizados para varias especies del orden PODICIPEDIFORMES (Konter 2001, Fjeldså 2004). Entre estos, se destacan aquellos que tienen como objetivo estudiar las condiciones ambientales que afectan el reclutamiento, principalmente los efectos del clima sobre la nidificación en especies coloniales (Konter 2005, 2007, Allen *et al.* 2008), así como también los efectos de la interacción positiva y/o negativa con otras especies, ya sean aves o mamíferos (Burger 1974, 1984,

Nuechterlein & Buitron 2002, Petracci & Basanta 2002) o de efectos combinados con factores de diferentes orígenes (Chabreck 1963, Boe 1993).

Poco tiempo después del descubrimiento del Macá Tobiano fueron publicados algunos trabajos que describían de forma general las condiciones y características necesarias que debían tener las lagunas para permitir la nidificación exitosa del Macá Tobiano. Estos trabajos también presentaron descripciones, mayormente anecdóticas, sobre los factores que afectaban el éxito reproductivo de la especie (Lange 1981, Storer 1982, Erize 1983, Fjeldså 1984, Beltrán *et al.* 1992). Factores climáticos como el viento y la sequía fueron mencionados como las principales causas de pérdida de nidadas, e incluso se los consideró como una posible amenaza. También se mencionaron otras amenazas ponteciales, como la depredación de nidos por parte de la Gaviota Cocinera (*Larus dominicanus*) (Erize 1983), aunque otros autores la consideraron un problema ocasional, sin efecto a nivel de la población (Lange 1981). No fue hasta después de la observación de la depredación de 30 huevos y de dos pichones de dos semanas de vida que la Gaviota Cocinera fue considerada como un problema de importancia (Beltrán *et al.* 1992). Otro factor de pérdida de nidadas mencionado en los primeros estudios fue la interacción con aves acuáticas que utilizaban las mismas lagunas, principalmente la competencia por sitios de nidificación con las gallaretas (*Fulica* spp.) (Fjeldså 1986). Por último, la ausencia de alimento fue considerada como una posible causa que podía afectar el éxito reproductivo en la etapa de pichones, con adultos que pueden abandonar a juveniles en aparente buen estado (Fjeldså 1986). Fjeldså (1986) profundizó los estudios de éxito reproductivo y presentó algunos valores de reclutamiento de juveniles, aunque estos estudios fueron mayormente descriptivos y los datos fueron colectados en una pequeña cantidad de colonias analizadas.

El objetivo del Capítulo 2.B es describir el efecto de las características ambientales sobre el éxito de las colonias de nidificación del Macá Tobiano y analizar cómo los diferentes factores, tanto abióticos como bióticos, afectan el éxito reproductivo de la población nidificante.

Métodos

Con el objetivo de detectar colonias de nidificación de Macá Tobiano entre las temporadas 2010–2011 y 2014–2015 se recorrieron todas las lagunas con presencia confirmada de Macá Tobiano (Johnson 1997). La búsqueda de colonias se inició entre mediados de octubre y principios de noviembre y continuó en forma ininterrumpida hasta fines de abril. Las visitas se realizaron regularmente en lapsos de entre 2 y 10 días en las mesetas de Siberia, Strobel y MLBA, ya que allí se concentró el mayor número de lagunas con presencia de macaes y el mayor número total de individuos adultos. En las mesetas más remotas (Asador y Viedma), el seguimiento fue realizado con una menor frecuencia, con una o dos visitas mensuales. Todas las lagunas potencialmente importantes para el Macá Tobiano se monitorearon todas las temporadas (aquellas con registros en la década 1980's o actuales; ver Capítulo 2.A). En cada colonia detectada las visitas se realizaron con la mayor regularidad posible (generalmente semanal). En lagunas con colonias grandes (> 15 parejas) los monitoreos se realizaron diariamente, mediante la instalación de campamentos *in situ*. Estos campamentos de monitoreo se establecieron en las siguientes lagunas: El Cervecero (MLBA; temporadas 2011–2012 a 2014–2015) y Don Ferret (MLBA; 2013-2014), C199 (Siberia; 2012–2013 a 2014–2015), C221 (Siberia; 2014–2015) y Rodríguez 9 (Strobel 2013–2014 y 2014–2015), con un total de 790 días/hombres de trabajo de campo (ver Área de Estudio & Metodología General).

Para cada colonia se anotaron las principales características: 1) tipo de laguna (depresión o basáltica); 2) tamaño: 1) hasta 4 ha, 2) 5–19 ha, 3) 20–99 ha, 4) > 100 ha; 3) presencia o ausencia de *Podiceps occipitalis* (colonia mixta/pura); 4) mes de inicio de la colonia estimado según estado inicial detectado; 5) cantidad adultos de Macá Tobiano presentes en la laguna (Ad. MT); 6) cantidad máxima de nidos. Otras características fueron consideradas durante los muestreos (e.g. cobertura de vinagrilla, protección contra el viento de la colonia, desecación), pero no fueron consideradas para los análisis ya que se relacionaban directamente con las variables consideradas, tamaño y tipo de laguna.

Para evaluar el éxito de la colonia se tuvieron en cuenta dos criterios. Por un lado se evaluó la supervivencia de nidos hasta el momento de la eclosión de al menos un huevo (nidos eclosionados) y se consideró el éxito (1) o fracaso (0) de esta etapa, siendo éxito cuando al menos un huevo de la colonia llegó a eclosionar. Por otro lado, se determinó el éxito (1) o fracaso (0) como la supervivencia de al menos un juvenil de la colonia iniciada, y el éxito cuando al menos un juvenil alcanzara el momento de la migración y abandonara la laguna.

La elección de los posibles factores que afectan el éxito reproductivo (factores de fracaso) fue realizada en base a la bibliografía disponible (Fjeldså 1984, 1986, Beltrán *et al.* 1992, O'Donnel & Fjeldså 1997) y a observaciones propias durante las campañas de estudio. Los factores fueron analizados separadamente para la etapa de nidos y de pichones/juveniles, con el fin de determinar las diferencias entre estos factores en relación a las diferentes etapas del ciclo reproductivo. Los factores fueron: 1) tormentas de viento (aumento del oleaje); 2) frío (congelamiento del cuerpo de agua); 3) sequía (desecación de la laguna); 4) ataques de Visón Americano (*Neovison vison*); 5) ataques de Gaviota Cocinera (*Larus dominicanus*); 6) interacciones con aves acuáticas (i.e. de las familias Anatidae –patos– o Rallidae –gallaretas–).

En cuanto a factores que afectan el éxito se analizaron de dos formas, una disgregada, con los factores de forma independiente, y otra concentrada, con los factores combinados en relación a su origen (bióticos y abióticos). La intención de los análisis fue la de evaluar el impacto sobre la reproducción dependiendo del origen de los efectos. Sólo para los análisis independientes (factores por separado), la Gaviota Cocinera fue considerada dentro del factor aves acuáticas (Gaviota+Aves Ac.) ya que los eventos detectados para ambos factores fueron escasos (1 y 2 eventos, respectivamente). Para el análisis de forma 'concentrada' se combinaron los factores en dos categorías, por un lado se consideraron los factores abióticos, de origen climático (viento, sequía y frío), y por otro aquellos de origen biótico, como Visón Americano, Gaviota Cocinera y aves acuáticas.

Análisis estadístico.– Se realizaron análisis separados, por un lado para evaluar el efecto de las características de las lagunas (condiciones de la colonia) y por el otro para estudiar el efecto de los factores que podrían reducir el éxito reproductivo del Macá Tobiano. Para los análisis estadísticos fueron utilizadas solamente aquellas lagunas en las que se conocían los factores que habían influenciado el éxito de los nidos o la crianza de pichones.

Para estudiar el efecto de las características de las lagunas se realizaron análisis para las dos variables de respuesta, eclosión huevos y éxito de pichones/juveniles. Estos análisis se realizaron para evaluar el efecto de las características de la colonia sobre las diferentes etapas de la nidificación, considerando que los macaes poseen pichones semi-precociales[3] que luego del nacimiento abandonan el nido y utilizan de forma diferencial la laguna. Se realizaron modelos lineares generalizados (GLM) de distribución *binomial* y función de enlace e^x. La sobre-dispersión de los modelos globales fue evaluada mediante el cálculo de los niveles de discrepancia de los residuos de *Pearson* (valores ~1 no requieren corrección por sobre-dispersión). No se detectaron valores de sobre-dispersión alejados de 1. El modelo global seleccionado para ambas variables de respuesta fue: "Tipo laguna + Tamaño + *Podiceps occipitalis* + Ad. MT". Una vez generado el modelo global, se realizó análisis mediante selección de modelos múltiples (función *dredge* del paquete MuMin de R) por teoría de la información de Akaike, corregido para muestras pequeñas (AICc) (Crawley 2007). Este tipo de análisis permite evaluar el peso relativo de los distintos modelos en relación a las variables seleccionadas. Posteriormente se estimó el peso relativo de cada uno de los factores en relación a los modelos obtenidos. Los modelos de mayor importancia fueron seleccionados en base al valor de ΔAICc, descartando aquellos modelos con un valor >2. En ambos casos se realizó una prueba *a posteriori* de Tukey para analizar los diferentes niveles de las variables de mayor peso, utilizando las mismas variables de respuesta (nidos eclosionados/nidos totales).

---

3 *Semi-precocial: Biol. Zoo. Eclosionado con ojos abiertos, cubiertos de plumón y capaz de abandonar el nido poco después de la eclosión (que pueden caminar y a menudo nadar), pero son alimentados por los padres.*

Para los factores de fracaso combinados (bióticos y abióticos) se realizó un modelo linear generalizado (GLM) con una distribución *binomial* y función de enlace e^x y como variable de respuesta la nidos que alcanzó la eclosión al menos un huevo (0: fracaso; 1: éxito). Para estudiar los efectos de los factores independientes se realizó un modelo similar pero como variable respuesta se utilizó el éxito de juveniles. La sobre-dispersión de los modelos fue evaluada mediante la evaluación de los niveles de discrepancia de los residuos de Pearson (valores ~1 no requieren corrección por sobre-dispersión).

Todos los análisis fueron realizados con el programa R versión 3.2.2 (R Development Core Team 2015).

Resultados

Desde la campaña exploratoria realizada en enero de 2009 hasta la temporada 2014–2015 se detectaron 48 colonias de nidificación de Macá Tobiano. La cantidad de colonias por temporada fue variable, con un máximo de 14 colonias detectadas en la temporada 2012–2013 y sólo 3 en la temporada 2009–2010 (Figura 1). En cada temporada se detectaron colonias en lagunas en las que previamente no se habían detectado colonias pese a que habían sido monitoreadas en temporadas previas, con un máximo de siete nuevas lagunas en la temporada 2012–2013. Las dos temporadas con 10 o más colonias se caracterizaron por una alta cantidad de colonias que fracasaron en el primer intento (Figura 1). El número total de nidos iniciados, nidos con eclosión de pichones y juveniles que alcanzaron la edad de la migración fue variable entre temporadas (Figura 2).

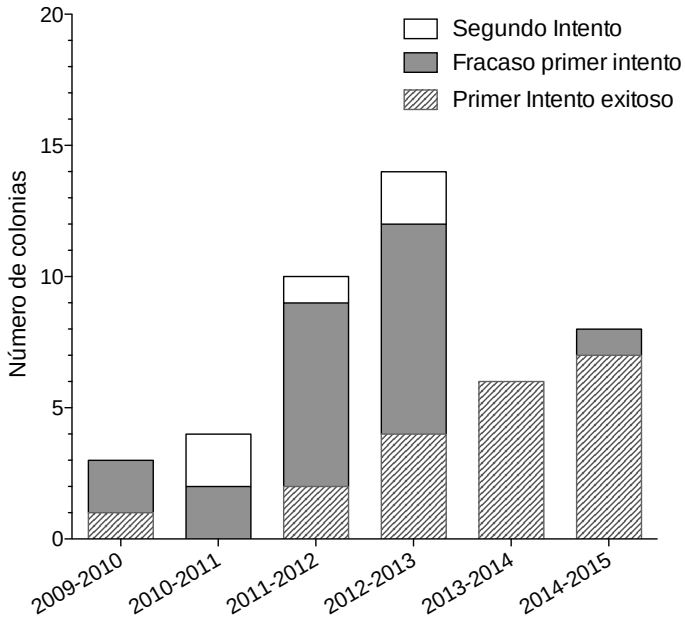

FIGURA 1. Colonias de Macá Tobiano detectadas por temporada. Primer intento exitoso: alcanzaron hasta la eclosión (al menos un nido); fracaso de primer intento: no alcanzaron el momento de eclosión; Segundo intento: colonias que se iniciaron en lagunas donde había habido un intento fallido.

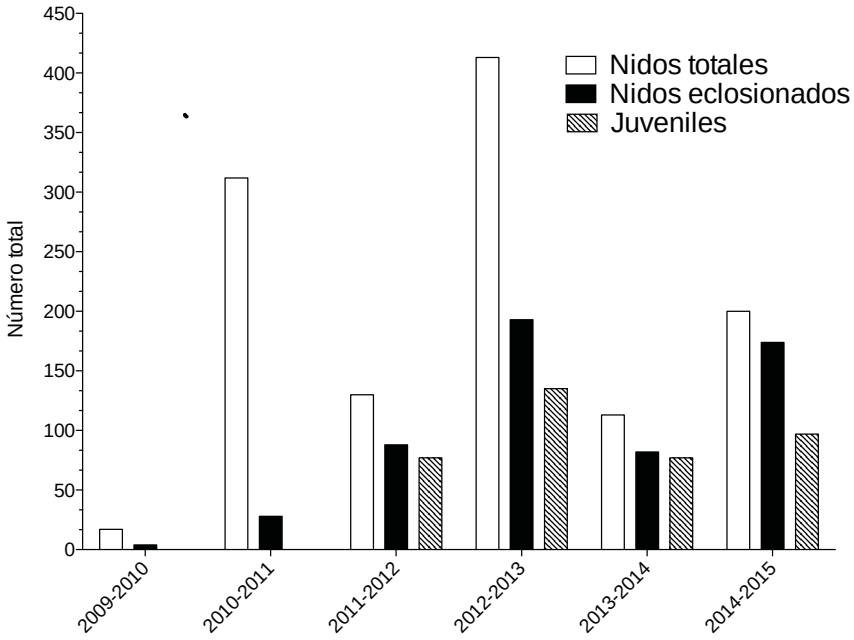

FIGURA 2. Eje izquierdo: total de nidos (barras blancas), nidos que alcanzaron la eclosión (barras negras) y número de juveniles reclutados (barras rayadas).

Las 48 colonias identificadas tuvieron 1185 nidos activos (con huevos) de los cuales en 569 eclosionaron huevos, lo que representa una supervivencia de 0,48 nidos por pareja que comenzó la nidificación. En estos 569 nidos un total de 386 juveniles sobrevivieron hasta la migración, representando una supervivencia de 0,32 juveniles por pareja que inició la reproducción y de 0,67 volantones por nido con eclosión.

En las lagunas donde hubo reclutamiento de juveniles (juveniles que llegaron a migrar) la relación promedio fue de 0,73 juveniles por pareja que inició la cría, con valores extremos de 1,3 y 0,16 juveniles por pareja (Figura 3A). La relación de juveniles por pareja presente en la laguna no fue constante, con una relación más elevada en aquellas colonias medianas con entre 6 y 50 parejas (0,4 a 0,6 juveniles por pareja) y más bajas en colonias con cinco o menos parejas o más de 50 parejas (0,24 y 0,26 juveniles por pareja, respectivamente) (Figura 3B).

El éxito reproductivo en relación al total de adultos detectados (ver Capítulo 2.A) varió entre 0 en 2009–2010 y 2010–2011 y 0,19 en la temporada 2012–2013. El promedio de las temporadas con reclutamiento (2011–2012 a 2014–2015) fue de 0,14 juveniles por individuo adulto.

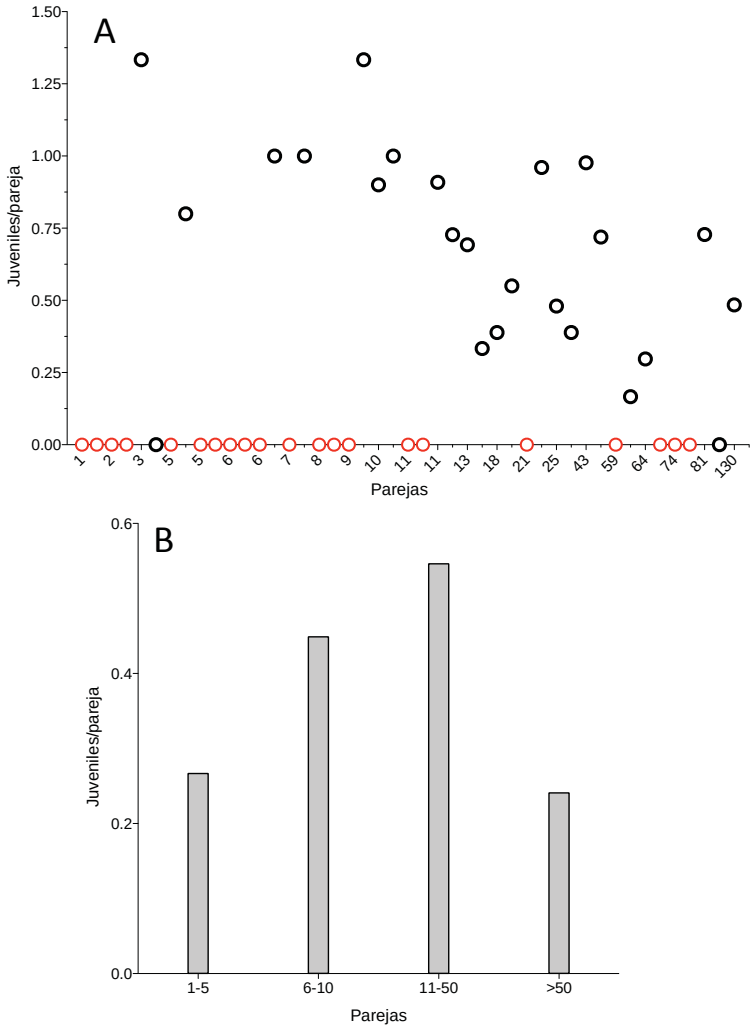

FIGURA 3. A) Éxito de juveniles por pareja en colonias con distintos números de parejas (rango= 1–130 parejas). Círculos rojos: colonias que fracasaron en etapa de nido; círculos negros colonias que alcanzaron la etapa de pichones. No se detectó correlación entre juveniles y el número de parejas (Correlación de Spearman: *r*= 1,668; *p*= 0,27). B) Relación de juveniles reclutados por pareja presente en la laguna. Eje x: colonias pequeñas (1–5 parejas); colonias medianas chicas (6 a 10); colonias medianas grandes (11–50); colonias grandes (>50).

La proporción de nidos con eclosión fue variable entre temporadas, con valores extremos de 0,08 en la temporada 2010–2011 y 0,87 en la 2014–2015 (Figura 4). A su vez la supervivencia de juveniles tomó valores entre 0,55 en la temporada 2014–2015 y 0,93 en la temporada 2013–2014 (Figura 4). En las temporadas 2009–2010 y 2010–2011 no se detectó reclutamiento.

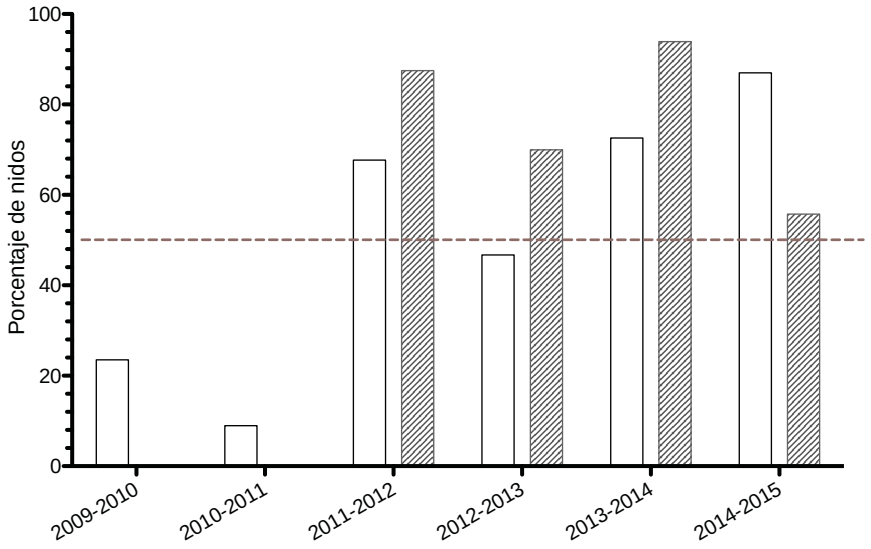

FIGURA 4. Porcentaje de nidos con eclosión de huevos (barras blancas) y de nidos con huevos eclosionados en los que los pichones sobrevivieron hasta la migración (barras rayadas) para las temporadas de cría del Macá Tobiano 2009–2010 a 2014–2015.

Usando la teoría de información de Akaike para la selección de múltiples modelos para el efecto de las características de las colonias sobre el éxito de supervivencia de nido se seleccionó como mejor modelo aquel que incluyó las variables, tamaño de laguna y adultos de Macá Tobiano en la laguna, aunque tuvo un peso relativo bajo (0,46; Tabla 1). La variable tamaño de la laguna (Tam) tuvo un peso relativo alto de 0,99, mientras que la otra variable de importancia fue el número de adultos de Macá Tobiano presentes en la laguna (Ad. totales), con un peso relativo de 0,76. Las variables tipo de laguna (Tipo), basáltica o depresión, y la presencia de *Podiceps occipitalis* (*Podocc*), tuvieron un peso bajo, de 0,22 y 0,26 respectivamente. El análisis *a posteriori* de Tukey de la variable tamaño (Tam) dio como resultado que las lagunas de la segunda categoría de tamaño (5–19 ha) tuvieron una supervivencia de nidos significativamente mayor que las lagunas de las categoría 3 (20–99 ha) (z = -2,984; p= 0,01) y de la categoría 4 (> 100 ha) (z= -2,661; p= 0,03), mientras que no se detectaron diferencias con la categoría uno (1–4 ha), así como tampoco entre esta categoría y las de categoría 3 y 4 (Figura 5).

TABLA 1. Valores del análisis por selección de modelos múltiples (AICc) del efecto de las características de las lagunas/colonias sobre la supervivencia de nidos del Macá Tobiano, incluyendo al modelo global y el nulo. Variables: Ad. Total: cantidad de adultos de Macá Tobiano en la laguna; *Pod. occ.*: Presencia de *Podiceps occipitalis* en la colonia; Tam: tamaño de la laguna (categorías en rangos de hectáreas); Tipo: tipo de laguna (basáltica o depresión).

Intercep.	Ad. total	*Pod. occ.*	Tam	Tipo	*gl*	logLik	AICc	ΔAICc	Peso
-1,9E-01	0,0178		+		5	-21,54	54,6	0	0,46
-1,92E-01	0,0178	+	+	+	7	-21,50	60	5,41	0,031
1,34E-01					1	-31,09	64,3	9,65	0,004

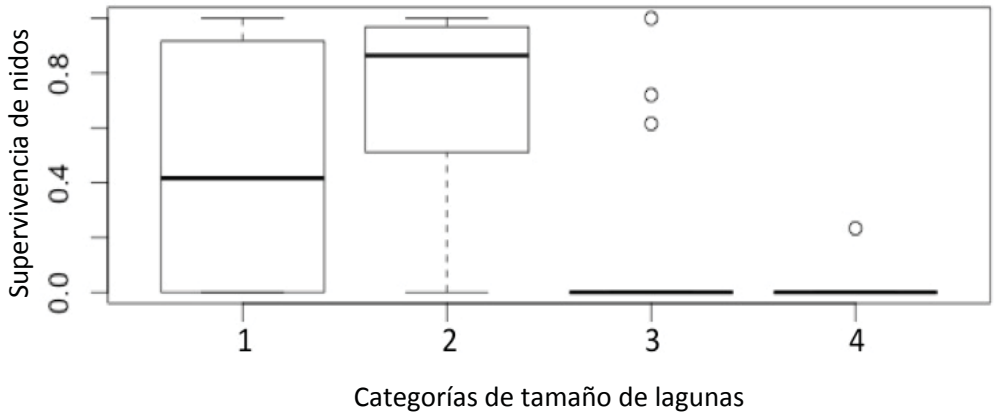

FIGURA 5. Supervivencia de nidos (proporción de nidos con eclosión de pichones sobre el total de nidos de la colonia) en colonias de Macá Tobiano en lagunas de distinto tamaño. Categorías de tamaño: 1) 1–4 ha; 2) 5–19 ha; 3) 20–99 ha; 4) > 100 ha. Se muestra la mediana, desvíos y datos extremos (cículos abiertos).

La selección de modelos para evaluar el efecto de las características de las lagunas sobre la supervivencia de los juveniles brindó resultados similares a los anteriores (Tabla 2), aunque el peso del modelo que mejor ajustó a la explicación de la variabilidad de los datos tuvo un mayor peso relativo (0,38). Al igual que para la supervivencia de nidos, el tamaño de la laguna (Tam) fue la variable más importante para explicar la supervivencia de los pichones, con un peso relativo de 0,99. El peso relativo de la variable cantidad de adultos de Macá Tobiano disminuyó con respecto al análisis anterior a 0,62, mientras que el de las otras dos variables, tipo de laguna y presencia de

Podiceps occipitalis, se mantuvieron constantes, con 0,22 y 0,29, respectivamente. El análisis *a posteriori* de Tukey entre los diferentes niveles de la variable independiente tamaño de laguna dio como resultado que el nivel 2 (5–19 ha) difirió significativamente del nivel 3 (20–99 ha) (z= -2,66; p= 0,02) pero no del 1 (1–4 ha) (z= 1,888; p> 0,1). En forma semejante los niveles 1 y 3 no difirieron significativamente entre sí (z= 0,221; p> 0,9). El nivel 4 (tamaño > 100 ha) no fue incluido ya que no existió reclutamiento en este nivel (Figura 6). El efecto sobre el reclutamiento de la presencia de *Podiceps occipitalis* (colonias puras vs. mixtas) se comparó mediante una tabla de contingencia 2x2 y no se detectaron diferencias significativas (*Phi*= -0,8; p= 0,42).

TABLA 2. Valores de AICc de los modelos construidos para analizar el efecto de las características de las colonias sobre la supervivencia de juveniles de Macá Tobiano, incluyendo el modelo global y el nulo. Ad. Total: cantidad de adultos de Macá Tobiano en la laguna; *Podocc.*: Presencia de *Podiceps occipitalis*; Tam: tamaño de la laguna; Tipo: tipo de laguna (basáltica o depresión).

Intercep.	Ad. total	Pod. occ.	Tam	Tipo	GL	logLik	AICc	ΔAICc	Peso
-1,272	0,016		+		5	-19,241	50	0	0,385
-1,264	0,015	+	+	+	7	-19,192	55,4	5,39	0,026
-0,044					1	-31,181	64,5	14,43	0

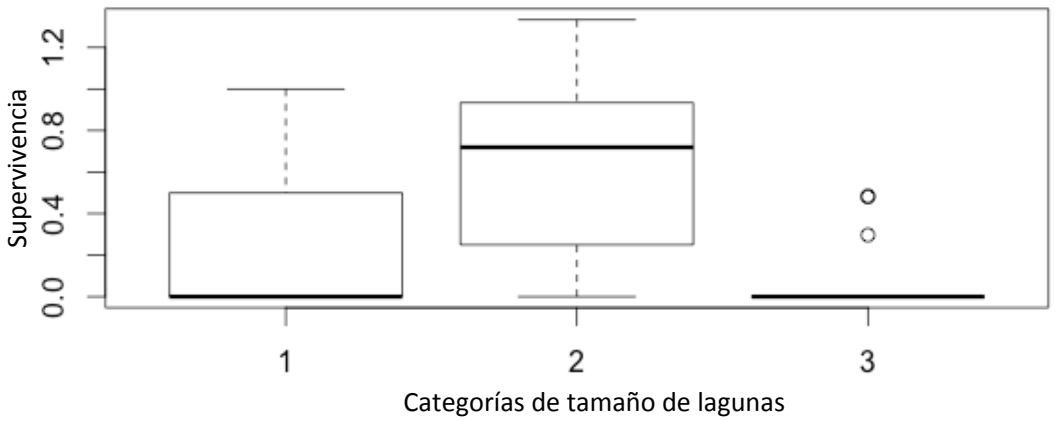

FIGURA 6. Supervivencia de juveniles en colonias de Macá Tobiano en lagunas de distinto tamaño. Categorías: 1) 1–4 ha; 2) 5–19 ha; 3) 20–99 ha. Se muestra la mediana, desvíos y datos extremos (círculos abiertos).

En 29 de las 45 colonias monitoreadas, se detectó alguno de los factores de fracaso (ya sea sobre nidos como sobre pichones). El factor con mayor incidencia fue el viento con 13 eventos (reclutamiento promedio en esas colonias fue de 0,07 juveniles por pareja), seguido por sequía con 5 eventos (con 0 juveniles por parejas en cada colonia), Visón Americano (promedio de 0,16 juveniles por pareja) y frío/congelamiento (promedio de 0,17 juveniles por pareja), ambas con 4 eventos, aves acuáticas con 2 eventos (promedio de 0,16 juveniles por pareja) y por último Gaviota Cocinera solo un evento detectado (con 0 juveniles por pareja). En todos los casos donde un factor de fracaso fue detectado el reclutamiento fue inferior al reclutamiento promedio de la población (0,32 juveniles por pareja que inicia la reproducción) y muy por debajo de la proporción de 0,67 juveniles por pareja por nido eclosionado (Figura 7).

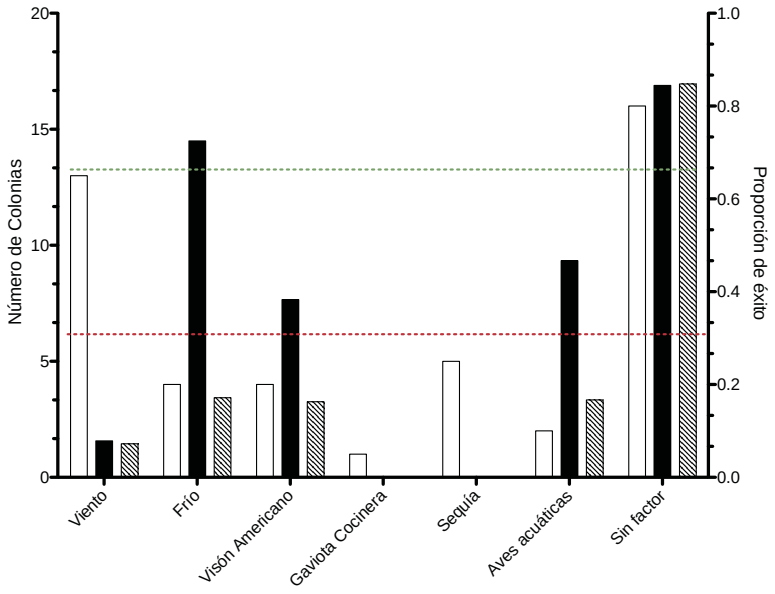

FIGURA 7. Barras blancas: número de colonias de Macá Tobiano que fracasaron por distintas causas (eje izquierdo); barras negras: indican la supervivencia de nidos en las colonias afectadas por cada factor (eje derecho); barras rayadas: supervivencia de juveniles en las colonias afectadas por cada factor (eje derecho). Línea punteada verde: valor poblacional de 0,67 volantones reclutados por nido con eclosión de huevos; Línea punteada roja: valor de 0,32 volantones reclutados por pareja que nidificó.

El GLM realizado para los factores de fracaso combinados (bióticos y abióticos) dio como resultado que ambos afectan significativamente de manera negativa el éxito de la colonia con respecto a la ausencia de factores (factores abióticos: z= -2,712; p= 0,006; bióticos: z= -2,332; p= 0,01). Al realizar una prueba *a posteriori* de Tuckey muestra que no hay diferencias significativas entre los efectos negativos de ambos factores de fracaso (z= 0,769; p= 0,71772) (Figura 8).

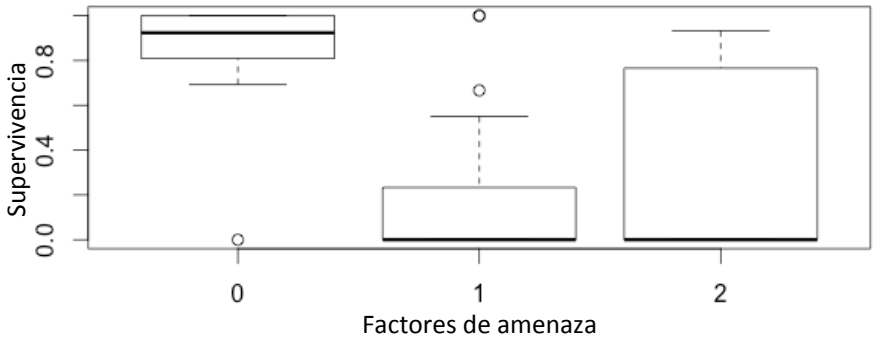

FIGURA 8. Efecto de los factores de fracaso en relación al éxito de las colonias estudiadas de Macá Tobiano: 0) sin factores de fracaso; 1) factores abióticos (viento, frío y sequía); 2) factores bióticos (Visón Americano, Gaviota Cocinera y aves acuáticas). Se muestra la mediana, desvíos y datos extremos (círculos abiertos).

Por último, el GLM realizado para analizar los diferentes factores de amenaza por separado en relación al éxito de supervivencia de volantones (éxito de reclutamiento) detectó diferencias significativas en todos los niveles con respecto a la ausencia de factores de amenaza (Tabla 3).

TABLA 3. Modelo linear generalizado con distribución *binomial* realizado para evaluar el efecto de los factores de amenaza sobre el éxito de reclutamiento. Todos los factores son significativos (*). Para el análisis se combinó Gaviota Cocinera + Aves acuáticas, debido a la baja incidencia de ambos.

	Estimador	**DE**	***z***	***p*(z)**
(Intercepto)	2,708	1,033	2,622	0,01*
Viento	-4,413	1,287	-3,428	0,00*
Frío	-2,708	1,438	-1,884	0,05*
Visón Americano	-2,708	1,438	-1,884	0,05*
Gaviotas+Aves Ac.	-3,401	1,602	-2,123	0,03*
Sequía	-4,094	1,522	-2,69	0,01*

Discusión

Sutherland (2000) planteó que existen numerosos problemas estadísticos en el estudio de especies amenazadas, principalmente como resultado de los tamaños muestrales pequeños y la falta de réplicas. Las 48 colonias detectadas en este estudio constituyen un tamaño de muestra mucho más elevado de lo inicialmente esperado y ha permitido la realización de un análisis estadístico para evaluar los efectos de algunas características ambientales y otros factores que afectan el éxito reproductivo del Macá Tobiano. Sin embargo, este tamaño de muestra es aún insuficiente para evaluar el efecto de los factores y características ambientales a una escala más precisa (i.e. mayor número de variables, mayor número de casos por variables, etc.). Considerando la situación de conservación de la especie, con una población global inferior a 800 individuos adultos (menos de 400 parejas) (ver Capítulo 2.A) y un comportamiento de agregación en colonias de nidificación formadas por muchas parejas (ver Capítulo 1), el número de colonias detectadas es llamativamente alto, muy superior a lo inicialmente esperado y ha sido lo suficientemente bueno como para generar información de suma importancia al momento de tomar medidas de conservación y manejo sobre las poblaciones de Macá Tobiano (ver Discusión General, Conclusiones & Recomendaciones de Manejo).

Los resultados muestran una gran variabilidad en el número de colonias iniciadas (y de número de nidos en las colonias) en las diferentes temporadas de estudio. La temporada 2012–2013 con 14 colonias fue el año con mayor número de colonias iniciadas, aunque esto podría explicarse debido a que la mayoría de los primeros intentos fueron destruidos por causas climáticas, de mayor incidencia en esa temporada (tormentas de viento y sequía de lagunas pequeñas a principios y mediados de temporada), lo que implicó la formación de nuevas colonias. Estas nuevas colonias formadas (post-destrucción) suelen contener números diferentes de individuos a las colonias originalmente destruidas, como por ejemplo la laguna C199 con 197 en la primer colonia y 217 en el segundo intento en la temporada 2012–2013. El total de colonias por temporada no tuvo relación directa con el reclutamiento de juveniles por temporada, ya que

por ejemplo, la temporada 2014–2015, con casi la mitad de colonias iniciadas que la temporada 2012–2013 tuvo un reclutamiento apenas inferior. Por lo tanto, el número de colonias parece mantener una relación más directa con el efecto de factores que conllevan a destrucción total de las mismas y a una posterior construcción de nuevas colonias, que con un aumento real en el número de parejas que inician la reproducción en cada temporada. El fracaso total y posterior reconstrucción ya había sido mencionado por Fjeldså (1986) quien planteó que este comportamiento sería una adaptación a un ambiente muy inestable con condiciones climáticas extremas de viento y sequía.

Luego de realizar prospecciones y búsquedas de colonias de manera ininterrumpida desde 2009–2010 hasta 2014–2015 fue llamativo que continuaran detectándose colonias en lagunas en las que previamente no se habían detectado eventos de nidificación, más aún teniendo en cuenta que todas las lagunas con nuevas colonias fueron monitoreadas en todas las temporadas previas y no tenían colonias (a excepción de la laguna C02, en La Siberia, que fue monitoreada sólo en la temporada 2014–2015). Esto probablemente se debe a que algunas características de las lagunas, como el grado de desecación o la cobertura de vinagrilla, es variable entre temporadas. Estos resultados indican que las lagunas con condiciones adecuadas para la reproducción del Macá Tobiano varían entre temporadas lo que implica que los macaes deben recorrer las lagunas hasta detectar aquellas con las mejores condiciones (Lange 1981, Erize 1983). Los patrones espacio-temporales de búsqueda de lagunas por parte de los adultos previa a la nidificación requiere de futuros estudios en los que se determinen los movimientos de los adultos durante la primavera (ver Capítulo 3.B).

Si bien el monitoreo de colonias iniciadas a partir de enero fue constante en todas las temporadas hay que considerar que el incremento en el número de nidos iniciados a partir de la temporada 2012–2013 se debió a que la fecha de inicio de búsqueda de colonias, los sitios de búsqueda y la periodicidad de visitas a los diferentes grupos de lagunas, se fue perfeccionando en las sucesivas campañas, debido a la experiencia adquirida en relación a la temporalidad y

comportamiento del Macá Tobiano y a su hábitat. Este sistema 'adaptativo' de búsqueda de colonias favoreció la detección temprana y el consecuente aumento en la detección de colonias por temporada. La detección de colonias avanzadas y principalmente de colonias exitosas fue absoluta a partir de la temporada 2011–2012, ya que se censaron todas las lagunas con ocupación de Macá Tobiano. En relación al éxito de reclutamiento, es importante destacar que a partir de la temporada 2012–2013 se comenzaron a realizar medidas de manejo sobre las colonias detectadas, principalmente las colonias de mayor tamaño. Las acciones de manejo no afectaron la supervivencia de nidos en relación a factores ambientales (viento y sequía) ya que no se realizaron acciones sobre los mismos. Sin embargo, se realizaron acciones de manejo en relación a otros factores, principalmente especies invasoras y aves acuáticas (Fasola & Roesler, datos no publicados; Roesler & Fasola, inf. ined. Aves Argentinas-Ambiente Sur; ver Capítulo 4.A y 4.C y Capítulo de Discusión General). Estas acciones de manejo tuvieron un efecto directo positivo en el desarrollo de las colonias y el consecuente aumento en el éxito de reclutamiento (ver Capítulo 2.A). Estas medidas de manejo no afectaron el análisis realizado ya que las medidas sólo removieron especies problema, por lo que esas colonias fueron consideradas como colonias "sin factores bióticos".

Fjeldså (1986, 2004) describe que el reclutamiento en la población fue de 0,12 juveniles por adulto, pero para el cálculo de ese valor incluyó individuos no reproductivos. Los individuos no reproductivos eran frecuentes en la década de 1980's (Johnson 1997). Fjeldså (1986) calcula ese valor en base a datos inéditos de la FVSA (ver Johnson 1997) y a conteos propios realizados en la meseta del Strobel. El valor propuesto por Fjeldså es cercano al de 0,14 juveniles por adulto obtenido en este estudio (realizado en toda la distribución de la especie). Al igual que en estudios previos (Lange 1981, Storer 1982, Erize 1983), hubo temporadas en las que el reclutamiento fue nulo (temporadas 2009–2010 y 2010–2011), aunque los datos de reclutamiento nulo en el pasado solo consideraban la meseta de Las Vizcachas.

Los valores de supervivencia de nidos de 0,48 son similares a los reportados en estudios previos (0,5–0,6; Beltrán *et al.* 1992) aunque estos autores no incluyeron para el cálculo de supervivencia de nidos aquellas colonias que fracasaron. Los valores de supervivencia de nidos son inferiores a los de otras especies del género que han sido estudiadas, como *P. cristatus* con valores de 0,58–0,65 (Allen *et al.* 2008) y 0,75 (Fjeldså 2004).

Fjeldså (1986) menciona que el número promedio de juveniles reclutados por pareja que inicia la reproducción es de 0,45, mientras que en este estudio el valor obtenido fue de 0,32. Sin embargo, esta comparación sería inadecuada ya que Fjeldså (1986) menciona que calculó el reclutamiento considerando colonias que reclutaron al menos un juvenil. Si utilizamos este mismo criterio, el éxito observado en nuestro estudio fue de 0,73, valor considerablemente mayor que el estimado por Fjeldså (1986).

Otra diferencia encontrada con respecto a este autor fue que los valores de reclutamiento en colonias puras y mixtas (con *Podiceps occipitalis*) fueron similares, con valores de 0,38 y 0,34, respectivamente; a diferencia de valores hallados por Fjeldså (1986) de 0,2 y 0,6 en colonias mixtas y puras, respectivamente. El número de colonias analizado por Fjeldså (1986) parece ser muy pequeño, restringido a sólo una temporada en la meseta del Strobel y cae dentro del rango de valores obtenidos a partir de colonias monitoreadas entre 2009–2010 y 2014–2015, que variaron desde 0,16 a 1,3 juveniles por pareja. Es importante destacar que más allá de la proporción de juveniles, el éxito/fracaso de las colonias puras y mixtas no fue significativamente diferente, lo que sugiere que los factores de fracaso no están asociados a la presencia de *P. occipitalis*. Fjeldså (1986) propone que las colonias compactas (y los nidos grandes) de Macá Tobiano (ver Capítulo 1) serían una adaptación para resistir las frecuentes tormentas de viento de la región. La presencia de *P. occipitalis* no afectaría el éxito reproductivo del Macá Tobiano, y posiblemente sea *P. occipitalis* el que se beneficie asociándose a la especie mejor adaptada al ambiente extremo de las mesetas.

La cantidad de colonias iniciadas y valor de reclutamiento de juveniles entre las distintas temporadas no tienen relación directa entre sí, como ya había sido notado en el pasado (Beltrán *et al.* 1992, Fjeldså 1986). Una temporada con muchas colonias no representa necesariamente un reclutamiento alto. Sin embargo, las condiciones ambientales necesarias para aumentar el éxito de los nidos y de los juveniles parecen ser similares, siendo las lagunas medianas y con mayor cantidad de individuos los sitios más importantes para su supervivencia, lo que coincide con lo presentado por Lancelotti *et al.* (2010).

La relación entre el éxito reproductivo y las características de las colonias de macaes ha sido estudiada previamente (Burger 1974, 1984, Boe 1993, Petracci & Basanta 2002). Estos trabajos apuntan a conocer el efecto del ambiente sobre la selección de los sitios, pero no del efecto de otras características sobre el éxito reproductivo. En *P. auritus* variables como nivel del agua, turbidez, presencia de humanos y presencia de depredadores, evidenció que estas variables producen efectos diferentes en las distintas etapas de la reproducción (Summers *et al.* 2009).

Los resultados de los análisis sobre características de las lagunas con colonias de Macá Tobiano muestran que el tamaño de la laguna afecta al éxito, tanto en supervivencia de nidos como en el reclutamiento de juveniles. Lagunas de más de 20 ha suelen estar demasiado expuestas al viento y las lagunas de < 5 ha suelen sufrir desecación. No se detectaron eventos exitosos en lagunas > 99 ha; el único evento con supervivencia de nidos se observó en la laguna de El Sello (> 500 ha) en marzo, lo que coincide con menos viento, pero el reclutamiento fue cero debido al congelamiento (abril). Llama la atención que el tipo de laguna no sea de importancia para evaluar el éxito reproductivo, ya que la especie estaría adaptada a las lagunas basálticas (Fjeldså 1986, 2004, Beltrán *et al.* 1992). La ausencia de diferencias significativas puede deberse a que existe una gran variación en tamaño dentro de ambos tipos de lagunas, por lo que las lagunas de depresión, pequeñas, están igual de protegidas contra la formación de oleaje que las basáltica de mayor tamaño. A su vez, lagunas pequeñas de cualquier tipo sufren frecuentemente

la desecación que impide el éxito de las colonias. Por esto, la importancia radicaría en la relación entre cantidad de agua suficiente para evitar la desecación y protección para evitar el oleaje.

De las 45 colonias de Macá Tobiano estudiadas, 29 (64,4%) fueron afectadas por alguno de los factores de fracaso. Los factores mencionados como probables efectos negativos para el éxito reproductivo fueron el viento, desecación de lagunas, Gaviota Cocinera, aves acuáticas –especialmente gallaretas– (Lange 1981, Storer 1982, Erize 1983, Fjeldså 1984, 1986) y la falta de alimento suficiente para crianza de los pichones (Fjeldså 1986, Beltrán *et al.* 1992). Muchas de estas causas fueron consideradas como factores negativos en la reproducción, pero no de incidencia para la población global de la especie (Fjeldså 1986, 2004, O'Donnel & Fjeldså 1997). Los resultados obtenidos durante los estudios realizados son consistentes con los factores que se habían mencionado en la bibliografía, aunque ocho eventos de pérdida de nidadas o pichones fueron por causas no mencionadas previamente: Visón Americano y frío/congelamiento. Por un lado, el congelamiento de las lagunas generó pérdida absoluta de pichones de dos lagunas (El Sello y Jara, MLBA) y una reducción del éxito en otra (C199, Siberia). El frío es un factor que comienza a ser importante a partir de marzo/abril, por lo que afecta a las colonias tardías (iniciadas en febrero) y aquellas ubicadas en sectores de mayor altitud de las mesetas (> 1100 msnm). Casos de mortandad por congelamiento se ha descripto para otras especies como *P. nigricollis* (McEneaney 2002), y si bien fueron mencionadas las tormentas de nieve como potenciales factores de mortandad para el Macá Tobiano (O'Donnel & Fjeldså 1997), no se detectó durante el desarrollo de este estudio mortandad de adultos a causa de ningún otro factor climático.

Con respecto al Visón Americano (ver Capítulo 4.A) es llamativo que los efectos agudos fueron tanto en etapa de nido como también sobre adultos con juveniles ya desarrollados. Cuando los visones atacan colonias en etapa de nidos de Macá Tobiano el éxito de reclutamiento es nulo, mientras que cuando los ataques fueron sobre colonias con juveniles, el efecto fue una disminución del reclutamiento, aunque en todos los casos los visones fueron capturados (ver

'guardianes de colonia' en 'Recomendaciones de Manejo'), por lo que se desconoce el potencial efecto en esta etapa. La aparición es a fines de febrero y durante marzo (Fasola & Roesler datos no publicados), por lo que coinciden frecuentemente con juveniles y, en general, no con nidos. Nuechterlein & Storer (1985) describen el comportamiento agresivo letal del Pato Vapor Volador (*Tachyeres patachonicus*) sobre especies de aves acuáticas de las mesetas de altura, pero consideran que los ataques a macaes serían infructuosos debido a la habilidad de éstos para evadirlos mediante buceos. Se detectó que un individuo de Pato Vapor Volador mató siete juveniles de Macá Tobiano en la temporada 2014–2015 en la laguna Rodríguez 9 (Strobel), por lo que los ataques pueden ser evitados por los adultos, pero no por juveniles, con menor capacidad de buceo y menor experiencia. El fracaso de colonias por disminución (o carencia) del alimento fue descripto y estudiado por Fjeldså (1986). Durante este estudio no se detectó ningún caso de abandono de juveniles, como los mencionados en el pasado (Fjeldså 1984, 1986, Beltrán *et al.* 1992). El único abandono fue durante la etapa de nido, aunque los adultos no abandonaron la laguna, porque probablemente la causa haya sido poca cobertura de vinagrilla florecida (obs. pers.).

Los factores afectan en un momento de la temporada determinado y varios factores afectan de forma diferente en cada meseta. La sequía es un fenómeno que ocurre a principio de la temporada, entre noviembre y diciembre (3 de 4 eventos); las pérdidas por viento fueron principalmente durante enero, el mes más ventoso (9 de 14 eventos); el congelamiento afectó colonias durante el mes de abril, coincidiendo con el inicio del otoño (4 de 4). El único evento de depredación por parte de gaviotas afectó a una colonia en etapa de nidos en el mes de enero, mientras que las aves acuáticas afectaron tanto en enero (1 evento) como en marzo (1 evento). Los cuatro ataques conocidos de visón ocurrieron a fines de febrero y marzo. Esta variación en el tiempo de aparición de los factores tiene consecuencias sobre las diferentes etapas de la reproducción, aunque esto puede ocultarse debido a la variación en la temporalidad del inicio de las colonias (noviembre a febrero). Es posible diferenciar los factores en 'tempranos' y 'tardíos',

siendo aquellos 'tempranos' (sequía, viento), los que afectan mayormente a la nidificación, mientras que los 'tardíos' (visones, congelamiento de lagunas) a juveniles. Aves acuáticas y gaviotas serían factores independientes del momento de la temporada, aunque el efecto de las gaviotas sería más importante en la etapa de nidos (ver Capítulo 4.C).

La depredación de macaes adultos por aves rapaces y mamíferos nativos fue mencionada previamente (Burger 1984, Beltrán *et al.* 1992, Konter 2009). Fjeldså (2004) menciona que los mayores predadores naturales de macaes adultos serían búhos (*Bubo* spp.), gavilanes (*Circus* spp.), esparveros (*Accipiter* spp.), águilas marinas (*Haliaeetus* spp.) y el Halcón Peregrino (*Falco peregrinus*). Cuatro de éstas especies habitan las mesetas de altura de Santa Cruz (Fjeldså & Krabbe 1990). El Tucuquere (*Bubo magellanicus*), Gavilán Ceniciento (*Circus cinereus*), Esparvero Austral (*Accipiter chilensis*) y Halcón Peregrino. Fueron detectados ataques de dos de estas especies sobre adultos de Macá Tobiano: dos adultos depredados por un Gavilán Ceniciento (laguna E74, MLBA) y dos por Halcón Peregrino (C199, Siberia; El Cervecero, MLBA). Para otros dos adultos depredados (C221, Siberia; El Cervecero, MLBA) no fue posible determinar el depredador, pero es probable que fuese el Halcón Peregrino. De cualquier manera, la incidencia de eventos, la abundancia de estos depredadores y la cantidad de individuos que atacan por evento no parecería tener consecuencias importantes sobre el éxito reproductivo del Macá Tobiano.

Capítulo 2. Discusión General

Los resultados presentados en el Capítulo 2 y su comparación con los monitoreos realizados en la década de 1980's (Beltrán *et al.* 1992, Johnson 1997) evidencian una dramática reducción de casi el 80% de la población del Macá Tobiano. A partir de estos resultados se pudo generar el núcleo de información necesario para que la especie sea recategorizada como críticamente amenazada a nivel global (BirdLife International 2016b). Los censos de Macá Tobiano durante las campañas presentes y pasadas son comparables en cuanto al esfuerzo de realizar metodologías de conteo

absolutas, cubriendo toda la distribución e identificando los momentos críticos cuando los monitoreos deben ser realizados para evitar duplicar individuos y de esta forma no sobreestimar la población global. Estos monitoreos poblacionales y los estudios de la década de 1980's (Fjeldså 1986, Johnson 1997) también permiten comparar el éxito reproductivo actual y el pasado, cuando la población tenía un tamaño considerablemente mayor. Un resultado importante es que si bien la población del Macá Tobiano se redujo en un 80% en los últimos 25 años, con picos máximos cercanos al 95% en algunas mesetas, los valores de éxito reproductivo obtenidos en el presente estudio son similares a los hallados en el pasado. Fenómenos como el 'efecto Allee' poblacional no parecería ser un problema para las poblaciones actuales del Macá Tobiano, aunque se detectó que las lagunas con una cantidad intermedia de individuos tienden a ser más productivas en términos de supervivencia de nidos y juveniles. Colonias demasiado pequeñas parecen tener un éxito reproductivo menor, lo que en parte sería coincidente con un efecto Allee. De ser así, una mayor reducción de la población traería aparejada una menor cantidad de colonias medianas (entre 6 y 50 parejas) y posiblemente una caída aún mayor del éxito reproductivo.

El análisis de los factores de amenaza muestra un gran impacto de los factores climáticos sobre el éxito reproductivo, principalmente el viento y la sequía. Estos factores ya habían sido mencionados en el pasado como problemas de gran impacto para la población (Lange 1981, Erize 1983). Sin embargo, el Macá Tobiano ha sufrido numerosos cambios ambientales en el pasado reciente, con un incremento de los vientos y la aridez general a partir de la transición Plioceno-Pleistoceno 1,8 millones de años atrás (Palazzesi *et al.* 2014). Si bien la última glaciación finalizó hace no más de 11500 años, el cambio ambiental de calentamiento global se ha acelerado en los últimos años, alcanzando actualmente temperaturas mayores que en los últimos mil años (Battarbee & Binney 2008). Estos cambios acelerados, son los que podrían actuar sinérgicamente con las nuevas amenazas, como las especies invasoras, sobre la reproducción y por consiguiente sobre la población global del Macá Tobiano.

En este estudio se observaron dos temporadas reproductivas (2009–2010 y 2010–2011) sin reclutamiento de juveniles. Este resultado no había sido observado en el pasado (Johnson 1997). La ausencia de un aparente impacto en la población global como consecuencia de dos años con nulo o muy bajo éxito reproductivo, podría ser una estrategia evolutiva del Macá Tobiano en un ambiente poco predecible y mucho más inhóspito que el que habitan las demás especies del orden (Fjeldså 1984, 2004, O'Donnel & Fjeldså 1997). La existencia de amenazas antes desconocidas que pueden afectar a los adultos de Macá Tobiano, como es el Visón Americano, podrían potenciar el efecto negativo de la ausencia de reclutamiento, ya que resultan en una pérdida importante de individuos adultos, lo que conlleva a una reducción del número de individuos reproductivos. Por lo tanto, resulta importante conocer el reclutamiento efectivo de la población reproductora, es decir, qué proporción de los juveniles se alcanzan a reproducir en temporadas subsiguientes. Según las primeras evidencias obtenidas, las poblaciones entre las temporadas 2009–2010 y 2014–2015 crecieron, por lo que el reclutamiento detectado ha sido en parte reclutamiento efectivo. El manejo de las poblaciones, protegiendo y realizando manejo de especies invasoras parecería haber promovido un aumento poblacional, con un máximo de individuos de 771 en la temporada 2014–2015, el mayor número detectado desde que comenzaron los monitoreos en 2009. El hecho de que existan factores que están afectando a las colonias reproductivas dependiendo del tipo de lagunas, torna aún más importante la necesidad de conocer aspectos del comportamiento migratorio de la especie, así como también conocer si existe filopatría y estructuración poblacional (metapoblaciones) que impida recolonizaciones rápidas en mesetas en las que las poblaciones se han reducido a un mínimo, con alto riesgo de desaparecer y con presiones sobre el éxito reproductivo mucho mayores que en aquellas poblaciones mejor conservadas. En el Capítulo 3 se estudia si el Macá Tobiano presenta un comportamiento filopátrico y si como resultado de ello, existe una estructuración genética de su población, así como también el comportamiento migratorio y los movimientos locales.

Capítulo 3.

ESTRUCTURACIÓN POBLACIONAL & MOVIMIENTOS ESTACIONALES DEL MACÁ TOBIANO (*PODICEPS GALLARDOI*) COMO EVIDENCIAS DE COMPORTAMIENTO FILOPÁTRICO

Comprender la estructura poblacional de las especies amenazadas resulta fundamental para diseñar estrategias de conservación y realizar acciones de manejo. En particular, conocer la estructuración genética de una población es una herramienta esencial para detectar las unidades a conservar en especies amenazadas o raras (Allendorf & Luikart 2007). Es por esto, que el campo del estudio científico de genética de la conservación es fundamental para explorar las subdivisiones poblacionales y, por lo tanto, ayudar a proteger aquellas poblaciones genéticamente diferentes (Frankham *et al.* 2004), ya que éstas podrían poseer adaptaciones a las condiciones locales de los sitios donde habitan (Allendorf & Luikart 2007). Entre estas adaptaciones se encuentran la migración y dispersión, las cuales pueden condicionar los patrones genéticos de las poblaciones (Frankham *et al.* 2004). Un desafío frecuente en la conservación de las especies ha sido lograr asimilar los movimientos poblacionales a las estrategias de manejo y conservación, más aún en la actualidad, cuando el campo de los estudios migratorios se ha desarrollado notablemente (Allen & Singh 2016).

A excepción de las especies de macaes no voladoras que habitan o habitaron hasta hace poco tiempo lagos aislados (e.g. Titicaca, Junín, Alaotra o Atitlán), las especies del orden Podicipediformes realizan movimientos de desplazamiento (Llimona & del Hoyo 1992). y en muchos casos son del tipo disruptivo, siguiendo ciclos húmedos y secos, principalmente en aquellas de climas tropicales y templado-cálidos (Fjeldså 2004). En varias de estas especies, en particular las que habitan regiones de altas latitudes, los movimientos migratorios son predecibles

y las poblaciones tienen sitios de concentración puntuales a lo largo de los años, con localidades de escala bien definidos (Llimona & del Hoyo 1992, Konter 2001, Fjeldså 2004).

Las especies migratorias emprenden movimientos direccionales dos veces por año (Berthold 2001). Se ha sugerido que la migración es una respuesta adaptativa a los ambientes estacionales, que permite a los animales el aprovechamiento de la variación espacial en la fluctuación estacional de recursos (Gauthreaux 1982). Frecuentemente estos movimientos migratorios son altamente predecibles, ya que los individuos de la población regresan a los mismos sitios donde nacieron, o sitios cercanos, siendo este fenómeno conocido como fidelidad al sitio o, simplemente, filopatría (Newton 2008).

La fidelidad de sitio o comportamiento filopátrico y la dispersión son fenómenos antagónicos. Ambos se relacionan con la distancia entre la que un individuo nació y en la que se reproduce por primera vez (Newton 2008). El comportamiento filopátrico está relacionado con situaciones en que los recursos ambientales están distribuidos de forma heterogénea o son difíciles de localizar, tales como sitios de reproducción o alimentación (van Bekkum *et al.* 2006). Existen tres factores que favorecerían este comportamiento: 1) los costos directos del evento de dispersión, 2) las ventajas de la familiaridad con sitios de alimentación y reproducción y, 3) los beneficios de cooperar con individuos emparentados (Johnson & Gaine 1990, Lawson Handley & Perrin 2007, Newton 2008). Claramente, los últimos dos factores serían más relevantes para un migrante donde los costos de dispersión son comparativamente bajos (Liu *et al.* 2012).

En casi todas las especies en las que se ha estudiado la dispersión se ha detectado que la distancia de dispersión entre el sitio de nacimiento y el sitio de la primera reproducción es mucho mayor que la de este último sitio con los sucesivos sitios de eventos reproductivos. Este fenómeno tiene consecuencias importantes desde el punto de vista de la ecología de las especies, pero también desde el punto de vista del flujo génico, de la capacidad de colonización y la expansión en la distribución de la especie (Newton 2008).

La comprensión de los procesos y comportamientos que afectan la persistencia de las poblaciones es esencial para su conservación a nivel local y global (Bowler & Benton 2005). Las poblaciones con un bajo éxito reproductivo pueden ser incapaces de responder rápidamente al cambio y son por ello particularmente sensibles a modificaciones en el hábitat (Priddel *et al.* 2006, Votier *et al.* 2008). Comprender el movimiento entre subpoblaciones es un prerrequisito para un manejo adecuado de la especie y una conservación exitosa (Bicknell *et al.* 2012). La fidelidad a los sitios reproductivos está directamente relacionada con el flujo génico, por lo que se espera que altos niveles de variación geográfica entre distintas subpoblaciones sean consecuencia de un bajo flujo génico (Webster *et al.* 2002).

Durante la temporada reproductiva el Macá Tobiano habita las mesetas de altura del oeste de la provincia de Santa Cruz y al llegar el otoño migra a los estuarios y rías de los grandes ríos que desembocan en el Océano Atlántico dentro de la misma provincia (Fjeldså 2004, Imberti *et al.* 2004). Tanto las mesetas de altura como las áreas de invernada son sitios puntuales, aislados, es decir, perfectamente delimitados. Este aislamiento plantea el interrogante de un posible comportamiento filopátrico, con poblaciones habitando sitios puntuales de la distribución, principalmente durante el verano, como ya fuera sospechado por Fjeldså (1986).

Según los resultados del Capítulo 2.A, las poblaciones del Macá Tobiano no se distribuyen uniformemente entre las distintas mesetas del oeste de Santa Cruz, y la población global ha sufrido drásticas disminuciones en algunas mesetas, como es el caso de la meseta del Strobel (> 95%), mientras mantiene poblaciones estables en otras, como es en la MLBA. Por lo tanto, la existencia de poblaciones aisladas, con individuos de comportamiento filopátrico tendría consecuencias importantes para la conservación del Macá Tobiano e implicaría la necesidad de realizar acciones de conservación diferenciadas en las diferentes mesetas, ya sea en relación a las amenazas particulares, como en la urgencia de realizar dichas acciones.

El presente capítulo tiene como objetivo general estudiar el comportamiento filopátrico en el Macá Tobiano para evaluar la existencia de poblaciones diferenciadas, o subpoblaciones, lo

cual tendría consecuencias directas para la conservación de esta especie críticamente amenazada. Este objetivo se abordó mediante dos aproximaciones diferentes:

1- Estudiar la estructuración genética de las poblaciones del Macá Tobiano en las mesetas de altura del oeste de la provincia de Santa Cruz mediante la utilización de marcadores genéticos (ADN mitocondrial).

2- Describir el patrón migratorio del Macá Tobiano entre los sitios de invernada en los estuarios y reproductivos en las lagunas de las mesetas de altura del oeste de Santa Cruz mediante el monitoreo de individuos antes y después de la temporada reproductiva.

Capítulo 3.A.– Estructura genética de las poblaciones del Macá Tobiano (*Podiceps gallardoi*)

Comprender la estructuración poblacional es crítico para la conservación de las especies silvestres, tanto para definir unidades de conservación (e.g. unidades evolutivamente significantes y unidades de manejo) como para identificar posibles limitaciones demográficas que pueden afectar la viabilidad o la recuperación de una especie (Moritz 1994).

La teoría de las metapoblaciones ofrece un marco conceptual para estudiar la estructura y demografía de una especie que no se distribuye uniformemente, ya sea por cuestiones geológicas o topográficas (i.e. islas, montañas, mesetas) o por cuestiones fisonómicas menos evidentes (i.e. estructura del bosque, selvas en galería). Esta teoría considera la demografía de subpoblaciones, la interacción entre ellas (dispersión y recolonización) y, en última instancia, la persistencia del agrupamiento de subpoblaciones, o la metapoblación (McCullough 1996). La teoría de metapoblaciones ha sido aplicada en forma creciente a problemas de conservación, en particular a casos en los que la distribución de la especie se ha fragmentado por la alteración del hábitat como

resultado de la acción del hombre (McCullough 1996). También, estudios sobre la estructura genética han sido utilizados para comprender patrones migratorios (Anski *et al.* 2000).

En especies que realizan movimientos migratorios es más difícil delimitar subpoblaciones, ya que los individuos pueden compartir áreas comunes a lo largo de alguna parte de su ciclo anual, tanto en la época reproductiva como en la de invernada (Møller *et al.* 2011). Cada subpoblación se puede definir como una unidad demográficamente independiente donde se cumplen los supuestos de: 1) independencia (i.e. la probabilidad de extinción es independiente de las demás subpoblaciones); y 2) dispersión (i.e. las tasas de dispersión deben ser suficientemente altas como para que una subpoblación extinta pueda ser recolonizada) (Esler 2000). En especies migratorias, la subdivisión en subpoblaciones puede darse a pesar de la alta movilidad cuando los individuos son filopátricos y regresan consistentemente a un área determinada. Esta cohesión entre individuos de una subpoblación puede darse en diferentes momentos a lo largo del ciclo migratorio. Mientras que en algunas especies se mantiene tanto en los sitios reproductivos como de invernada, en otras sólo se mantiene durante una época del ciclo anual ya que durante el resto del año los individuos comparten áreas con otros provenientes de subpoblaciones distintas (Esler 2000). En otras especies, no se identifican subpoblaciones en ningún momento del ciclo ya que las tasas de dispersión son tan altas que generan una población panmíctica a nivel global (Esler 2000).

En esta sección se presenta información sobre la estructuración genética del Macá Tobiano en las mesetas de altura del oeste de Santa Cruz, mediante la utilización de marcadores genéticos (ADN mitocondrial).

Métodos

Para realizar los estudios de estructuración genética del Macá Tobiano se utilizaron muestras de 56 individuos de Macá Tobiano, obtenidas en la MLBA (n= 36) y Siberia (n= 20), y se agregó una

secuencia no colectada durante el período de estudio, originaria de la meseta del Strobel (van Tuinen *et al.* datos no publicados), por lo que el total de las muestras analizadas fue 57. Se realizó una extracción de sangre utilizando los protocolos estándar de higiene para la toma de muestras de sangre en aves, extrayendo *c.* 50 µl de la arteria braquial (Owen 2011), que fueron almacenados a temperatura ambiente en buffer de lisis (100 mM TRIS, 100 mM EDTA, 10 mM NaCl, 2% SDS) hasta realizar los análisis genéticos. En algunos casos (n= 40), las muestras se obtuvieron de individuos depredados por Visón Americano (*Neovison vison*) (ver capítulo 4.A). En este caso se tomó una muestra de *c.* 3 x 3 mm de músculo pectoral que se almacenó en 100 ml de buffer DMSO (20% v/v DMSO, 250 mM EDTA, NaC).

Para la extracción de ADN se utilizó un método de deshidratación con NaCl y etanol (Miller *et al.* 1988). Se secuenció un fragmento de 353 pares de bases (en adelante pb) de la región control de ADN mitocondrial utilizando el par de *primers* CR3F (5' GCCYCTTATGTCGCCATGC 3') y CR550R (5' GGTGTAGGGGGAAAGAATGATCC 3') (Ogawa *et al.* datos no publicados). El producto de amplificación fue secuenciado en un equipo ABI 3130 xl de 16 capilares. Las secuencias fueron editadas utilizando el programa Bioedit v.7.0.9.0 (Hall 1999). Para calcular los índices básicos de variabilidad genética se utilizó el programa DnaSP v5.10.1 (Librado & Rozas 2009), mientras que para analizar la estructuración poblacional mediante el cálculo del índice de fijación Φ_{ST} se utilizó el programa Arlequin v3.5 (Schneider *et al.* 2000). Se construyó una red de haplotipos con el programa Network v4.6.1 (Flexus-engineering 2008) usando el algoritmo de median-joining (MJ) (Bandelt *et al.* 1999). Por último, se analizó la relación entre haplotipos construyendo un árbol de máxima verosimilitud (ML) usando MEGA 6.0., para lo que se agregó una secuencia de *Podiceps occipitalis* para que actuará como grupo externo. Este análisis se fundamenta en el agrupamiento basado en la similitud de los haplotipos sin la existencia de una hipótesis previa.

Resultados

Las secuencias de los 57 individuos mostraron 6 sitios variables que definieron 9 haplotipos (Tabla 1). Se encontraron dos haplotipos frecuentes, dos haplotipos menos frecuentes y cinco haplotipos raros (Tabla 1, Figura 1). El valor de diversidad haplotípica fue h= 0,73 y la diversidad nucleotídica fue π= 0,003. La distribución de frecuencias de los haplotipos entre mesetas difirió significativamente (Φ_{ST}= 0,18; p< 0,001) y se observó un agrupamiento de haplotipos según meseta (Figura 2).

TABLA 1. Haplotipos (H1–H9) de un fragmento de 353 pb de la región control de ADNmt en 57 individuos de Macá Tobiano. Se muestran las variantes encontradas en 6 sitios segregantes y la frecuencia de los haplotipos.

Haplotipo	**Sitio Segregante**						**Frecuencia (%)**
	58	78	109	157	172	236	
H1	C	T	A	C	G	C	23
H2	T	C	.	.	A	.	9
H3	.	C	.	.	.	.	43
H4	.	.	.	.	.	T	2
H5	.	C	.	.	A	.	11
H6	.	C	G	.	.	.	4
H7	.	.	.	.		.	2
H8	.	C	.	.	.	T	2
H9	.	C	.	T	.	.	4

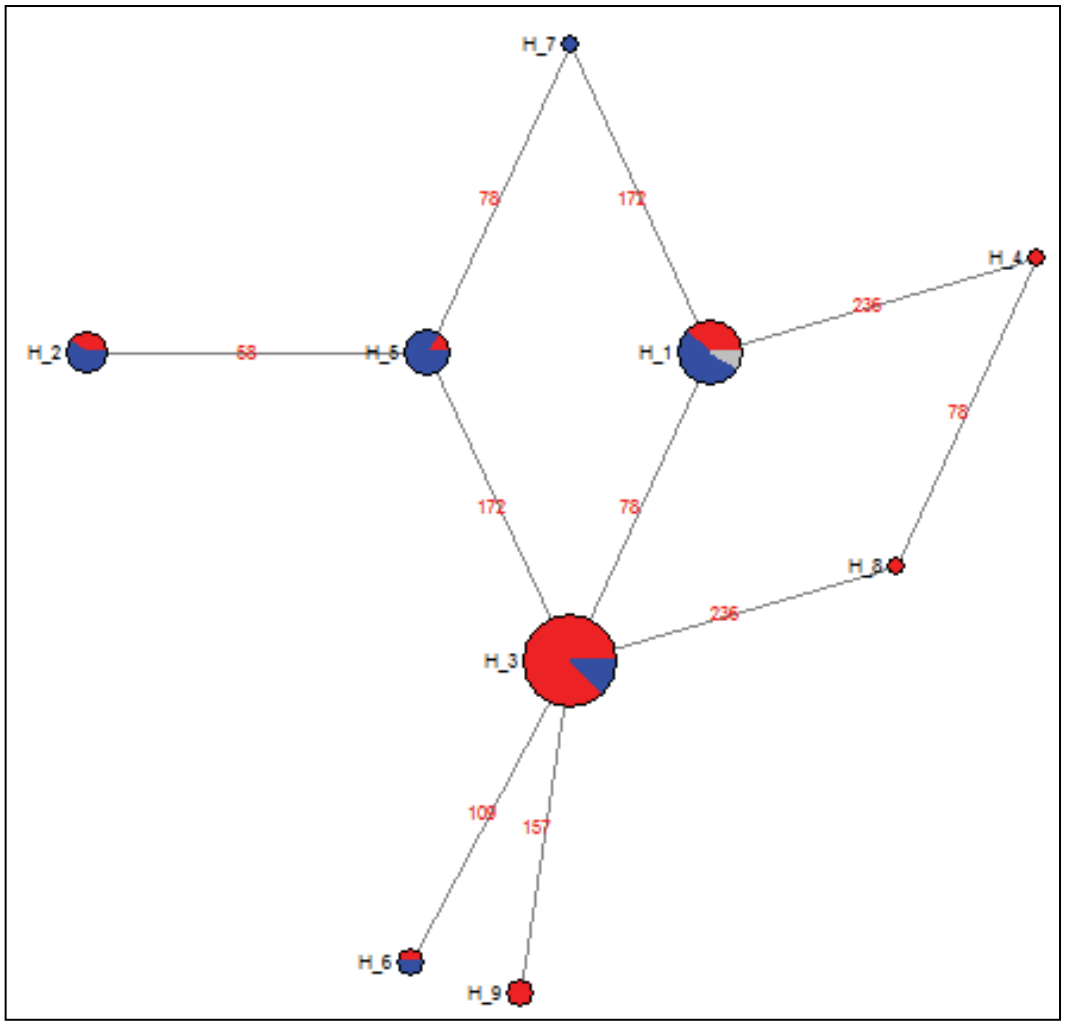

FIGURA 1. Red de haplotipos (H1–H9) y su distribución por meseta. Rojo: MLBA; azul: Siberia; gris: Strobel. El tamaño del círculo es proporcional a la frecuencia del haplotipo; el número sobre las líneas indica el sitio variable entre haplotipos.

FIGURA 2. Árbol de Neighbor-Joining de las 57 muestras de Macá Tobiano y una muestra de *Podiceps occipitalis*. Los colores de la barra a la derecha resaltan la procedencia de los individuos: rojo: MLBA (BA); azul: Siberia (SI); gris: Strobel (ST).

Discusión

Los valores encontrados para los índices de variabilidad genética en los 57 individuos de Macá Tobiano son similares a aquellos encontrados para 23 especies animales de diversos grupos taxonómicos en un fragmento de 456 pb del gen mitocondrial COI (mediana *h*= 0,7; π= 0,003; Goodall-Copestake 2012) y están en el rango de los valores medios encontrados en aves (Ellegren 2013). Este resultado indica que a pesar de la disminución poblacional sufrida por la especie aún no ha ocurrido una pérdida significativa de variabilidad genética por el efecto de la deriva. Dado que la reducción en el tamaño poblacional se produjo en las últimas dos décadas y que supuestamente el tiempo generacional es relativamente largo (Fjeldså 1986), es posible que los individuos aún retengan la variabilidad genética ancestral.

Los resultados obtenidos apoyan la hipótesis de filopatría del Macá Tobiano a las mesetas durante la época reproductiva. La distribución de haplotipos muestra una diferenciación genética entre mesetas y el árbol de Neighbor-Joining muestra que los haplotipos presentes en cada meseta son más cercanos entre sí, apoyando la presencia de linajes en cada meseta. La presencia de ciertos haplotipos en forma minoritaria en una meseta indicaría eventos de dispersión. Los datos obtenidos hasta el momento no permitieron diferenciar si estos eventos de dispersión corresponden a movimientos de dispersión natal, i.e. movimientos desde sitio de nacimiento hacia el sitio donde se realiza el primer evento reproductivo, o de dispersión reproductiva, i.e. movimientos a diferentes localidades en sucesivas temporadas reproductivas (Greenwood 1980, Greenwood & Harvey 1982).

La dispersión natal y reproductiva son dos aspectos importantes de las poblaciones silvestres que afectan la dinámica poblacional y su estructura de edades (Greenwood & Harvey 1982, Johnson & Gaines 1990), al mismo tiempo que facilitan la colonización de nuevas áreas (Hengeveld 1994). Se ha estudiado que la dispersión reproductiva es menos pronunciada que la dispersión natal (Paradis *et al.* 1998). Este patrón es especialmente marcado en especies monógamas con formación de parejas a largo término, que generalmente muestran altos niveles

de filopatría a los territorios reproductivos, aunque el fracaso reproductivo de un año o la pérdida de la pareja promueven el movimiento hacia un nuevo territorio (Anderson *et al.* 1992). Este comportamiento sería una posibilidad en el Macá Tobiano, ya que se ha observado la dispersión entre lagunas cuando las condiciones en un año son desfavorables (Lange 1981). Esto mismo también podría suceder entre mesetas, cuando las lagunas de éstas se secan por completo, como es el caso de Cerro Ventana, donde las poblaciones desaparecieron (ver Capítulo 2.A), aunque se desconoce el destino de los individuos, que podría estar ligado a una dispersión real o simplemente a que las poblaciones se extinguieran localmente.

Por otro lado, en algunas especies existen diferencias sexuales en las tasas de dispersión (Chernetsov *et al.* 2006, Clarke *et al.* 1997), que generalmente están determinadas por la competencia por parejas o territorios (Greenwood 1980). Este aspecto no puede ser analizado con los datos obtenidos en este estudio. Una forma de estudiar la diferencia entre sexos en el comportamiento de dispersión sería estudiar marcadores de herencia biparental. Si el sexo filopátrico fuese el de las hembras se esperaría que la diferenciación del marcador de herencia biparental sea mucho más débil (Prugnolle & de Meeus 2002).

Los estudios de estructuración genética permiten reconocer unidades demográficamente independientes (Palsbøll *et al.* 2007), equivalentes a poblaciones que presentan una divergencia significativa de sus frecuencias alélicas en *loci* nucleares o mitocondriales, independientemente de los linajes filogenéticos de estos alelos (Moritz 1994). La identificación de estas "unidades de manejo" o "unidades de conservación" es fundamental para mantener el potencial adaptativo de una especie amenazada y abordar estrategias de conservación y manejo adecuadas (Fraser & Bernatchez 2001, Allendorf & Luikart 2007). Para especies migratorias, la filopatría a las zonas de cría permite reconocer áreas de particular interés para la conservación (Avise *et al.* 1992, Faaborg *et al.* 2010) e indica los límites de las unidades poblacionales que se quieren conservar (McCormack & Maley 2015). En el caso del Macá Tobiano, la información disponible sugiere que

es posible reconocer a las mesetas como unidades de manejo, para la cuales es importante definir estrategias de conservación independientes.

Capítulo 3.B.– Movimientos poblacionales del Macá Tobiano (*Podiceps gallardoi*)

En la mayoría de las especies animales, los movimientos de sus poblaciones constituyen una estrategia para adaptarse a cambios estacionales predecibles (Ramenofsky & Wingfield 2007). Se han identificado seis tipos de desplazamientos poblacionales: movimientos diarios, dispersión, migración, migración dispersiva, irrupciones (también llamadas invasiones) y nomadismo (Newton 2008). Si bien los dos primeros son comunes a la gran mayoría de las especies, los restantes no lo son tanto, y dependen de condiciones climáticas y ambientales, siendo más frecuentes en ambientes templados y fríos (Newton 2008).

En las aves, cerca de la mitad de las especies realizan algún tipo de movimiento a gran escala (Schueller & Schueller 2009). Estos desplazamientos involucran movimientos masivos en los que la población entera, o una gran parte de ella, se desplaza desde la zona de cría hacia otro área, con un tiempo y dirección determinados. Una excepción es el nomadismo y las irrupciones, movimientos en los que no existen patrones preestablecidos, sino que dependen de la existencia eventual de los recursos necesarios para la subsistencia de una población determinada. La migración dispersiva no involucra necesariamente una migración en distancia, sino en el tipo de ambiente (altitud, por ejemplo) y es frecuente en aves continentales normalmente consideradas 'residentes' (Newton 2008). Que los movimientos poblacionales sean tan frecuentes en las aves refuerza la idea de la importancia de relacionar el conocimiento de los patrones migratorios con las acciones de manejo a realizarse con especies amenazadas (Allen & Singh 2016).

Si las condiciones climáticas y ambientales lo permiten, los macaes pueden permanecer desde el nacimiento hasta la muerte en un mismo cuerpo de agua, sin realizar ningún tipo de desplazamiento de larga distancia (Fjeldså 2004). Sin embargo, en la mayoría de las especies se observan movimientos de larga o media distancia (Llimona & del Hoyo 1992, Konter 2001, Fjeldså 2004), siendo los patrones típicos la migración y el nomadismo (Fjeldså 2004).

Los macaes se desplazan entre localidades casi exclusivamente de noche y suelen realizar movimientos de desplazamientos de larga distancia, por lo que son poco frecuentes movimientos rutinarios diarios entre diferentes lagos o lagunas, como sucede en otros grupos de aves acuáticas, donde los sitios de alimentación y los dormideros o colonias son diferentes (Newton 2008). Entre las pocas excepciones respecto al vuelo nocturno, se han observado desplazamientos diurnos en *Podiceps grisegena* y *P. auritus* en los grandes lagos de Norteamérica, siendo parte de migraciones anuales (Binford & Youngman 2010). En general, la capacidad de vuelo de los macaes es reducida y les requiere un alto grado de gasto de energético, que puede alcanzar hasta el 2% del peso corporal por hora de vuelo (Newton 2008). A pesar de ello, varias especies de macaes realizan largas migraciones con velocidades en ausencia de viento estimadas en *c.* 60 km/h (rango= 55–61,5 km/h) (Cullen *et al.* 1999, Binford & Youngman 2010).

Se han demostrado grandes cambios anatómicos y fisiológicos durante los períodos pre- y post-migratorios en *P. nigricollis*. Al llegar a la zona de invernada los individuos duplican su peso desde *c.* 350 g a *c.* 700 g, debido a la acumulación de grasa, pero además incrementan el tamaño del sistema digestivo y reducen los músculos pectorales. Estos cambios se revierten entre dos y tres semanas previamente a la migración de primavera, cuando recuperan la estructura muscular pectoral y reducen el sistema digestivo hasta en un 50% (Jehl 1997). Debido a la poca capacidad de vuelo y al alto desgaste energético, así como la preparación necesaria desde el punto de vista anatómico-fisiológico, los macaes no inician la migración sino hasta que las condiciones climáticas son las adecuadas, como ausencia de viento o bien viento a favor, ya que cambios

climáticos abruptos pueden generar la necesidad de regresar a los sitios de partida para evitar la muerte debido a desvíos en las rutas de desplazamiento (Newton 2008).

En muchas especies de macaes, principalmente aquellas de zonas desérticas templadas, los movimientos no son predecibles, sino que se asemejan a movimientos del tipo nomadismo, por lo que los cambios anatómicos durante el período invernal no son tan extremos y el principal cambio es la muda de las plumas de vuelo, normalmente realizada al arribar a los sitios de permanencia post-reproductiva (Fjeldså 2004). En especies endémicas de grandes lagos, como es el caso de *P. taczanowskii* del lago Junín, Perú, existe un patrón de migración dispersiva dentro del mismo lago, desplazándose luego de la reproducción desde sectores con juncales y pajonales en la periferia del lago, hacia zonas centrales despojadas de este tipo de vegetación el resto del año (Fjeldså 2004).

Si bien los macaes son un grupo típicamente migratorio, no se propusieron medidas de conservación, investigación y/o manejo en relación a los movimientos poblacionales dentro de las acciones prioritarias para la conservación del orden (O'Donnel & Fjeldså 1997). Esto llama la atención debido a que factores de amenaza como colisiones en áreas urbanas han sido identificados entre las causas de mortalidad en especies migratorias nocturnas (BirdLife International 2016a). Los riesgos potenciales durante la migración solo pueden ser interpretados en base al conocimiento integral de las rutas y patrones migratorios para cada especie en particular, más aún para aquellas poco estudiadas (Fjeldså 2004).

En el caso del Macá Tobiano el conocimiento de las zonas reproductivas fue relativamente rápido. Por el contrario, el conocimiento de los sitios de invernada ha sido lento y es probablemente incompleto (ver Introducción). Para el área reproductiva se han mencionado diferentes amenazas (BirdLife International 2016b). Sin embargo, las posibles amenazas que puede estar afrontando la especie durante la dispersión pre- y post-reproductiva y durante la migración son completamente desconocidas (ver Capítulo 2.A). Tampoco se han evaluado los riesgos en los sitios de invernada, más allá de algunas menciones de potenciales amenazas, como

la captura incidental por parte de pescadores artesanales en los estuarios (Imberti *et al.* 2004) ya que se ha probado que afecta a otras especies de comportamientos similares (Alegre *et al.* 2004). El potencial efecto de accidentes por presencia de ciudades a lo largo de las rutas migratorias del Macá Tobiano es desconocido.

Por otra parte resulta fundamental conocer la posible existencia de un comportamiento migratorio filopátrico, como sugirió Fjeldså (1986). Esto último permitiría definir acciones de conservación específicas para las poblaciones de las mesetas donde las poblaciones han alcanzado números mínimos, así como estimar el potencial de recuperación del Macá Tobiano en toda su distribución.

En la presente sección se presentan resultados de censos poblacionales estacionales y observaciones de individuos anillados con el objetivo de describir los patrones migratorios y presentar evidencias de un comportamiento migratorio filopátrico en el Macá Tobiano.

Métodos

A partir de las temporadas 2009–2010 y 2014–2015 se monitorearon las áreas de invernada y reproductiva del Macá Tobiano (ver Área de Estudio & Metodologías Generales). Información extra fue obtenida para la zona de invernada a partir de censos asistemáticos realizados en el estuario del Río Gallegos (n= 80 censos) y en la ría del Río Coyle (n=21 censos) entre los años 1998 y 2008 (información colectada en colaboración con investigadores y voluntarios de la Asociación Ambiente Sur, Río Gallegos, Santa Cruz; y tomada de Imberti *et al.* 2004). A partir del 2011 se realizaron 11 censos simultáneos, coordinando puntos definidos en una misma fecha y mismo horario de inicio, y además de los sitios mencionados anteriormente, se agregó a los muestreos la ría del Río Chico en la desembocadura del Río Santa Cruz (en sólo 4 censos simultáneos). En la temporada invernal de 2015 se realizaron censos semanales en el estuario del Río Gallegos, desde la primera semana de abril ininterrumpidamente hasta la segunda semana de

septiembre. Los censos semanales se realizaron desde dos puntos fijo: Club de Kayak Iyenu Jono (centro de la ciudad de Río Gallegos), y desde Punta Loyola (desembocadura del estuario del Río Gallegos). Entre el 15 y el 24 de julio de 2011, 5 y 8 de mayo de 2012, 20 de mayo y 3 de junio de 2013, 28 y 31 de julio 2013 y 3 y 15 de julio de 2015 se realizaron censos en grandes lagos del oeste de Santa Cruz, con énfasis en aquellos considerados como sitios potencialmente importantes en el pasado (Johnson 1997): Cardiel, Ghio y Strobel. También se recorrieron lagunas de altura como El Cervecero, Sello (MLBA) y Ocho, Nueve, Herradura, Doce, Rodríguez 9 (Strobel). El acceso a las diferentes zonas durante el invierno, tanto en la costa como en el oeste de la provincia, dependió de las condiciones climáticas y del terreno (Tabla 1).

TABLA 1. Visitas a los lagos interiores y las lagunas de altura del oeste de Santa Cruz durante los monitoreos de invierno. Lagunas refiere a lagunas de la parte alta de la meseta del Strobel y MLBA.

Campaña	Cardiel	Strobel	Ghio	Lagunas
Julio 2011	X		X	X
Mayo 2012				X
Junio 2013	X	X		X
Julio 2013	X			
Julio 2015	X		X	X

Durante las campañas de verano se marcaron un total de 29 individuos, 12 juveniles y los restantes adultos, en tres lagunas de dos mesetas: 5 individuos en Strobel y 24 en MLBA (Tabla 2). Para el marcado fueron utilizados cuatro métodos diferentes: banderillas alares, anillos metálicos (en tibio-tarso; Anillo APN #3052), anillos plásticos coloreados en tibio-tarso y plásticos coloreados en tarso-metatarso. Las marcas en individuos adultos siempre fueron colocadas del lado derecho del cuerpo (sólo una excepción en la que se incorporó también una marca en el lado izquierdo –ver Tabla 2–), mientras que en los juveniles fueron colocadas en el lado izquierdo. A finales de la temporada 2013–2014 y 2014–2015 se colocaron cámaras trampa Bushnell HD (8MP) en cuatro sitios espaciados por *c.* 300 m alrededor de El Cevecero (MLBA)

con el fin de estimar la fecha de arribo de los macaes a las lagunas de altura durante el período en que no es posible acceder a las mismas.

Tabla 2. Individuos marcados entre marzo de 2013 y abril de 2015. Se indica la edad al momento de la captura (A: adultos; J: juvenil), el color de marca y la posición en el cuerpo. Lagunas: Cervecero y Don Ferret (MLBA) y Rodríguez 9 (Strobel). El número entre paréntesis en "Marca" indica el número de banderilla alar.

Localidad	Fecha	Edad	Color	Marca
Cervecero	13/3/12	J	Amarilla	Ala izquierda (10)
Cervecero	14/3/12	A	Amarilla	Ala derecha (10)
Cervecero	14/3/12	A	Amarilla	Ala derecha (9)
Cervecero	14/3/12	A	Amarilla	Ala derecha (8)
Cervecero	15/3/12	J	Amarilla	Ala izquierda (9)
Cervecero	15/3/12	A	Amarilla	Ala derecha (7)
Cervecero	15/3/12	A	Amarilla	Ala derecha (6)
Cervecero	15/3/12	J	Amarilla	Ala izquierda (8)
Don Ferret	17/3/14	J	Plateado 2 (APN)	Tibiotarso izquierdo
Rodríguez 9	29/3/14	A	Rosado	Tibiotarso derecho
Rodríguez 9	29/3/14	J	Rosado	Tibiotarso izquierdo
Rodríguez 9	29/3/14	A	Rosa y violeta	Tibiotarso derecha e izquierda
Cervecero	3/4/14	A	Anaranjado	Tibiotarso derecho
Cervecero	3/4/14	J	Anaranjado	Tibiotarso izquierdo
Cervecero	3/4/14	A	Anaranjado	Tibiotarso derecho
Cervecero	3/4/14	A	Anaranjado	Tibiotarso derecho
Cervecero	5/4/14	J	Anaranjado	Tibiotarso izquierdo
Cervecero	5/4/14	A	Anaranjado	Tibiotarso derecho
Cervecero	20/3/15	J	Rosado	Tarso izquierdo
Cervecero	20/3/15	A	Rosado	Tarso derecho
Rodríguez 9	26/3/15	J	Anaranjado	Tarso izquierdo
Rodríguez 9	26/3/15	A	Anaranjado	Tarso derecho
Cervecero	10/4/15	A	Rosado	Tarso derecho
Cervecero	10/4/15	A	Rosado	Tarso derecho
Cervecero	10/4/15	A	Rosado	Tarso derecho
Cervecero	10/4/15	J	Rosado	Tarso izquierdo
Cervecero	10/4/15	J	Rosado	Tarso izquierdo
Cervecero	10/4/15	A	Rosado	Tarso derecho
Cervecero	10/4/15	J	Rosado	Tarso izquierdo

Por último, se utilizaron los datos obtenidos durante los monitoreos poblacionales sistemáticos de lagunas de la meseta de altura del oeste de Santa Cruz (ver Capítulo 2.A) y se

realizó una comparación inter-anual entre las diferentes mesetas con el fin de evaluar la regularidad de los números poblacionales entre las temporadas 2010–2011, 2011–2012, 2012–2013, 2013–2014 y 2014–2015.

Resultados

Los datos colectados entre 1998 y 2012 permiten evaluar de forma parcial los movimientos migratorios del Macá Tobiano. La fecha más temprana de detección de individuos en las zonas de invernada fue a principios de abril, para adultos el 11 de abril (en 2009) y para juveniles el 16 de abril (en 2013). En la ría del Río Coyle el número de individuos fue similar considerando el promedio de individuos observados durante los monitoreos simultáneos (2011–2015) y el promedio de individuos observados durante todos los monitoreos realizados (1998–2015), con mayores abundancias en mayo y mínimas en julio (Figura 1). En el estuario del Río Gallegos, también ambos números (simultáneos y totalidad de los muestreos) fueron consistentes, pero la mayor variación se observó a comienzo de la temporada invernal (abril-mayo) (Figura 1). Si bien los censos en los tres estuarios tienen gran variación entre distintas visitas, durante el conteo simultáneo (en los tres ríos) en mayo de 2011 se detectaron 759 individuos, que representa casi la totalidad de la población reproductiva (ver Capítulo 2.A). Los censos semanales sistemáticos (invierno de 2015) muestran el mismo patrón de abundancia con un máximo en el mes de mayo (Figura 2).

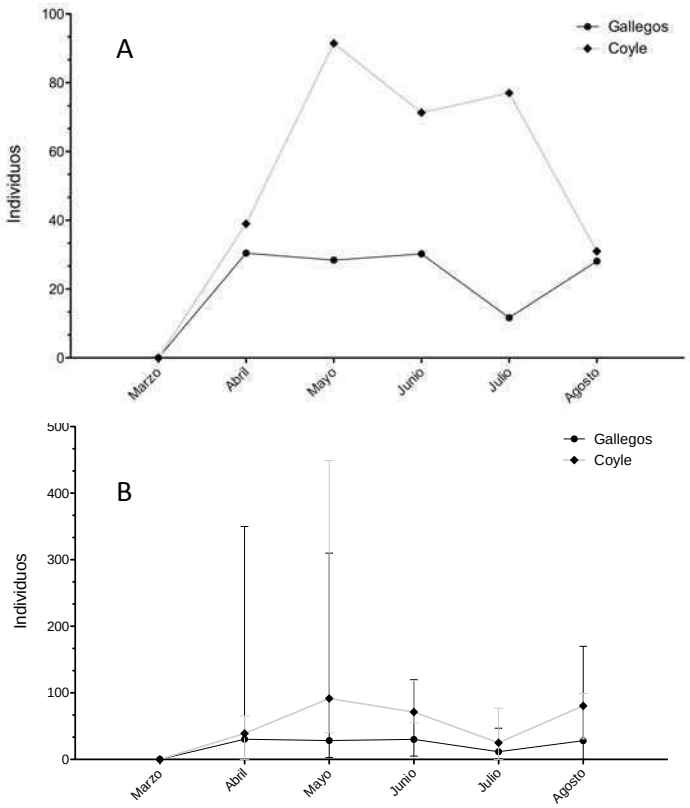

FIGURA 1. Promedio de cantidad de individuos de Macá Tobiano en censos invernales entre 1998 y 2012. A) Números mensuales promedio de todos los monitoreos realizados; B) números mensuales promedios de los censos simultáneos (se marcan valores máximos y mínimos mensuales: gris Coyle; negro Río Gallegos).

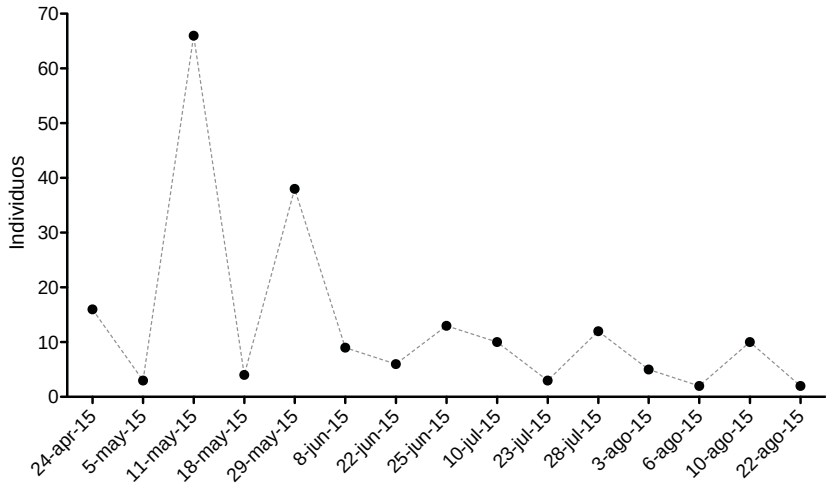

FIGURA 2. Cantidad de individuos de Macá Tobiano detectados durante los censos semanales realizados entre abril y septiembre de 2015 en el estuario del Río Gallegos.

Los registros más tardíos en la zona de las lagunas de altura de las mesetas del oeste de Santa Cruz fue un juvenil en la laguna Ocho (Strobel) el 1 de junio de 2013, así como cinco juveniles y tres adultos observados en El Cervecero (MLBA) el 5 de mayo de 2012 de los cuales dos correspondieron a los individuos marcados con banderillas amarillas (adulto Nº6 y juvenil Nº9). Durante los censos de invierno en lagos interiores de la provincia, se detectaron dieciséis individuos en tres visitas al lago Cardiel, con excepción de la visita de julio de 2015, en la que no se registraron individuos. Todos los individuos registrados fueron identificados como juveniles (ver Figura 10F en Capítulo 1), a excepción de un individuo que no pudo ser identificado correctamente por estar demasiado alejado de la costa.

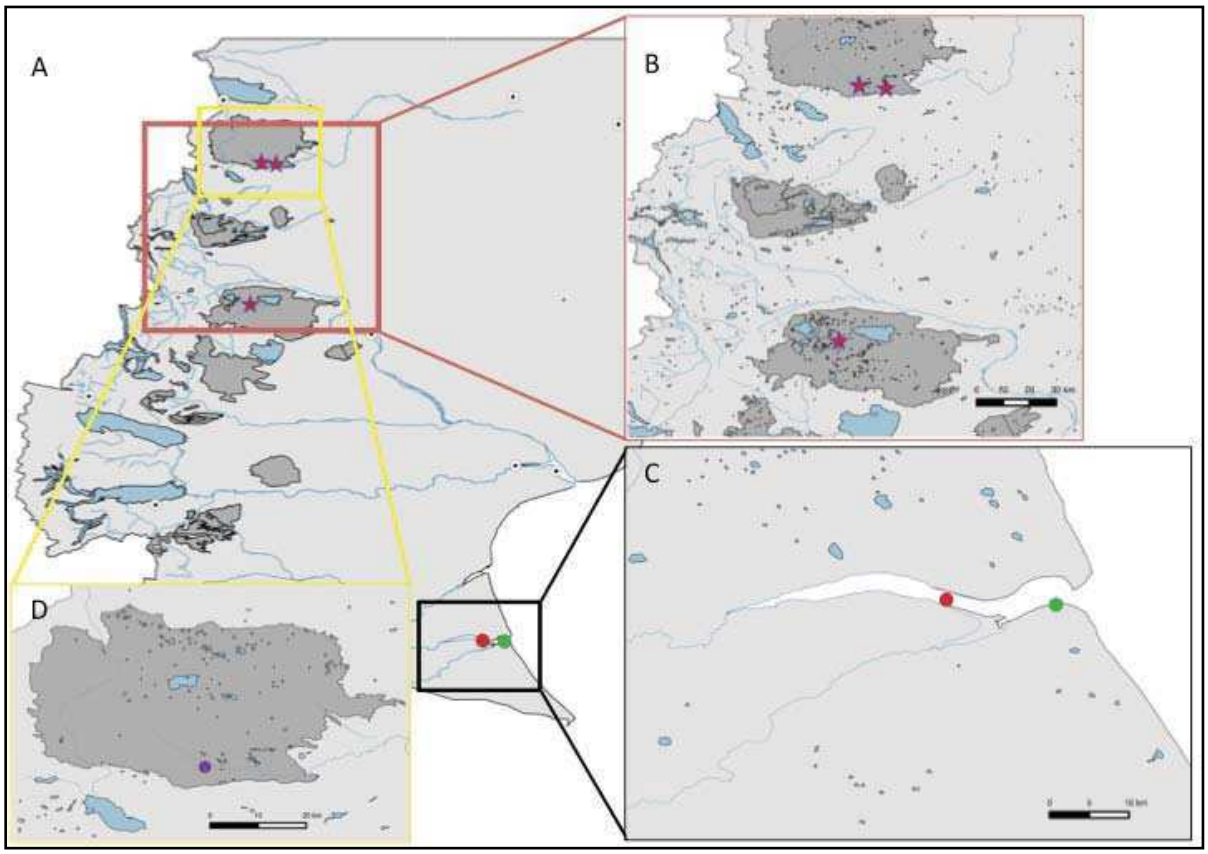

FIGURA 3. Distribución de sitios de captura y re-detección. A) Provincia de Santa Cruz; B) Sitio de marcado de los individuos en MLBA (dos sitios) y Strobel (un sitio); C) área de observación de individuos marcados en invierno (rojo: adulto; verde: juvenil recuperado muerto); D) Sitio de observación de individuos marcados en verano (MLBA).

De los 29 individuos marcados se re-avistaron en total siete individuos (Figuras 3 y 4). Dos detecciones fueron de individuos que aún no habían abandonado la laguna donde se los habían marcado dos meses antes (El Cervecero; adulto Nº6 y juvenil Nº9). Las restantes cinco detecciones fueron de individuos que ya habían realizado desplazamientos desde las lagunas donde habían sido marcados. Dos de estas fueron en sitios de invernada: un adulto marcado en marzo de 2012 en El Cervecero (banderilla amarilla ala derecha) fue detectado en el estuario del Río Gallegos el 11 de mayo de 2012, y un juvenil (con anillo rosado en tarso izquierdo) marcado en El Cervecero en abril de 2015 fue recuperado muerto en el estuario del Río Gallegos, en mayo de 2015.

FIGURA 4. Individuos marcados en 2011–2012, 2013–2014 y 2014–2015. A) Adulto en El Cervecero el 5/5/2012 (#6) (Foto: S. Imberti); B) Anillamiento en El Cervecero (MLBA), abril 2015 (Foto: L. Fasola); C) juvenil anillado en El Cervecero (MLBA), recuperado en el estuario del Río Gallegos, mayo 2015 (Foto: P. Irazoqui); D) adulto y juvenil anillados en El Cervecero (MLBA), abril de 2015 (Foto: P. Hernández); E) juvenil anillado en El Cervecero (MLBA) en días posteriores a su anillamiento, abril de 2015 (Foto: E. Tiberí).

Las tres observaciones restantes se realizaron a partir de la temporada estival 2013–2014, cuando se realizaron búsquedas activas de individuos marcados en la zona reproductiva. En enero de 2015 un individuo (marca naranja, tibio-tarso izquierdo) fue observado en El Cervecero (MLBA). Este individuo fue capturado y marcado en la misma laguna durante la temporada 2013–2014 como juvenil (Tabla 4). Una hembra adulta (anillo rosado en tarso derecho) y un individuo macho (anillo rosado en tarso derecho) fueron observados en El Cervecero el 1–5 de diciembre de 2015 y el 8–18 de enero de 2016, respectivamente. Ambos individuos habían sido capturados como adultos en la misma laguna en la temporada 2014–2015.

TABLA 4. Registros de re-avistamientos de individuos marcados. Se indica fecha de detección, estado en que se encontraba, edad de plumaje al momento de la detección y el tipo y ubicación de marca. Río Gallegos: Estuario del Río Gallegos; Cervecero (MLBA).

Localidad	Fecha	Estado	Edad	Marca	Ubicación
Río Gallegos	11/5/12	Vivo	Adulto	Amarilla	Ala derecha
Cervecero	5/5/12	Vivo	Juvenil	Amarilla	Ala izquierda (9)
Cervecero	5/5/12	Vivo	Adulto	Amarilla	Ala derecha (6)
Cervecero	20/1/15	Vivo	Adulto	Naranja	Tibio-tarso izquierdo
Río Gallegos	17/5/15	Muerto	Juvenil	Rosa	Tarso izquierdo
Cervecero	1/12/15	Vivo	Adulto	Rosa	Tarso derecho
Cervecero	8/1/16	Vivo	Adulto	Rosa	Tarso derecho

La distribución de individuos no fue regular a lo largo de las mesetas durante la temporada reproductiva, como se mostró en el capítulo 2.A. Desde 2009, los monitoreos realizados en *c.* 450 lagos y lagunas de las siete mesetas principales han provisto información comparable entre mesetas y temporadas (ver Capítulo 2.A). Los números a lo largo de las temporadas en cada meseta se mantuvieron relativamente constantes, aunque con variaciones importantes en Siberia y Strobel (Tabla 5).

TABLA 5. Individuos de Macá Tobiano por meseta en las diferentes temporadas. Solamente se utilizaron los números de las mismas lagunas que fueron monitoreadas en todas las temporadas en el mes de enero.

	2011	**2012**	**2013**	**2014**
Asador	24	32	36	32
MLBA	335	402	251	241
Siberia	102	90	217	235
Strobel	62	134	154	123
Mata Amarilla	*SD*	*SD*	10	10
Viedma	8	8	8	*SD*
Vizcachas	0	0	2	0
	531	**666**	**678**	**641**

Las cámaras trampa detectaron el arribo de los macaes a las lagunas de altura de la MLBA el 16 de octubre de 2014 y el 2 de octubre en el 2015 (Figura 5). Los muestreos repetidos indicaron que los macaes tienen un comportamiento irregular al principio de la temporada, con números muy variables en las lagunas y que estos se estabilizan a principios de enero (Figura 6). Para los meses iniciales de la temporada reproductiva (mediados de octubre) lagos más bajos (*c.* 700 msnm) concentran la mayor parte de las poblaciones de las mesetas y hacia mediados/finales del verano las concentraciones mayores se dan en lagos altos (1100–1500 msnm).

FIGURA 5. Imágenes obtenidas mediante cámaras trampa en la laguna El Cervecero el 16 octubre de 2014 (A) y 2 octubre de 2015 (B).

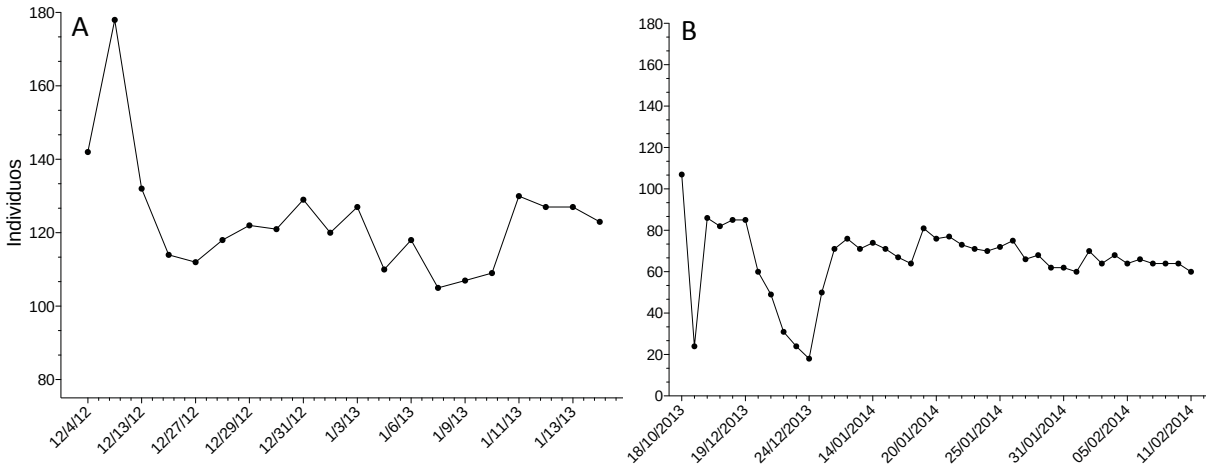

FIGURA 6. Cantidad de individuos de Macá Tobiano a comienzos de la temporada reproductiva en la laguna El Cervecero (MLBA), en las temporadas (A) 2012–2013 y (B) 2013–2014.

Discusión

Los datos obtenidos confirman algunos aspectos discutidos en la bibliografía, principalmente la distribución del Macá Tobiano en los estuarios de los grandes ríos del suroeste de la provincia de Santa Cruz durante la temporada no reproductiva (Konter 2001, Fjeldså 2004, Imberti *et al.* 2004, BirdLife internacional 2016b), pero también revelan patrones y características no mencionadas anteriormente, como es la utilización de los estuarios de forma no uniforme a lo largo de la temporada invernal, los movimientos extremos en distancia y el regreso de individuos a las mismas lagunas y/o mesetas, previamente sugerido por Fjeldså (1986).

Imberti *et al.* (2004) mencionan como los sitios más importantes de invernada a la ría del Río Coyle y al estuario del Río Gallegos, y no así el Río Santa Cruz, que había sido previamente mencionado por Johnson (1997), sitio al que Imberti *et al.* (2004) descartan por ser "poco apropiado". En tal sentido, la presencia de un grupo de individuos en la desembocadura del Río Chico al Río Santa Cruz es consistente con la sugerencia de Johnson (1997). Los números máximos detectados en estos tres sitios de invernada sugieren que es poco probable la existencia de otras áreas de invernada de importancia por fuera de la costa atlántica, sobre todo considerando los 759 adultos observados en mayo de 2011, que representan cerca de la totalidad de la población detectada en la zona reproductiva (ver Capítulo 2.A). La variación temporal de los números obtenidos durante los censos invernales, con concentraciones a fines del otoño y principios del invierno, con una marcada caída durante el resto del invierno y principios de la primavera indicaría que la migración de regreso a la zona reproductiva no es directa y sincronizada, y que es probable que se utilicen cuerpos de agua interiores de zonas bajas, como lo sugiere la observación de 15 individuos en octubre de 1987 en la laguna Le Marchand (Beltrán *et al.* 1992, Imberti *et al.* 2005), y observaciones de fines del invierno en lagunas de zonas bajas de la zona centro de la provincia (S. Imberti com. pers.). Considerando que los vientos predominantes del oeste serían favorables durante la migración hacia la costa atlántica, pero no así durante la migración de regreso, se explicaría una llegada temprana a principios/mediados de abril y una

partida de forma gradual también temprana a mediados del invierno, en agosto, con posibles escalas en lagos y lagunas interiores. Sin embargo, las observaciones anecdóticas (S. Imberti com. pers.) y las detecciones en los lagos interiores aún no permiten confirmar esta hipótesis.

La llegada a las mesetas también es relativamente temprana, con las detecciones mediante las fotos de cámaras trampa a principios y mediados de octubre, cuando las lagunas recién comienzan a descongelarse. Esto significa que existe un período cercano a un mes entre las detecciones más tardías en la zona de invernada (fines de agosto) y las más tempranas en las lagunas de altura (principios/mediados de octubre). Una vez que los individuos llegan a las mesetas, realizan un 'ascenso' gradual. Este fenómeno fue claro en la temporada 2012–2013 en laguna Las Coloradas (700 msnm), donde se llegó a detectar el 98% de la población de la meseta del Strobel en octubre, mientras que a mediados de diciembre la misma laguna solo albergaba el 40% y para enero un solo individuo fue detectado allí. El fenómeno fue también observado en la temporada 2013–2014 cuando en El Sello (MLBA) (1500 msnm) no fue detectado ningún individuo en diciembre, en enero fueron detectados 18 individuos, en febrero unos 40 y finalmente en marzo más de 150 individuos, mientras que paralelamente en Vizcaína 1 (1056 msnm) (MLBA) a *c.* 25 km de distancia hacia el este, los números se redujeron de 30 individuos en enero y febrero a ningún individuo en marzo. Por último, el fenómeno también se repitió en Siberia en 2012–2013, cuando en C199 (1100 msnm) (Siberia) 220 individuos se concentraron en marzo, mientras que en el resto de la temporada (diciembre a febrero) solo había 115 individuos. La clasificación de lagos 'bajos' o 'altos' depende de la latitud de la meseta, siendo mayor la altura de lagos 'bajos' a *c.* 1000 msnm en la MLBA (47º S) y más bajos los lagos 'altos' a *c.* 1100 msnm en la Siberia (49º S). Una partida temprana desde los estuarios a mitad del invierno favorecería una ventana de vientos más moderados, con respecto a los fuertes vientos de la primavera. Esta migración adaptada a los vientos ya fue descripta para macaes (Newton 2008) y no sorprende que el Macá Tobiano, que habita en una región marcada por el viento, puede tener estrategias migratorias condicionadas a esta característica ambiental.

La variación en los métodos de marcado se debió a la falta de información publicada para este grupo de aves, principalmente la ausencia de estudios de captura-recaptura. Uno de los objetivos paralelo del trabajo fue definir un método eficiente de detección de individuos a distancia para futuras investigaciones sobre el comportamiento de la especie. La detección de individuos marcados permitió conocer dos aspectos fundamentales. Por un lado, los dos individuos detectados durante el invierno en la costa de Santa Cruz evidencian que individuos de las lagunas más septentrionales de la MLBA alcanzan el estuario más austral, en el Río Gallegos. Esto, junto con los datos de censos simultáneos en los ríos, indicaría que la población total de la especie se concentra en los estuarios, sin una segregación de las subpoblaciones de cada meseta en diferentes estuarios. Segundo, tres de los 29 individuos marcados fueron re-detectados en la temporada siguiente a la captura en la misma laguna, lo que es consistente con la hipótesis de que el Macá Tobiano tiene comportamiento migratorio filopátrico, como ya sugirió Fjeldså (1986) y era también sospechado por naturalistas en la década de 1980's (A. Serret com. pers.) y como indican los datos genéticos (ADN mitocondrial) presentados en la sección anterior (Capítulo 3.A).

Hasta el presente estudio, el lugar utilizado por los juveniles durante el primer invierno era una incógnita que no había sido resuelta en los estudios previos en las zonas de invernada (Johnson 1997, Imberti *et al.* 2004), ya que no se habían observado juveniles fuera de las lagunas reproductivas (A. Serret com. pers.). Los resultados preliminares de este estudio indican que los juveniles utilizarían como área de invernada tanto los lagos interiores, como los estuarios de la costa atlántica del sureste de la provincia de Santa Cruz. El individuo anillado en El Cervecero en marzo de 2015 y encontrado muerto en mayo de 2015 en el estuario del Río Gallegos, indica un desplazamiento de *c.* 550 km realizado por este juvenil en su primera migración. Es posible que la migración de los juveniles a los estuarios ocurra en aquellos casos en que completan su desarrollo en un momento temprano del otoño, lo que les permitiría migrar junto a los adultos. Por el contrario, aquellos juveniles que no completaron su desarrollo (nacidos en colonias tardías)

posiblemente permanezcan en lagos interiores. Estos lagos, aunque son relativamente estables y permanecen todo el invierno sin cobertura de hielo, son menos estables que los estuarios, los cuales mantienen ritmos de mareas constantes y predecibles. Los individuos detectados en las lagunas de altura en meses de otoño (mayo y junio) coincidieron con la existencia de colonias tardías en esas mesetas. De la misma manera, las observaciones de los juveniles en el Lago Cardiel coincidieron con la existencia de colonias tardías en mesetas cercanas (Strobel y Siberia).

Los números constantes en las mesetas en diferentes temporadas también son concordantes con la idea de la existencia de un comportamiento migratorio del tipo filopátrico en el Macá Tobiano, con una baja tasa de dispersión.

Capítulo 3. Discusión General

Existe un optimismo conservacionista incipiente relacionado con el aumento en los esfuerzos puestos en conservación y con la concientización de parte de la sociedad en los problemas ambientales, pero la pérdida de diversidad persiste, por lo que la conservación es un proceso cíclico dinámico que debe continuarse mas allá de la falta de certeza de los resultados que se obtendrán (Pullin *et al.* 2013). En el caso del Macá Tobiano, las acciones de conservación que se están desarrollando (ver Discusión General, Conclusiones & Recomendaciones de Manejo) parecerían estar promoviendo el crecimiento poblacional, como se muestra en el capítulo 2.A. Sin embargo, es necesario definir prioridades y desarrollar acciones con la idea de favorecer acciones futuras y aumentar el conocimiento en cada etapa del ciclo de vida completo de la especie. La información presentada en este capítulo brinda datos consistentes con aquellos de distintas fuentes, pero además abre muchos interrogantes. Por esto, estudios sobre ecología poblacional y aspectos genéticos son fundamentales para estudiar la filopatría del Macá Tobiano y realizar aproximaciones a problemas centrales de su conservación (Hable & Assman 2010). Este

comportamiento puede tener consecuencias importantes en una población amenazada, principalmente con subpoblaciones con alto grado de endogamia, lo que ha sido sugerido como un factor limitante para el crecimiento poblacional (Allendorf & Luikart 2007).

La información presentada en este capítulo apoya la hipótesis de que el Macá Tobiano tiene variación geográfica entre subpoblaciones producto de un reducido flujo génico entre las mismas, como consecuencia de un patrón de migración de tipo filopátrico a cada meseta. La existencia de estructuración genética poblacional basada en un gen de origen mitocondrial (región control) sugiere una estructura de tipo metapoblacional, con las mesetas actuando como islas poblacionales independientes (Moritz 1994). La estructura metapoblacional concuerda con los resultados obtenidos de los estudios de movimientos y de los censos poblacionales, los cuales sugieren tanto una fidelidad a los sitios de nacimiento como fidelidad reproductiva (a sitios donde reprodujeron en temporadas anteriores), así como una constancia de las poblaciones en cada meseta a lo largo de las temporadas y una frecuente migración de individuos entre las poblaciones (aunque no se determinó la tasa de migración). La información obtenida mediante los estudios genéticos (si bien aun parcial) sugiere que si bien la especie parece tener un nivel importante de comportamiento filopátrico, existirían eventos de dispersión/migración entre las poblaciones que serán interesantes de evaluar mediante estudios más exhaustivos de movimientos por anillado y transmisores.

La importancia de conocer estos patrones de estructuración en especies amenazadas es fundamental para poder realizar y ajustar acciones de manejo y conservación (Moritz 1994, McCullough 1996). El comportamiento migratorio filopátrico ha sido reportado en otras especies de macaes (Eichhorst 1992, Konter y Konter 2006), pero ninguna especie amenazada ha sido estudiada en este sentido (BirdLife International 2016a). En el caso del Macá Tobiano, la existencia de comportamiento filopátrico y de una estructura metapoblacional, pone en evidencia la necesidad de acciones de manejo enfocadas a cada una de las mesetas, con mayor énfasis en aquellas donde las poblaciones se han reducido a niveles críticos (ver Capítulo 2.A). También

pone de manifiesto la necesidad de proteger aquellas mesetas donde existen poblaciones estables que pueden garantizar una "fuente" de individuos que permita una recolonización a largo plazo de las mesetas más afectadas.

Para una conservación efectiva del Macá Tobiano será crítico conocer el comportamiento migratorio, principalmente las rutas migratorias tanto durante la migración de otoño como la de primavera, así como también aspectos del intercambio de individuos entre las subpoblaciones. Estudios futuros deberán enfocarse en esfuerzos de marcado-recaptura, así como en la utilización de tecnología que permita conocer patrones migratorios (transmisores de tipo GPS, geo-localizadores o satelitales) y análisis genéticos más detallados mediante la utilización de un mayor número de marcadores. El desconocimiento de las rutas migratorias podría estar 'ocultando' otros problemas que afectan a la especie, que incluso podrían estar actuando junto con otros factores mencionados como negativos para las poblaciones del Macá Tobiano (ver Capítulos 2.B y 4). Profundizar el conocimiento del intercambio de individuos entre subpoblaciones permitirá además reconocer si existen subpoblaciones que actúan como fuente y otras como sumideros, lo que podría fundamental para reconocer posibles rutas de recolonización de mesetas. Esto, también ayudará a prever medidas que las favorezcan a recuperar poblaciones donde hayan ocurrido extinciones locales. Más aun, conocer el efecto de las amenazas que estarían actuando sobre el Macá Tobiano permitirá realizar acciones de manejo de mayor eficiencia entre las diferentes subpoblaciones, pero principalmente, este mayor conocimiento permitirá desarrollar nuevas herramientas frente aquellos factores aún desconocidos que puedan afectar su situación de conservación.

Ilustración digital original para esta tesis de un Macá Tobiano y un Visón Americano en un enfrentamiento, por Pollo Calavera

Capítulo 4.

ESPECIES INVASORAS QUE AFECTAN A LAS POBLACIONES DEL MACÁ TOBIANO (*PODICEPS GALLARDOI*)

Existen dos vías posibles para la dispersión de una especie: la dispersión natural o la dispersión facilitada por los humanos, o antropogénica. Mientras la dispersión natural suele ocurrir en tiempos evolutivos (es lenta), en forma unidireccional y raramente permite cruzar barreras biogeográficas, la dispersión antropogénica suele ser rápida y es facilitada tanto por el interés directo del humano, así como también por actividades o acciones indirectas que favorecen el desplazamiento a lo largo de grandes distancias cruzando barreras biogeográficas de otra forma imposibles de atravesar (Nentwig 2007).

Entre las dispersiones antropogénicas se destacan dos tipos principales, las no intencionales y las intencionales. Entre las primeras se encuentran el transporte por barcos o en vehículos terrestres, individuos escapados y/o conexiones por ríos y canales, mientras que entre las intencionales se destacan las introducciones de animales domésticos, animales para caza recreativa y subsistencia, especies ornamentales, especies utilizadas como controles biológicos o, simplemente mascotas (Nentwig 2007). Existen también invasiones biológicas que no ocurrieron como consecuencia del transporte o el traslado a través de barreras biogeográficas, como es el caso de aquellas especies que por causas relacionadas con el humano logran expandir su rango de distribución incrementando sus números poblacionales de forma llamativa en cortos períodos de tiempo (Newton 1998). Es importante considerar que estas invasiones no son similares en su origen a aquellas de especies exóticas, por lo que es importante siempre reconocer a las especies que aumentan sus poblaciones y áreas de distribución como 'invasiones nativas' (Simberloff 2011).

La causa por la cual algunas especies logran adaptarse y se transforman en invasoras en la comunidad colonizada aún continúa siendo objeto de debate ya que se trata de un proceso complejo debido a que la velocidad/agresividad de la invasión es una consecuencia de la interacción entre las características intrínsecas de la especie invasora y de la comunidad que está siendo invadida (Nentwig 2007). Por lo tanto, cada invasión es un evento independiente e irrepetible, más allá de las similitudes que puedan detectarse entre invasiones.

La mayoría de los conservacionistas y científicos abocados al manejo e investigación de las especies invasoras, concuerdan en que las invasiones son un problema de gran escala y que están causando un efecto negativo masivo sobre las biotas de todo el mundo. Sin embargo, muchos de estos efectos son sólo sospechados y la verdadera magnitud del mismo necesita ser científicamente evaluada (Gurevitch & Padilla 2004).

Los esfuerzos para revertir invasiones, incluso aquellas de pequeña escala, pueden demandar gran cantidad de recursos, tanto humanos como económicos, y suelen ser procesos a muy largo plazo (Zedler 2011). El control de las especies invasoras no sólo es complicado desde lo práctico sino que también el concepto de invasión biológica puede transformarse en problemático, ya que muchas veces la discusión sobre las invasiones puede confundirse con conceptos cercanos a la xenofobia, o su opuesto, el 'nativismo'. Las discusiones sobre el control de las especies invasoras puede incluir a animales no-humanos y humanos, lo que en muchos casos conlleva a problemáticas éticas y morales más amplias con consecuencias a nivel social (Coates 2011). Es por esto que la prevención de las invasiones es la medida fundamental que debe ser considerada y, con toda certeza, es la medida más económica frente a una situación de invasión inminente. De cualquier manera, la prevención no siempre es posible, por lo que es necesario contemplar posibles escenarios para poder realizar acciones de respuesta rápida, que eviten el gasto de grandes recursos y conflictos sociales de mayor escala (Westbrook & Eplee 2011).

Las especies invasoras han sido identificadas como la causa de amenaza en más del 50% de las especies de aves críticamente amenazadas de extinción del mundo (Butchard *et al.* 2006). Además de ser uno de los mayores riesgos para la fauna constituyen un problema económico muy importante. Sólo en EEUU se ha calculado que las especies exóticas invasoras causan pérdidas por un total de 137 mil millones de dólares anuales (Westbrook & Eplee 2011).

En el caso del orden Podicipediformes las especies invasoras son una de las principales causas de reducción de las poblaciones de todas las especies que han sido categorizadas con algún grado de amenaza, y ciertamente han jugado un papel preponderante en las extinciones recientes de tres especies de macaes (BirdLife International 2016a).

En la mayoría de las especies de macaes categorizadas como amenazadas, los peces exóticos han sido mencionados como una potencial amenaza, y en algunas de ellas también los mamíferos invasores fueron señalados como una de las potenciales causas de la declinación poblacional (BirdLife International 2016a). En el caso del Macá Tobiano, hasta este estudio la única especie mencionada como una posible amenaza había sido la Gaviota Cocinera (*Larus dominicanus*), y aunque esta especie es nativa, ya en la década del 1980's se la consideraba como un potencial riesgo debido a la expansión de su distribución (Beltrán *et al.* 1992). Cabe destacar que la Gaviota Cocinera es la única especie de ave mencionada como amenaza para las especies del orden Podicipediformes (BirdLife International 2016a).

A principios de los 2000's, con la diversificación en las actividades productivas en la Patagonia debido a la proliferación de la actividad pesquera industrial y al turismo de estancia, los peces exóticos comenzaron a mencionarse como un potencial factor de amenaza para el Macá Tobiano (Johnson *et al.* 2006). Por otra parte, en el año 2011 se conoció por primera vez el impacto del Visón Americano (*Neovison vison*) sobre las poblaciones del Macá Tobiano (ver Capítulo 4.A), aunque el riesgo potencial ya había sido sugerido por Fasola (2009) debido al superposición en sus distribuciones.

El objetivo del Capítulo 4 es estudiar el efecto de tres especies invasoras, dos exóticas y una nativa, sobre las poblaciones del Macá Tobiano. Para esto se subdividió el capítulo en tres secciones:

1- En la Sección 4.A se estudian los efectos del Visón Americano (*Neovison vison*) sobre las poblaciones del Macá Tobiano, utilizando para esto observaciones de depredación directas y los análisis de dieta en los distintos sectores del área de las mesetas de altura. Se describen los eventos de depredación detectados durante el período de estudio.

2- En la Sección 4.B se analiza el cambio en la comunidad de aves acuáticas en distintas lagunas con y sin presencia de Trucha Arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*) en la meseta del Strobel y se realiza una comparación de los números poblaciones del Macá Tobiano en lagunas de dicha meseta antes y después de la siembra de Trucha Arcoíris.

3- Por último, en la Sección 4.C se analiza el grado de superposición en la ocupación de lagunas por parte de la Gaviota Cocinera (*Larus dominicanus*) y el Macá Tobiano. Se describe la frecuencia de visitas y las interacciones agresivas detectadas durante el período de estudio.

Capítulo 4.A– Análisis de la dieta del Visón Americano (*Neovison vison*) en el área de distribución del Macá Tobiano (*Podiceps gallardoi*) y efectos sobre sus poblaciones

El Visón Americano (*Neovison vison*), familia Mustelidae, es originario de Norteamérica y se distribuye desde el norte de Canadá hasta el sur de EEUU, con excepción de las zonas áridas del suroeste (Larivière & Jennings 2009). Debido a las características de su piel, desde finales del siglo XIX y, principalmente, durante el siglo XX, ha sido utilizado para la industria peletera, actividad que fue promovida en diferentes partes del mundo, inclusive en las zonas

templadas y frías de Argentina y Chile. Actualmente, debido a liberaciones y escapes accidentales, las poblaciones silvestres ocupan también gran parte de Europa y Asia (Ruiz Olmos *et al.* 1997, Macdonald & Harrintong 2003).

En la década de 1930's se abrieron las primeras granjas de cría de visones en la Patagonia argentina (impulsados por el gobierno nacional) y chilena, con varios emprendimientos en la zona de Magallanes (Chile) y Chubut (Argentina) (Fasola 2009, Fasola & Valenzuela 2014). A partir de la década de 1960's comenzaron a detectarse poblaciones asilvestradas en zonas cercanas a los primeros criaderos, y para las décadas de 1980's y 1990's la distribución ocupaba una amplia área de Patagonia, por lo que comenzaron a realizarse estudios sobre dieta, ecología e interacciones con fauna nativa de esta región (Chehebar *et al.* 1986, Previtali *et al.* 1998, Aued *et al.* 2003, Fasola *et al.* 2009, Fasola *et al.* 2010).

Los estudios clásicos de la dieta del Visón Americano y de sus interacciones con especies simpátricas en su distribución original han demostrado que este depredador es un importante modelador de las poblaciones de presas, seleccionando los individuos más débiles de la población, es decir, aquellos que ocupan territorios marginales y/o individuos juveniles y enfermos (Sargeant 1973). Esto mismo se ha observado cuando invade nuevos territorios (Barreto *et al.* 1998). La mayoría de los estudios sobre su espectro trófico indican que es un predador generalista, con plasticidad para adaptarse una amplia variedad de ambientes acuáticos y a nuevas comunidades de presas (Macdonald & Harrington 2003). Los mamíferos son las presas más habituales, pero poseen la capacidad de incluir muchos otros ítems dependiendo de la accesibilidad local y temporal (Fasola 2009, Ibarra *et al.* 2009).

En todos los sitios donde el Visón Americano fue introducido se lo asocia con problemas de conservación de especies nativas debido a un doble impacto: el directo sobre las presas que consume y el indirecto sobre las poblaciones de los depredadores locales con los que compite y a quienes desplaza (Macdonald & Harrington 2003). Los efectos negativos sobre poblaciones nativas de mamíferos y aves fueron ampliamente estudiados en Europa

(Halliwell & Macdonald 1996, Barreto *et al.* 1998, Ferreras & Macdonald 1999, Aars *et al.* 2001). Los efectos sobre la fauna nativa siempre se relacionan con la disponibilidad (Macdonald & Harrington 2003), así como con las características intrínsecas de las especies presa y competidoras (Halliwell & Macdonald 1996, Nentwig 2007).

Los resultados de análisis sobre la dieta del Visón Americano realizados en Patagonia coinciden con aquellos realizados en otras partes del mundo. En estos estudios fue caracterizado como un predador generalista que consume principalmente mamíferos con una frecuencia de al menos un 50% (Fasola 2009, Ibarra *et al.* 2009, Fasola *et al.* 2010). También se estudió la ocupación de sitios y la densidad de visones en hábitats acuáticos patagónicos insulares, detectándose que varía entre 0,25 y 1,25 visones/km de costa de río/lago (Schüttler *et al.* 2010). Su velocidad de expansión en la Patagonia ha sido estimada en 5,43 km/año hacia el sur y 7,3 km/año hacia el norte, con respecto a los sitios conocidos de liberación (Fasola *et al.* 2010). La ocupación actual en la Patagonia argentina se extendería desde el noroeste de Neuquén hasta el extremo noroeste de Santa Cruz, con una población disyunta en la Isla de Tierra del Fuego (Fasola *et al.* 2010). Una actualización de la distribución del visón en la provincia de Santa Cruz demuestra que actualmente alcanzaría sectores más amplios, al menos hasta el centro-oeste y en la zona centro del PN Los Glaciares como límite sur (Fasola & Roesler, datos no publicados).

El Visón Americano también produce efectos negativos sobre las comunidades de aves (Ferreras & Macdonald 1999). Estudios de aves de islas mostraron que la remoción de visones tuvo efectos positivos tanto en el éxito reproductivo como en la disminución del comportamiento de defensa de nidadas (Nordström *et al.* 2004). Schüttler *et al.* (2009) analizaron la vulnerabilidad de las aves acuáticas en la zona de islas de Tierra del Fuego (Chile) ante la expansión del Visón Americano, y detectaron que existe una mayor vulnerabilidad en aquellas especies que nidifican en forma solitaria, principalmente en las que lo hacen cerca de la costa. Estos autores también evaluaron un posible comportamiento *naïve*

por parte de las aves de islas frente a depredadores terrestres, aunque no presentaron evidencias que permitan confirmar ese comportamiento.

También se ha relacionado la disminución de las especies acuáticas en lagos patagónicos con la presencia de visones (Peris *et al.* 2009). Sin embargo, con la información presentada en dicho trabajo no es posible llegar a una conclusión certera ya que los autores comparan cuerpos de agua con características muy diferentes, lo que podría ser la principal causa de diferencias en riqueza y abundancia de aves, más allá de la presencia/ausencia de visones. Fraga (2000) especula que el Visón Americano pudo haber sido la causa de declinación poblacional de la globalmente vulnerable *Rallus antarcticus* en gran parte de su distribución, pero no presenta datos al respecto.

El Visón Americano fue mencionado como uno de los principales depredadores de macaes (Fjeldså 2004). Incluso se han estudiado comportamientos de macaes de Norteamérica, como el abandono de nidos durante la noche, que reducirían el riesgo de depredación ante la presencia de visones (Nuechterlein & Buitrón 2002). Breault & Cheng (1988) han reportado eventos de "surplus killing" o matanza masiva de individuos de *Podiceps nigricollis* por parte de visones en sitios donde el visón es un depredador nativo, lo que muestra la importancia del visón como depredador de macaes.

Los únicos depredadores naturales de Macá Tobiano son aves rapaces (*Falco peregrinus* y *Circus cinereus*) (Beltrán *et al.* 1992). Debido a la ausencia de una historia evolutiva común con el Visón Americano y a que no existen predadores mamíferos nativos de hábitos semi-acuáticos que habiten las lagunas de altura de las mesetas de Santa Cruz (Canevari & Vaccaro 2007) el Macá Tobiano podría no tener adaptaciones comportamentales para evitar ataques por parte del visón durante la temporada reproductiva y podría ser un ejemplo de especie presa *naïve*. Esto podría ser distinto para otras aves acuáticas simpátricas con el Macá Tobiano, cuyas distribuciones alcanzan sectores con especies de mamíferos acuáticos depredadoras, como la Comadreja Colorada (*Lutreolina crassicaudata*), cuyos hábitos y

comportamiento son relativamente similares a los del Visón Americano (Canevari & Vaccaro 2007). También se han descripto matanzas masivas de *Podiceps occipitalis* en colonias de la región Pampeana por parte del Hurón Menor (*Galictis cuja*) (Burguer 1974), por lo que esta especie podría tener una presión de selección que favorezca adaptaciones para evitar este tipo de depredadores. Si bien los hurones habitan zonas bajas y medias de las mesetas de altura del oeste de Santa Cruz (Fasola & Roesler, datos no publicados), la acción de depredación en las lagunas pampeanas se debe a un tipo de ambiente diferente, con presencia de juncales, los cuales permiten a esta especie de hábitos terrestres alcanzar los nidos de los macaes, lo que no sucedería en las lagunas donde habita el Macá Tobiano.

El objetivo de la sección 4.A es describir la dieta del Visón Americano en el área de la MLBA y analizar el potencial impacto sobre la población de Macá Tobiano. En particular se identificaron los ítems presa prioritarios en el área y se analizaron diferencias en la dieta de este predador entre la parte alta y los alrededores de la meseta y las partes bajas. Mientras que en las partes altas se encuentran las lagunas ocupadas por el Macá Tobiano y la presencia de visones es intermitente, en las partes bajas está presente la población que es fuente de los individuos que acceden a las partes altas. Además se describen los eventos de depredación de Macá Tobiano por parte del Visón Americano detectados durante las campañas de monitoreo.

Métodos

Colecta de heces de Visón Americano.– Durante las campañas 2011–2012, 2012–2013, 2013–2014 y 2014–2015 se colectaron heces de Visón Americano. Debido a los hábitos semi-acuáticos del Visón Americano, su actividad se concentra en la cercanía de la interfase agua-tierra. Por lo tanto para los trabajos de detección y búsqueda de heces se recorrieron costas de lagos, lagunas, márgenes de ríos y arroyos donde la probabilidad de detectar a la especie es

máxima. En cada punto se buscaron signos de la especie a lo largo de 600 m de esta interfase, cubriendo una franja de aproximadamente 10 m desde la línea de agua. Fueron especialmente registrados los posibles lugares de refugio como arbustos o huecos en rocas. Las heces encontradas fueron colectadas en bolsas de papel o celofán rotuladas con fecha, localización y antigüedad (vieja-seca, semi-fresca, fresca).

La selección de áreas entre la parte alta y baja de la meseta se basó en información obtenida en trabajos con Visón Americano en la zona de estudio. Esta información permitió establecer que la ocupación por parte de los visones de ambos sectores no es la misma, con presencia permanente en las partes bajas y estacional en las partes altas (Fasola & Roesler, datos no publicados). Para esto se determinó un límite altitudinal de 600 msnm por ser éste el límite superior de los puntos en los que se detectó ocupación permanente. El trabajo de búsqueda de heces de visones se realizó en la MLBA debido a que es en esta meseta donde inicialmente se detectó la presencia de Visón Americano en lagunas con Macá Tobiano.

Análisis del contenido de las muestras.– Para facilitar la separación del contenido, la muestra se sumergió en agua usando una probeta de 50 ml para medir además el volumen de la misma por volumen de agua desplazado. Con la ayuda de pinzas y agujas de disección se separó la muestra sobre una superficie blanca, clasificando pequeñas partes de aves, mamíferos, peces, crustáceos, insectos, reptiles, anfibios y material vegetal. Una vez finalizada la separación en clases se procedió a hacer una estimación visual de la proporción de cada ítem en la muestra total para lo que se adjudicó un porcentaje del volumen de muestra a cada ítem encontrado. Cuando la presencia eran restos mínimos, se adjudicó arbitrariamente un valor de 1%.

Para cada clase identificada se guardaron fragmentos con posible valor para una posterior identificación a nivel de familia, género o especie. En el caso de aves se reservaron plumas en tubos eppendorf con alcohol al 70% para posterior identificación de patrones

microscópicos de los nudos de las plúmulas con muestras de referencia o claves de identificación (Day 1966).

Análisis de los datos.– Para cada muestra se registró la proporción de cada ítem presa en relación al total de la muestra, la ocurrencia de cada clase de ítem presa y el ítem dominante. A partir de estos datos se calculó la Frecuencia Relativa de la Ocurrencia (FRO) (n ocurrencias del ítem *i* dividido por el total de ocurrencias en las muestras) ya que resulta una medida comúnmente utilizada para evaluar la dieta de Visón Americano y otros mustélidos (Fasola *et al.* 2009, Fasola *et al.* 2010), y la proporción de las muestras dominadas (DOM) por cada clase de presa (cantidad de muestras dominadas por el ítem *i* dividida por la cantidad de muestras totales). En casos de transectas en las que se colectaron varias muestras en la misma fecha, los contenidos fueron unificados y tratados como una única muestra. Esto último es importante en las muestras provenientes de lagunas ya que éstas son ocupadas por un individuo a la vez (Fasola & Roesler, datos no publicados).

Las diferencias entre la dieta evaluada a partir de las heces colectadas en la parte alta con respecto a las zonas bajas de la MLBA (Figura 1) fueron analizadas a través de análisis de Chi cuadrado para la comparación de frecuencias absolutas de la ocurrencia (ocurrencia de cada clase de ítem presa) y prueba exacta de Fisher para la comparación de los ítems dominantes entre las partes altas y bajas por tener más del 20% frecuencias esperadas menores a 5 (Zar 1984).

Todos los análisis fueron realizados con el programa R versión 3.2.2 (R Development Core Team 2015).

Efectos directos del Visón Americano.– Entre las campañas 2009–2010 y 2014–2015 se trabajó en las lagunas de mayor concentración de Macá Tobiano y especialmente en aquellas en las que se encontraban colonias de nidificación (ver Área de Estudio & Metodología

General). Durante los monitoreos se realizaron observaciones y búsquedas activas de presencia de Visón Americano en dichas lagunas, con el fin de cuantificar y describir los efectos sobre las poblaciones del Macá Tobiano. Estas búsquedas comenzaron a partir del mes de febrero, que es la época del año en que el Visón Americano alcanza las lagunas de altura (Fasola & Roesler, datos no publicados). Una vez detectada la presencia de visón se contabilizó el número total de aves acuáticas (por especie) presentes en la laguna y el número de individuos por especie depredados (detección directa de individuos atacados). La comparación de frecuencias de depredación de individuos en dos de los eventos de depredación fue analizada mediante la prueba exacta de Fisher (Zar 1984), en la que se compararon cantidad de individuos vivos al momento del ataque de cada grupo considerado (Macá Tobiano, *Podiceps gallardoi* y aves acuáticas en general) y la cantidad de individuos depredados. Cada evento fue analizado independientemente y uno de los eventos no fue analizado ya que al encontrarse en una colonia los individuos de Macá Tobiano estaban agrupados (no eran independientes en cuanto a la ubicación en la laguna).

Resultados

Análisis de muestras de heces de Visón Americano.– Entre las campañas 2011–2012 y 2014–2015 se recolectaron 118 muestras de heces en la MLBA. Estas muestras fueron agrupadas para su análisis en 45 muestras de la zona baja y 24 muestras de la zona alta (Figura 1).

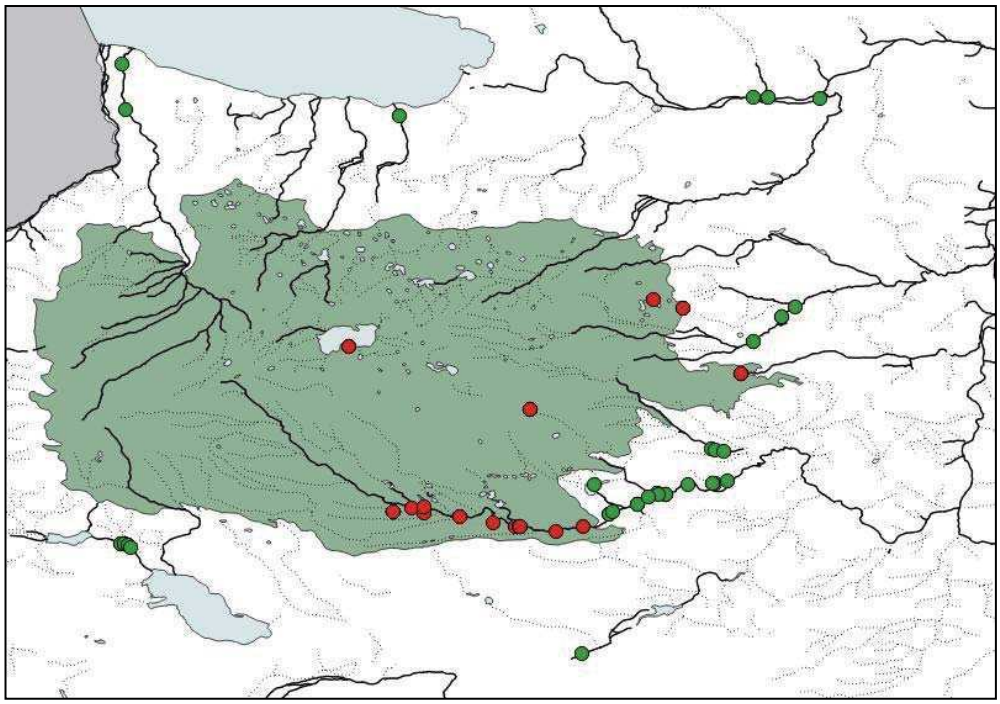

FIGURA 1. Mapa de la MLBA (área verde) con las localidades de las muestras recolectadas y analizadas. Círculos rojos: localidades de muestras de zonas altas (> 600 msnm); círculos verdes: localidades de muestras de zonas bajas (< 600 msnm). Se detallan cuerpos de agua (celeste claro) y ríos permanentes (líneas continuas) y semi-permanentes (líneas discontinuas).

Entre los ítems presentes en las muestras de heces recolectadas se encontraron aves, mamíferos, crustáceos (anfípodos), reptiles, insectos (coleópteros y ortópteros) y peces. La frecuencia de ocurrencia relativa (FRO) de las aves en la dieta de los visones que ocupan las partes altas de la meseta fue cercana al 40% en relación a los demás ítems considerados, mientras que en las partes bajas la FRO de las aves fue cercana al 15% (Figura 2A). En cuanto a la dominancia, la cantidad de muestras que presentan casi exclusivamente restos de aves en las zonas altas alcanzaron valores elevados, cercanos al 60%, mientras que en las zonas bajas la mayoría de las muestras tenían restos de mamíferos (79,5%), con dominancia de aves en sólo 7,7% de las muestras (Figura 2B).

Las frecuencias absolutas de las ocurrencias encontradas entre muestras de la parte alta y baja de la meseta presentaron diferencias significativas (χ^2= 12,87; p= 0,001). Las

frecuencias de muestras dominadas por aves, mamíferos y los demás ítems agrupados también resultaron significativamente diferentes entre las muestras provenientes de las partes altas y bajas de la MLBA (prueba exacta de Fisher p= 0,000).

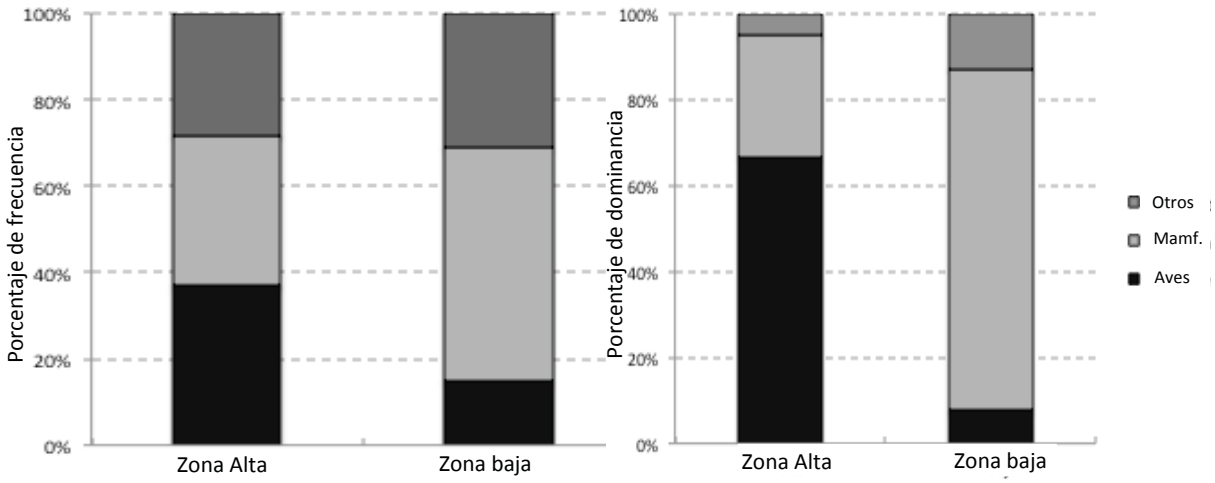

FIGURA 2. A) Frecuencia de ocurrencia relativa de aves, mamíferos y otros (peces, anfibios, reptiles, crustáceos e insectos). B) Frecuencia de muestras dominadas por las clases de ítems alimentarios.

Entre las plumas identificadas a microscopio en las muestras recolectadas en lagunas de altura con presencia de Macá Tobiano se identificaron presas de los órdenes Podicipediformes, Passeriformes y de la familia Rallidae (orden Gruiformes).

Efectos directos de la depredación del Visón Americano sobre el Macá Tobiano.– Entre las campañas 2010–2011 y 2014–2015 se registraron tres eventos de depredación por parte de individuos de Visón Americano sobre Macá Tobiano (Figura 2). Además se registró otro evento en la temporada 2009–2010 en la Laguna Toldería Grande (MLBA) pero no se pudo cuantificar la magnitud del mismo. Dos de los eventos confirmados ocurrieron en la laguna El Cervecero (MLBA), mientras que el tercero ocurrió en la laguna C199 (Siberia). En dichos eventos fueron depredados por visones un total de 62 adultos y 13 juveniles de Macá

Tobiano. La frecuencia de depredación observada en los dos eventos de depredación analizados (segundo y tercer evento) fue significativamente mayor para individuos de Macá Tobiano que para individuos de *P. occipitalis* y otras especies de aves acuáticas (ambos análisis: prueba exacta de Fisher $p < 0{,}001$) (Tabla 1). Sólo se detectaron eventos de depredación en juveniles de *P. occipitalis* y en tres especies de aves acuáticas, un individuo de *Anas sibilatrix,* un individuo de *A. spinicauda* y dos individuos de *Lophonetta specularioides.*

Los tres eventos de depredación de Macá Tobiano fueron realizados por los visones en un lapso de no más de 3 noches (2–3 noches de ataques) y en dos de los tres casos se logró capturar al visón. Los dos visones capturados eran machos jóvenes de primer año, identificados por grado de desgaste de la dentición y la posición de los testículos.

TABLA 1. Tabla indicando el número de individuos de Macá Tobiano (adultos y juveniles), *Podiceps occipitalis* y otras aves acuáticas presentes en las lagunas (Total) y cantidad de individuos depredados por Visón Americano (Depred.). (*) sólo individuos juveniles.

		Macá Tobiano		**Macá Tobiano Juvenil**		***Podiceps occipitalis***		**Aves Acuáticas**	
Laguna	**Fecha**	**Total**	**Depred.**	**Total**	**Depred.**	**Total**	**Depred.**	**Total**	**Depred.**
Cervecero	6/3/11	55	33	--	--	14	0	110	1
C199	24/3/13	228	12	63	10	94	4*	885	3
Cervecero	26/3/13	128	17	30	3	70	0	132	0
Total			**62**		**13**		**4**		**4**

FIGURA 2. Fotografías de la colonia de Macá Tobiano depredada por Visón Americano en El Cervecero (MLBA) en marzo de 2011. A) huevos abandonados sobre el nido; B) panorámica de la colonia con macaes muertos en los nidos; C) pareja muerta sobre el nido (con huevo al lado); D) detalle de la cabeza de macá atacado.

Discusión

La composición de la dieta del Visón Americano determinada para el área de estudio en base a las muestras colectadas es consistente con los hábitos generalistas descriptos para la especie (Fasola 2009, Fasola *et al.* 2009). La importancia relativa de las aves en la dieta de los visones que ocupan las partes altas de la meseta (cercana al 40%) en relación a mamíferos y demás ítems considerados es un valor alto en comparación a otros estudios de dieta de visón americano en Patagonia (Fasola 2009, Ibarra *et al.* 2009). Por el contrario, los valores hallados en las zonas bajas de las mesetas, donde el visón es residente (Fasola & Roesler en revisión)

son consistentes con lo hallado en otros estudios de dieta realizados en la Patagonia, con los mamíferos dominando como ítems presa y particularmente consistentes con los valores informados por Fasola *et al.* (2010) para la cuenca del Lago Buenos Aires. La variación en la dieta entre las zonas altas y bajas se debe probablemente a la gran abundancia de aves acuáticas en las lagunas de altura (Lancelotti *et al.* 2010), mucho más abundantes en números totales que cualquier otro grupo de vertebrados. Estas abundancias elevadas son posibles debido a que las aves sólo habitan las mesetas durante el verano, siendo capaces de migrar a sitios más favorables el resto del año, lo que no es posible para grupos de pequeños mamíferos (roedores) y reptiles.

La aparición de peces sólo en muestras obtenidas en la zona baja es consistente con su distribución en el área de estudio, ya que las lagunas de altura de las mesetas del oeste de Santa Cruz carecen naturalmente de peces (Lancelotti 2009) y estos sólo han colonizado algunos sectores de los arroyos principales de la MLBA, pero aún no han alcanzado las zonas altas. Tampoco en estas lagunas se han introducido peces en forma exitosa (L. Buria com. pers. 2015).

Los resultados obtenidos indican que el Visón Americano seguiría una estrategia oportunista de utilizar al Macá Tobiano como presa. Esto podría ser el resultado del comportamiento *naïve* de este macá debido a la ausencia de depredadores de similares características en la zona donde habita. Este resultado sería comparables con lo descripto por Schüttler *et al.* (2009) para aves de islas, si consideramos que el hábitat del Macá Tobiano podría entenderse como 'islas en el desierto'. Además, esta especie no ha tenido simpatría histórica con depredadores que hayan favorecido la evolución de comportamientos de defensa que permitan reducir los ataques, tanto de los individuos adultos como de las nidadas, a diferencia de lo que ocurrió en especies de Norteamérica como *Podiceps grisegena* que abandona las nidadas durante la noche "refugiándose" en las zonas centrales de los lagos (Nuechterlein & Buitron 2002).

Los tres eventos de depredación observados pueden describirse como "*surplus killing*" o matanzas masivas por parte del Visón Americano. Las matanzas masivas son frecuentes en sistemas donde no ha existido coevolución del depredador con las presas, siendo raro en sistemas estables con especies nativas. Estas matanzas masivas pueden resultar en desequilibrios con una rápida reducción de la población de la especie presa (Short *et al.* 2002).

Los casos de matanzas masivas en el Macá Tobiano fueron de importancia para la población global, ya que considerando una población inferior a los 800 individuos (ver Capítulo 2.A), tres visones colonizando lagunas de altura mataron cerca del 8% de la población global (considerando sólo los adultos depredados). Esto es aún más preocupante si consideramos que posiblemente el Macá Tobiano tenga una estrategia adaptativa basada en una longevidad prolongada de adultos y bajo reclutamiento (Fjeldså 1986), por lo que este depredador estaría generando una importante pérdida de individuos reproductores en una población con una baja tasa de reclutamiento (ver Capítulo 2.B).

Los resultados obtenidos en esta sección ponen de manifiesto la necesidad de contar con planes de acción para controlar al Visón Americano en Patagonia como los que mencionan Fasola & Valenzuela (2014). El hecho de que dos de los tres casos hayan sido causados por juveniles dispersantes de Visón Americano que accedieron a las lagunas indica que las estrategias y recomendaciones de control deben ser adaptadas a las características que tiene la invasión de la especie en el área de interés.

La necesidad de controlar a este depredador exótico en Patagonia es doblemente importante ya que podría estar siendo la causa de la disminución de poblaciones de otras especies de aves, como es el caso de la globalmente vulnerable *Rallus antarcticus* (Fraga 2000, Mazar Barnett *et al.* 2014; Roesler *et al.* 2014). Este depredador invasor ya ha cumplido papeles determinantes en el destino de especies amenazadas y ha sido denominado como causa última de extinción local, debido a que su impacto tiene una mayor envergadura sobre aquellas especies que han sufrido retracciones poblacionales importantes y que mantienen

sólo poblaciones relictuales en ambientes marginales y fragmentados de su distribución original, como es el caso de *Arvicola amphibius*, cuyo hábitat principal había sido previamente destruido por la agricultura (Barreto *et al.* 1998). Por lo tanto, el control de este depredador es necesario no sólo para recuperar las poblaciones del Macá Tobiano, sino que su efecto negativo debe ser controlado de forma absoluta al menos hasta tanto los números poblacionales del Macá Tobiano no alcancen valores cercanos a los de la década de 1980's.

Capítulo 4.B.– Efecto de la Trucha Arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*) sobre la comunidad de aves acuáticas de la meseta del Lago Strobel: implicancias en la conservación del Macá Tobiano (*Podiceps gallardoi*)

Los efectos negativos de la introducción de peces exóticos en lagos y lagunas han sido ampliamente estudiados, con consecuencias a diferentes niveles ecológicos, no solo en las cadenas tróficas sino incluso en la dinámica de los ecosistemas de los alrededores de los cuerpos de agua (Knapp *et al.* 2001). La eutrofización de los lagos oligotróficos como consecuencia de la introducción de peces también fue estudiada, por lo que se conoce relativamente bien la secuencia de eventos de este proceso (Colby *et al.* 1972). El aumento de nutrientes en la columna de agua (liberados por excreción y/o defecación de los peces) y el consecuente aumento de productividad de los organismos fotosintéticos produce cambios en las características abióticas, incluyendo cambios en el color, transparencia (aumento de la turbidez), reducción del oxígeno en el hipolimnion e incremento en la estratificación química. Estos cambios físico-químicos catalizan rápidos cambios en la comunidad biótica, principalmente en el fitoplancton, las algas litorales, el zooplancton y en el bentos (Colby *et al.* 1972).

La introducción de peces exóticos en lagos patagónicos ha sido considerada como uno de los factores causantes de las reducciones poblacionales sufridas por comunidades de aves acuáticas y anfibios, debido a los drásticos cambios en las estructuras tróficas de los cuerpos de agua (Ortubay *et al.* 2006). Estos autores compararon lagunas que naturalmente carecían de peces y encontraron grandes diferencias en la densidad de macrófitas, zooplancton y la comunidad de invertebrados acuáticos. El tiempo que transcurre entre la introducción de salmónidos y el momento en que los efectos se hacen evidentes depende de las características del cuerpo de agua, pero en el caso de un lago de 1700 ha la desaparición absoluta de una especie nativa de anfibio tomó sólo 19 años (Ortubay *et al.* 2006). Estudios recientes llevados a cabo en lagunas de altura de las mesetas del oeste de la Patagonia, han hallado diferencias en las densidades de cianobacterias entre lagunas con y sin peces introducidos (Izaguirre y Saad 2014), así como también se han detectado diferencias en las comunidades de macro-invertebrados de cuerpos de agua con y sin Trucha Arcoíris (Lancelotti *et al.* 2016). Efectos de 'cascada' y alteración de la comunidad de algas ya han sido detectados en otros sectores de la Patagonia como consecuencia de la introducción de Trucha Arcoíris (Buria *et al.* 2010), así como también han sido detectados efectos en las comunidades de invertebrados en ambientes con Trucha Arcoíris (Buria *et al.* 2007).

La introducción de salmónidos en lagos patagónicos comenzó a principios del siglo XX como una estrategia del gobierno nacional para generar oportunidades para la pesca deportiva y el consecuente desarrollo de ese tipo de turismo (Pascual *et al.* 2002). Para la década de 1980 todas las provincias patagónicas de Argentina tenían sus propios criaderos, por lo que la expansión de sitios sembrados continuó hasta el presente (Pascual *et al.* 2002). En la actualidad, existen diez especies de peces exóticos en Patagonia, siete de estas especies son salmónidos, y de éstas, sólo tres se encuentran ampliamente distribuidas, mientras que las restantes son comunes sólo localmente (Pascual *et al.* 2002, Macchi & Vigliano 2014).

En el oeste de Santa Cruz existen numerosos cuerpos de agua en las zonas bajas con presencia de peces exóticos, principalmente trucha marrón (*Salmo trutta*), trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*), trucha de arroyo (*Salvelinus fontinalis*) y trucha de lago o bocón (*Salvelinus namaycush*) (Pascual *et al.* 2002). Asimismo, de las 11 mesetas donde ha sido detectado el Macá Tobiano, es en la meseta del Strobel donde es posible hallar el mayor número de lagos y lagunas de las zonas altas que han sido sembradas y que actualmente tienen poblaciones de Trucha Arcoíris y donde existen también lagunas donde la especie se reproduce ya que poseen cursos de agua que son apropiados (Lancelotti 2009).

Tres de las especies actuales del orden Podicipediformes han sido recientemente clasificadas como extintas, mientras otras cinco especies del orden están bajo alguna categoría de amenaza (ver Tabla 1 en Introducción; BirdLife International 2016a). En todos los casos, a excepción de una especie, la introducción de peces exóticos ha sido mencionada como una posible amenaza o directamente como una de las causas de extinción (BirdLife International 2016a). En el caso del Macá del Lago Alaotra (*Tachybaptus rufolavatus*), de Madagascar, la introducción de peces depredadores de los géneros *Micropterus* y *Ophiocephalus* pudo haber tenido un papel importante que condujo a la extinción (ZICOMA 1999). La extinción entre 1983 y 1986 de *Podilymbus gigas*, especie endémica del Lago Atitlán, Guatemala, fue causada por numerosos cambios en su hábitat, pero también debido a la competencia y depredación por parte de la Perca Bocona (*Micropterus salmoides*), que fue introducida en 1960 (LaBastille 1984, BirdLife International 2016a). De la misma manera, en el caso del Macá de Bogotá (*Podiceps andinus*), registrado por última vez en 1977 y conocido de unos pocos cuerpos de agua en la zona de Bogotá, principalmente el Lago Tota, la Trucha Arcoíris ha sido mencionada como uno de los factores que pudo haber tenido un papel preponderante en su extinción (Fjeldså 1984, 1993, O'Donnel y Fjeldså 1997, BirdLife International 2016a). Para las cinco especies amenazadas, así como también la única especie cercana a la amenaza (NT), la introducción de peces exóticos es

mencionada como uno de los factores de mayor importancia en la disminución de sus poblaciones, siendo principalmente importante en aquellas endémicas de uno o unos pocos lagos (BirdLife International 2016a). Solamente en el caso del Macá de Nueva Zelanda (*Poliocephalus rufopectus*) los peces exóticos no han sido mencionados como un problema (BirdLife International 2016a).

En la década del 1980's casi el 50% de la población del Macá Tobiano habitaba en la meseta del Strobel (Johnson 1997), siendo allí donde se dio la máxima disminución poblacional, cercana al 96% de la población original (ver Capítulo 2.A). La siembra de Trucha Arcoíris fue propuesta como una explicación para la caída poblacional en esta meseta ya que otros posibles factores, como los climáticos, han afectado a todas las mesetas de manera homogénea (BirdLife International 2016a; ver Capítulo 2.A).

El objetivo de la sección 4.B es analizar los efectos de la Trucha Arcoíris sobre las poblaciones de aves acuáticas de la meseta del Lago Strobel, con énfasis en el Macá Tobiano. En particular se estudiaron los efectos de aquellas características de las lagunas que se conoce que las truchas afectan, con el fin de estudiar de forma indirecta el efecto de los peces exóticos en hábitats previamente carente de peses. Además, se analiza el cambio en los números de Macá Tobiano en lagunas en las que anteriormente no había presencia de trucha y sí la hay en la actualidad.

Métodos

Área de estudio.– La meseta del Lago Strobel es la mayor de las mesetas en las que habita el Macá Tobiano y se encuentra en el sector centro-oeste de la provincia de Santa Cruz, con alturas que varían entre los 750 y los 1150 msnm, aunque algunos picos dentro de la meseta alcanzan alturas superiores a los 1500 msnm. Esta meseta posee el mayor número de lagunas, con alrededor de 1100 cuerpos de agua (Lancelotti *et al.* 2009), entre los que se

destacan grandes lagos de miles de hectáreas como el Strobel, Quiroga Grande y Quiroga Chico, así como también lagunas como El Islote (o laguna Del Medio; ~600 ha), lagunas medianas con superficies entre 10 a 100 ha y, finalmente, pequeñas lagunas y depresiones de menos de 2 ha, que son las más abundantes (ver Área de Estudio & Metodología General).

Monitoreos.– Para el análisis del cambio poblacional en el Macá Tobiano entre el período previo a la siembra y la actualidad, se utilizaron los datos de las temporadas 1983–1984 y 1984–1985 (Johnson 1997) y 2004–2005 y 2005–2006 (Lancelotti *et al.* 2009a, 2009b). Esos censos fueron realizados en lagunas donde no había peces exóticos o con presencia reciente (menos de 3 años). Si bien los datos presentados por Lancelotti *et al.* (2009a, 2009b) son recientes, se consideró incluirlos ya que las lagunas no poseían salmónidos, o habían sido sembradas recientemente (Lancelotti *et al.* 2015). Se seleccionaron 29 lagunas que poseían características fisonómicas similares (aunque variables en tamaño), y que se encuentran en un sector acotado de la meseta. De éstas, un grupo de 15 se encuentran sembradas actualmente por Trucha Arcoíris y las restantes 14 están libres de peces. En enero de 2012 se censaron los números de macaes en las 29 lagunas siguiendo los protocolos de muestreos utilizados en los monitoreos de Macá Tobiano (ver Área de Estudio & Metodología General).

Para analizar la diferencia en los números de Macá Tobiano y de aves acuáticas en general en lagunas con y sin truchas se utilizó un grupo de lagunas mayor que las 29 consideradas para el análisis anterior. Durante enero de 2012 (temporada 2011–2012) se monitorearon un conjunto de 83 lagunas en Strobel, seleccionando lagunas permanentes de más de 2 ha. Las 83 lagunas fueron visitadas y se siguieron los protocolos de monitoreo utilizados en los censos de Macá Tobiano y aves acuáticas (ver Área de Estudio & Metodología General). En cada laguna se registraron las siguientes variables fisonómicas relacionadas con la siembra de truchas o con los efectos que estas causan sobre las lagunas:

tamaño: 1) ≤ 5 ha, 2) 6–20 ha, 3) 21–100 ha; tipo: 1) basáltica, 2) depresión; Turbidez: 0) cristalina, 1) turbia orgánica, 2) turbia inorgánica; vinagrilla (cobertura): 0) 0–10%, 1) 10–50%; 2) > 50%; trucha: 0) ausencia, 1) presencia. La determinación de la presencia/ausencia de Trucha Arcoíris se realizó mediante entrevistas con productores (Ea. Laguna Verde y Ea. Lago Strobel) y por observación directa *in situ*. Se pudo conocer con certeza la presencia/ausencia de salmónidos en 63 de 83 lagunas muestreadas, mientras que en las 20 restantes no se puedo descartar ni aceptar la presencia de peces. Debido a que las truchas afectan la turbidez de las lagunas y, consecuentemente la densidad de vinagrilla (Ortubay *et al.* 2006, Izaguirre & Saad 2014), se utilizaron las variables tamaño, tipo (estas variables describen las condiciones necesarias para la siembra; Lancelotti *et al.* 2010), turbidez y vinagrilla como variables que describen de forma indirecta los efectos de la Trucha Arcoíris sobre los números de Macá Tobiano y de la comunidad de aves acuáticas. Para los análisis se consideraron 75 de las 83 lagunas ya que no se tuvieron en cuenta lagunas de > 100 ha y aquellas con niveles de agua demasiado bajos (cuatro lagunas de cada tipo).

Análisis de los datos.– Utilizando las 29 lagunas con información se realizó la comparación directa de los números de Macá Tobiano detectados en 1980's (Johnson 1997) y principios del 2000's (Lancelotti *et al.* 2009a, 2009b) y los monitoreos realizados en la temporada 2011–2012.

Para analizar los efectos de las características de las lagunas sobre los números de Macá Tobiano y de aves acuáticas se construyeron dos modelos lineales generalizados con distribución de error binomial negativa y función de enlace *log* (Crawley 2007). En cada modelo se utilizó como variable de respuesta el número de individuos de Macá Tobiano y el de aves acuáticas de las familias Podicipedidae, Anatidae (excluyendo *Chloephaga* spp. por ser de hábitos terrestres) y Rallidae (sólo género *Fulica*). Las inferencias fueron realizadas por el procedimiento de selección de múltiples modelos (Crawley 2007), donde todos los modelos

con todas las combinaciones de variables son considerados y la selección final se hace en base al peso relativo de todos los modelos posibles (Svagelj *et al.* 2009). Se utilizó como modelo global aquel que contaba con todas las variables explicatorias antes mencionadas, y sobre éste se evaluó la bondad de ajuste y el factor de sobre-dispersión *c*, que fue calculado como los valores de los residuos de *Pearson* sobre los grados de libertad (Crawley 2007). En ambos análisis los modelos ajustaban correctamente (*theta* <1; *c*<1), por lo que se utilizó el criterio de información de Akaike (AIC) sólo corregido para muestras pequeñas (AICc), ya que la cantidad de lagunas utilizadas para ambos análisis fue bajo (n= 75 lagunas). La comparación entre modelos se realizó mediante ΔAICc, que se calcula mediante la diferencia entre el valor de AICc del modelo con mejor ajuste y los valores de AICc para cada uno de los modelos a contrastar. Sólo se consideraron modelos con valores de ΔAICc < 2. Para determinar el grado de ajuste del modelo global se realizó una prueba de χ^2 considerando la diferencia entre la devianza del modelo nulo y de los residuos.

Por último, para poner a prueba el efecto de las truchas sobre los números de individuos de la comunidad de aves acuáticas, se realizó un modelo lineal generalizado, con distribución binomial negativa (*theta< 1; c< 1*), utilizando solamente las 63 lagunas de las que se conocía la presencia/ausencia de trucha arcoíris. Se utilizó como efectos explicatorios a las variables: trucha, tamaño y la interacción entre ambas, y como variable de respuesta: número de individuos de aves acuáticas, de la misma manera que en los anteriores análisis.

Todos los análisis fueron realizados con el programa R versión 3.2.2 (R Development Core Team 2015).

Resultados

Comparación de las poblaciones de Macá Tobiano entre muestreos pasados y presentes.– En las 29 lagunas disponibles para el análisis comparativo entre los muestreos presentes y pasados, habían sido detectados en el pasado un total de 1405 individuos de Macá Tobiano (Johnson 1997, Lancelotti *et al.* 2010), mientras que enero de 2012 solo se contabilizó un total de 50 individuos (Tabla 1). Esto representa una reducción del 98% en el número de individuos en lagunas que albergan truchas en la actualidad.

TABLA 1. Comparación de individuos de Macá Tobiano detectados en lagunas de la meseta del Strobel en las temporada 1984–1985 (Johnson 1997), 2004 –2005 (Lancelotti *et al.* 2010) y la temporada 2011–2012 (presente estudio). Truchas: 0) no sembrada; 1) sembrada. En rojo se marcan las mayores reducciones.

Laguna	Truchas	1984-1985	2004-2005	Presente
S43	0	0	*SD*	0
S44	0	0	*SD*	0
S61	0	6	*SD*	0
S64	0	0	*SD*	0
S73	0	0	*SD*	0
S86	0	8	*SD*	0
S91	0	0	*SD*	0
S107	0	36	*SD*	17
S96	0	7	*SD*	0
S94	0	4	*SD*	8
S71	0	0	*SD*	0
S72	0	13	*SD*	0
S72a	0	0	*SD*	0
S97	0	9	*SD*	0
S98	0	2	*SD*	0
El Islote	1	1045	*SD*	2
S108	1	68	*SD*	4
S118	1	21	*SD*	0
S122	1	85	*SD*	2
S141	1	5	*SD*	0
S88	1	5	*SD*	0
Ocho	1	*SD*	45	0
Potrerito	1	*SD*	6	0
Potrero	1	*SD*	6	0

Rodríguez 16	1	*SD*	2	0
Rodríguez 18	1	*SD*	1	0
Herradura	1	*SD*	10	0
Doce	1	*SD*	12	0
Nueve	1	*SD*	9	17
	TOTAL	**1314**	**91**	**50**

(Continuación Tabla 1)

Análisis de factores ambientales en los números poblacionales.– Durante enero de 2012 se monitorearon 83 lagunas en la meseta del Lago Strobel. En esas lagunas se detectó un total de 133 de individuos de Macá Tobiano, concentrados en un pequeño grupo de lagunas. El modelo global tuvo un buen nivel de ajuste (χ^2_7= 44,201; p< 0,0001) y explicó el 62% de la variación total con respecto a la variables estudiadas. Dos modelos explicaron *c.* 80% de la variación, aunque solo uno tenía un ΔAICc ≤ 2, por lo que sólo se tuvo en cuenta este modelo (peso= 0,63) (Tabla 2). El modelo incluye las variables tamaño (1) y vinagrilla (3). El mejor modelo explica el 60% del total de la variación total, y muestra diferencias significativas en ambos niveles de vinagrilla (10–50% y > 50%) con respecto a la categoría de menor cobertura de esta macrófita (z= 2,29; p= 0,023).

TABLA2. Tabla con los resultados del selección de múltiples modelos (ΔAICc) para la variable número total de Macá Tobiano utilizando como modelo global las variables: 1) Tamaño; 2) Turbidez; 3) Vinagrilla; 4) Tipo.

Modelo	parámetros	AICc	ΔAICc	Peso
13	5	131,28	0,00	0,63
1234 (Global)	8	137,59	6,31	0,03
(Nulo)	1	145,12	13,84	0,00

El GLM realizado para los números totales de individuos de aves acuáticas explica un 40% de la variación total y ajusta a los datos (χ^2_5= 51,88; p< 0,00001). Se obtuvieron dos modelos con ΔAICc ≤ 2. El modelo con mayor peso es el modelo global (peso= 0,47) y el

segundo (ΔAICc= 1,02; peso= 0,28) es el que incluye las variables tamaño (1), vinagrilla (3) y tipo (4) (Tabla 3). El peso relativo de las variables fue: tamaño= 1,00; tipo= 0,87; vinagrilla= 0,85; turbidez= 0,69. El comportamiento de los niveles de las diferentes variables se presentan en la Tabla 4.

TABLA 3. Resultado de la selección de múltiples modelos para la ocurrencia de individuos de aves acuáticas en las lagunas del Strobel. Las variables consideradas fueron tamaño(1), turbidez (2), vinagrilla (3), y tipo (4).

Modelos	Parámetros	AICc	ΔAICc	Peso
1234 (Global)	8	756,00	0,00	0,47
134	6	757,02	1,02	0,28
(Nulo)	1	789,16	33,16	0,00

TABLA 4. GLM con distribución binomial negativa del modelo global (el de mayor peso) obtenido mediante selección de modelos múltiples para el número total de aves acuáticas.

	Estimador	**SE**	**z**	***p*(>|z|)**
Intercepto	4.6517	0,323	14.36	< 2e-16***
Tipo Depre.	1.6465	0,780	2.11	0.03488*
Turb. Org.	-0.3624	0,400	-0.90	0.36485
Turb. Inorg.	-1.3405	0,463	-2.89	0.00382**
Tam. Med.	1.9476	0,345	5.64	1.69e-08***
Tam. Gds.	-0.4735	0,282	-1.67	0.09406
Vina. 10-50	1.1767	0,504	2.33	0.01956*
Vina. >50	0.8872	0,422	2.09	0.03587*

Efecto de la Trucha Arcoíris sobre los números de aves acuáticas.– El modelo lineal generalizado ajusta a los datos presentados (χ^2_5= 49,688; p< 0,0001). Las lagunas con presencia de truchas presentan un número total de aves acuáticas menor al de lagunas que no tienen truchas (z= -3,732; p< 0,001) (Figura 1), así como también las lagunas de tamaño intermedio muestran diferencias (z= 5,092; p< 0,001). La interacción entre ambas variables muestra que para las lagunas intermedias la presencia de trucha es significativo (z= -3,244; p< 0,01), mientras que la interacción de lagunas grandes y presencia de truchas no es

significativa (z= -1,118; p= 0,26364). La descripción de las características de las lagunas analizadas, así como las especies y números totales se muestra en el Anexo 3.

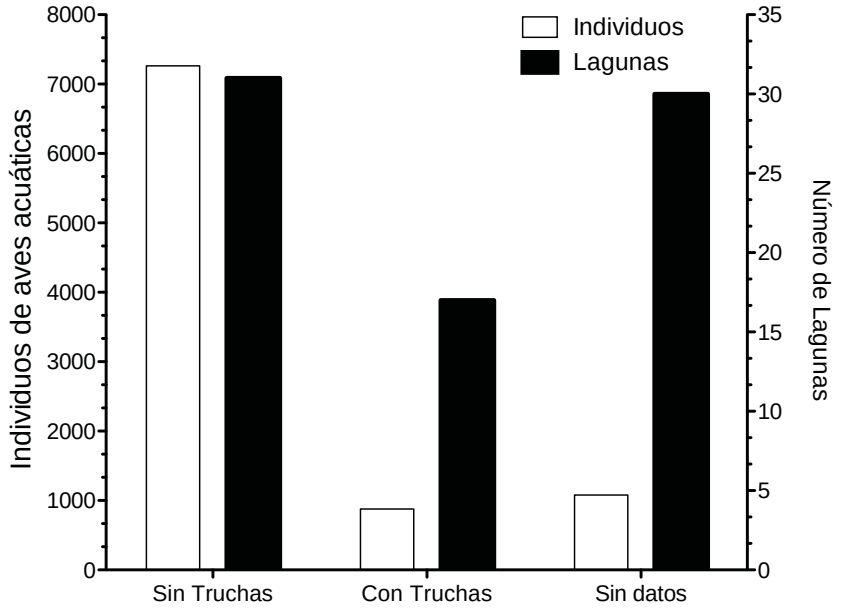

FIGURA 1. Número de individuos de aves acuáticas en lagunas con presencia de truchas, sin presencia de truchas y en aquellas que no pudo comprobarse/descartarse la presencia de peces. Eje izquierdo: número de aves acuáticas (barras blancas); eje derecho: cantidad de lagunas (barras negras).

Discusión

La introducción de peces exóticos tiene efectos muy evidentes en el corto plazo en los cuerpos de agua lénticos donde provocan cambios mucho más veloces que los que se pueden producir por la invasión por especies de ambientes terrestres (Jones 2001). Es por esto que los estudios de las condiciones de los cuerpos de agua, principalmente aquellos que albergan especies amenazadas, es importante como medida preventiva (Lancelotti *et al.* 2010). La introducción de Trucha Arcoíris en lagos de montañas del Hemisferio Norte ya

ha sido mencionada como la causa de la alteración de la comunidad de invertebrados, principalmente por una cascada de efectos (Schindler & Parker 2002).

Nuestros resultados muestran que las lagunas de mayor tamaño poseen un número menor de individuos de aves acuáticas que las lagunas medianas, con números totales de individuos similares a los que albergan lagunas pequeñas, de menos de 5 ha que no poseen peces. En lagos naturalmente sin peces del Hemisferio Norte se ha detectado que el aumento de las algas luego de la introducción de peces disminuyó la transparencia de los mismos (Schindler *et al.* 2001). Durante la toma de datos observamos que las lagunas de mayor tamaño, que son las elegidas por los propietarios para la siembra de truchas (Lancelotti 2009), fueron más turbias (agua verde o marrón), con menor transparencia (Secchi ~ 0,6 m) y en su mayoría carecían de cobertura de vinagrilla florecida (< 10%). Las razones mencionadas por Schindler *et al.* (2001) son que los peces ponen a disponibilidad en la columna de agua nutrientes que previo a la introducción no se encontraban disponibles para los organismos fotosintéticos (principalmente el fitoplancton) y este efecto sobrepasa la capacidad de la depredación del macro-zooplancton herbívoro, que a su vez es depredado por las truchas (Lancelotti *et al.* 2016).

Los resultados obtenidos cobran relevancia cuando se los incluye en el marco global de la situación del Macá Tobiano. Entre los factores que han sido mencionados como negativos para la especie se incluye el cambio climático (BirdLife International 2016b). El hecho de que las lagunas de gran tamaño sean las elegidas por los productores como sitios de siembra es coincidente con el hecho de que esas lagunas no se secan completamente, así como tampoco alcanzan niveles mínimos críticos de agua, en los años más secos (obs. pers.), por lo que también son de fundamental importancia para el Macá Tobiano, mas allá de que no sean los adecuados para la reproducción (ver Capítulo 2.B). Lagunas como El Islote –o del Medio– han pasado de tener más de 1100 individuos en los 1980's a un máximo de 16 individuos observados en la temporada 2013–2014, siendo la explicación mas

plausible la introducción de truchas en el año 2003, ya que la laguna cuenta con buenos niveles de agua (obs. pers.). Esta laguna, en la década de 1980's también albergaba poblaciones de miles de individuos de la mayoría de las especies de aves acuáticas (A. Serret com. pers.), mientras que en la actualidad sólo alberga unas pocas decenas de individuos de unas pocas especies. Las lagunas cercanas de tamaño mediano (entre 5–20 ha) que aún poseen niveles normales de agua conservan poblaciones estables de Macá Tobiano. Posiblemente la laguna del Islote haya sido un sitio de gran importancia para el Macá Tobiano, principalmente durante períodos desfavorables (inviernos con pocas nevadas). Actualmente la laguna no posee grandes parches de vinagrilla, por lo que no es un sitio apropiado para la reproducción, mientras que en el pasado se había detectado la mayor colonia de nidificación para la especie (Johnson 1997). Las diferencias halladas en lagunas sembradas con truchas y que en el pasado albergaban poblaciones de Macá Tobiano son notables, con un cambio en dos órdenes de magnitud en la laguna de El Islote, así como también son notables las diferencias halladas con respecto a los muestreos de Lancelotti *et al.* (2010), en los primeros años luego de la siembra de trucha, con un cambio de 91 a 17 individuos en las ocho lagunas monitoreadas en ese período. Estas variaciones también podrían ser adjudicadas a cambios climáticos de mayor escala que se vienen produciendo en las últimas décadas. Sin embargo, la presencia de macaes en lagunas sin truchas sigue siendo estable, principalmente en las lagunas grandes de otras mesetas, de gran importancia tanto en el pasado como en la actualidad (ver Capítulo 2.A), por lo que la hipótesis más plausible para explicar la disminución de macaes sería la introducción de truchas.

Capítulo 4.C.– Análisis de la distribución de la Gaviota Cocinera (*Larus dominicanus*) en relación a las lagunas de altura donde habita el Macá Tobiano (*Podiceps gallardoi*)

Muchas aves marinas tienen algunas características (e.g. nidifican en grandes colonias, amplios rangos tróficos) que las posicionan como excelentes bioindicadores de algunas problemáticas ambientales debido a que resulta relativamente sencillo monitorear los efectos de las actividades humanas sobre sus poblaciones (Furness & Comphuysen 1997). Estos efectos no siempre son negativos, sino que en algunos casos, como en las gaviotas del género *Larus* sus poblaciones pueden verse favorecidas por las actividades humanas (Furness & Comphuysen 1997, Newton 1998).

Las gaviotas comparten una estrecha relación con los asentamientos humanos y muchas especies han expandido sus distribuciones gracias a esta estrecha relación (Newton 1998, Burger *et al.* 2016). Pero además de la disponibilidad de recursos y la relación con el humano, existen otras características que favorecen el rápido crecimiento de las nuevas colonias. Por ejemplo, en el caso de *Larus argentatus* se debe a que los machos son más filopátricos que las hembras, por lo que las nuevas colonias poseen un exceso de hembras, favoreciendo la proliferación de puestas supernumerarias (Fry *et al.* 1987). El incremento en las poblaciones de gaviotas fue estudiado desde largo tiempo, no sólo el efecto negativo para el humano, sino también para el éxito reproductivo de muchas otras especies por depredación de nidos y pichones (Thomas 1972).

La Gaviota Cocinera (*Larus dominicanus*) es una especie nativa del Hemisferio Sur, incluyendo todos los océanos y los continentes de África, Oceanía, Antártida y Sudamérica. Como muchas otras especies del género, su rango de distribución se está expandiendo (Burger *et al.* 2016). Estudios en la costa atlántica de Argentina muestran que al menos desde finales de 1990's existe una tendencia de aumento en los números de parejas nidificantes debido a la

asociación con actividades humanas, con un consecuente efecto negativo sobre las poblaciones de otras especies de aves marinas y también sobre los humanos, principalmente por los riesgos para la aviación y la salud pública (Yorio *et al.* 1998). Si bien las tendencias poblacionales no es uniforme en toda la distribución, se ha detectado que algunas colonias se encuentran en crecimiento y otras que decrecen (o incluso desaparecen) (Yorio *et al.* 2005), en el contexto poblacional la tendencia es hacia un crecimiento poblacional (Yorio *et al.* 1998).

Esta gaviota posee una dieta generalista y utiliza diferentes tipos de recursos con una amplia variación temporal en el uso de los mismos, aprovechando el alimento de mayor disponibilidad, consumiendo, entre otros ítems, residuos, peces, invertebrados del intermareal, huevos y pichones de aves, carroña e insectos (Giaccardi *et al.* 1997, Bertellotti & Yorio 1999, Yorio *et al.* 2005). El único estudio realizado en aguas interiores de Patagonia muestra una marcada asociación en la alimentación de la Gaviota Cocinera con los basureros a cielo abierto, incluso mayor que en la zona costera, donde probablemente tenga una oferta de recursos más variada (Frixione *et al.* 2012).

La Gaviota Cocinera fue una de las primeras amenazas mencionadas para el Macá Tobiano (Storer 1982, Erize 1983), aunque Lange (1981) ponía en duda los efectos concretos que podía tener sobre la especie. Fjeldså (1986) mencionó que el problema de las gaviotas era de origen humano debido a su expansión hacia aguas continentales siguiendo asentamientos humanos, si bien este autor también menciona una presión sobre los pichones de Macá Tobiano y no sólo de las nidadas. Luego, Beltrán *et al.* (1992) describen dos eventos de depredación que pusieron de manifiesto el potencial efecto negativo sobre el Macá Tobiano (BirdLife International 2016b). Sin embargo, durante la década de 1980's las colonias de Gaviota Cocinera en las lagunas de altura de la meseta de Santa Cruz eran desconocidas (A. Johnson datos no publicados, A. Serret com. pers.), así como tampoco se habían descripto los comportamientos agresivos de esta especie con especies de aves acuáticas (Roesler *et al.* 2013).

El objetivo de la sección 4.C es describir y analizar la distribución de la Gaviota Cocinera en relación a las lagunas de altura de la meseta del oeste de Santa Cruz y a las lagunas en las que se han detectado colonias de Macá Tobiano en tiempos recientes, con el fin de conocer los sitios con mayor probabilidad de eventos agresivos y de depredación. Durante este estudio no se tuvo como objetivo analizar el efecto directo de las Gaviotas Cocineras sobre las poblaciones de Macá Tobiano ya que parte de las acciones de manejo realizadas durante el período de estudio consistieron en la remoción selectiva de los individuos problema (i.e. individuos que activamente atacaban colonias de Macá Tobiano o de especies que nidificaban en las lagunas de altura). No obstante, se describen los eventos de visitas y las interacciones observadas durante el trabajo.

Métodos

Para el estudio del riesgo potencial de la interacción de la Gaviota Cocinera con las poblaciones de Macá Tobiano se realizó un análisis espacial de superposición considerando las detecciones de Gaviota Cocinera y las lagunas donde se realizaron monitoreos continuos en las temporadas 2010–2011, 2011–2012, 2012–2013, 2013–2014 y 2014–2015. Para el análisis de solapamiento se definió un área buffer compuesta por cinco anillos, utilizando como punto de origen las colonias conocidas de Gaviota Cocinera: anillo 0) 0–10 km desde la colonia; anillo 1) 10–20 km; anillo 2) 20–30 km; anillo 3) 30–40 km; y anillo 4) 40–50 km. Luego, se clasificaron las lagunas por su localización en relación a estos anillos. La distancia de 10 km para definir los anillos fue elegida en base a la caída de densidad de individuos de gaviotas y gaviotines con la distancia descripta por Fasola & Bogliani (1990). Fueron consideradas tres colonias de Gaviota Cocinera en lagos interiores (basado en los monitoreos realizados y en búsqueda bibliográfica): 1) Laguna E26 (El Gaviotero), MLBA; 2) Laguna Los Chanchos, Strobel; y 3) Punta Banderas, Lago Argentino (A. Johnson datos no publicados).

Para el análisis de incidencia de Gaviota Cocinera en las lagunas en relación a la localización de las mismas en los anillos de la zonas buffer (0 al 4) se realizó un modelo linear generalizado con distribución binomial, con función de enlace *logit* (Crawley 2007). La variable respuesta fue presencia (1) o ausencia (0) de Gaviota Cocinera. Para este análisis se utilizaron los censos del mes de enero realizados en la temporada 2012–2013, para evitar incluir en el análisis conteos de diferentes momentos de la temporada cuando la dispersión de las gaviotas puede ser diferente (i.e. momentos de menor dispersión en primavera –incubando– versus momentos de mayor dispersión en otoño –juveniles–). Para evaluar si existe una correlación entre la distancia con la colonia y la ocupación de la laguna se realizó un análisis de correlación de Spearman (Zar 1984).

La extracción de información espacial se realizó utilizando QGIS 2.6.1–Brighton (QGIS Development Team 2015). Todos los análisis fueron realizados con el programa R versión 3.2.2 (R Development Core Team 2015).

Resultados

Durante las campañas de monitoreo realizadas entre las temporadas 2010–2011 y 2014–2015 fueron detectadas dos colonias de nidificación de Gaviota Cocinera desconocidas hasta ese momento para las mesetas de altura del oeste de Santa Cruz, una en la laguna E26 (El Gaviotero), MLBA, con 170–200 individuos adultos, y la otra en la laguna Los Chanchos, meseta del Strobel, con 120–150 individuos adultos. Ambas lagunas comparten algunas características como el gran tamaño (> 50 ha) y la presencia de islotes de piedra bajos a ± 100 m de la costa (tres y dos islotes, respectivamente). La tercer colonia conocida se encuentra ubicada en Punta Banderas, en el Lago Argentino y está activa desde la década de 1980's (no se obtuvieron datos del número de adultos presentes).

Mediante el análisis espacial realizado a través de la creación de zonas buffer de 10 km se clasificaron las lagunas (monitoreadas y aquellas con colonias de Macá Tobiano) de acuerdo a su distancia a las tres colonias de Gaviota Cocinera identificadas (Tabla 1; Figuras 1 y 2).

TABLA 1. Distribución de las lagunas monitoreadas y con colonias de Macá Tobiano en relación a su ubicación en los anillos de 10 km desde las colonias de Gaviota Cocinera (*Larus dominicanus*).

	Lagunas	Macá Tobiano	Colonias MT
Anillo 0	36	5	4
Anillo 1	26	5	5
Anillo 2	24	4	4
Anillo 3	13	2	1
Anillo 4	16	1	1
Afuera	94	9	9
TOTAL	209	26	24

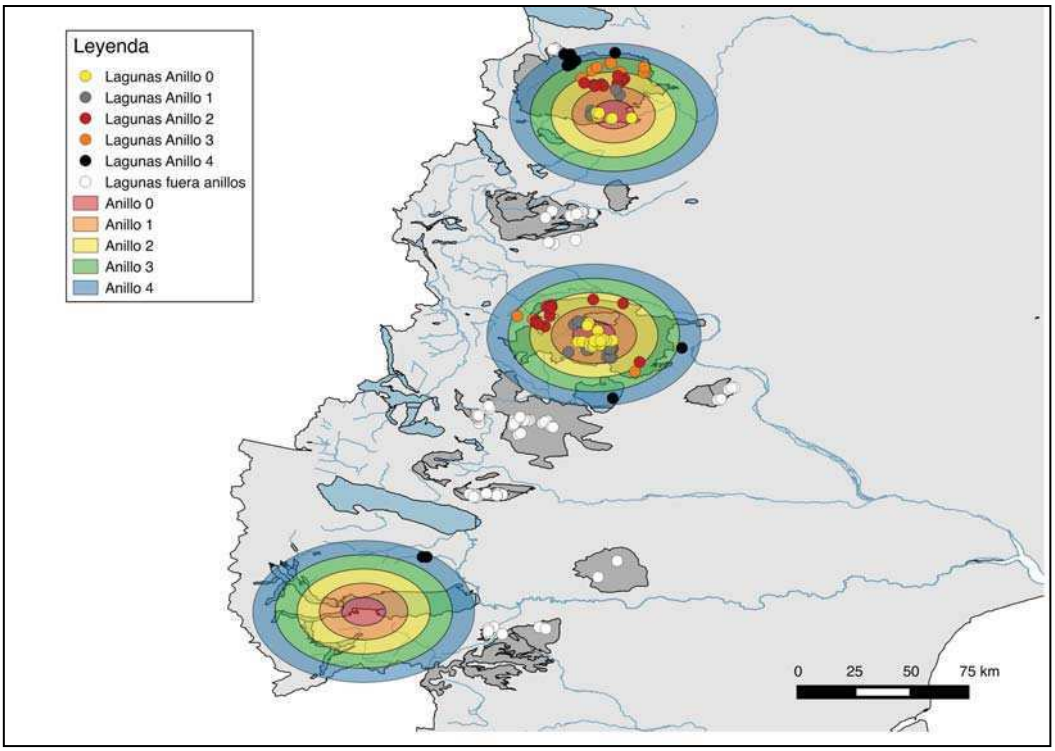

FIGURA 1. Distribución de los anillos de 10 km con respecto a las tres colonias de Gaviota Cocinera conocidas y ubicación de las lagunas en relación a estos anillos.

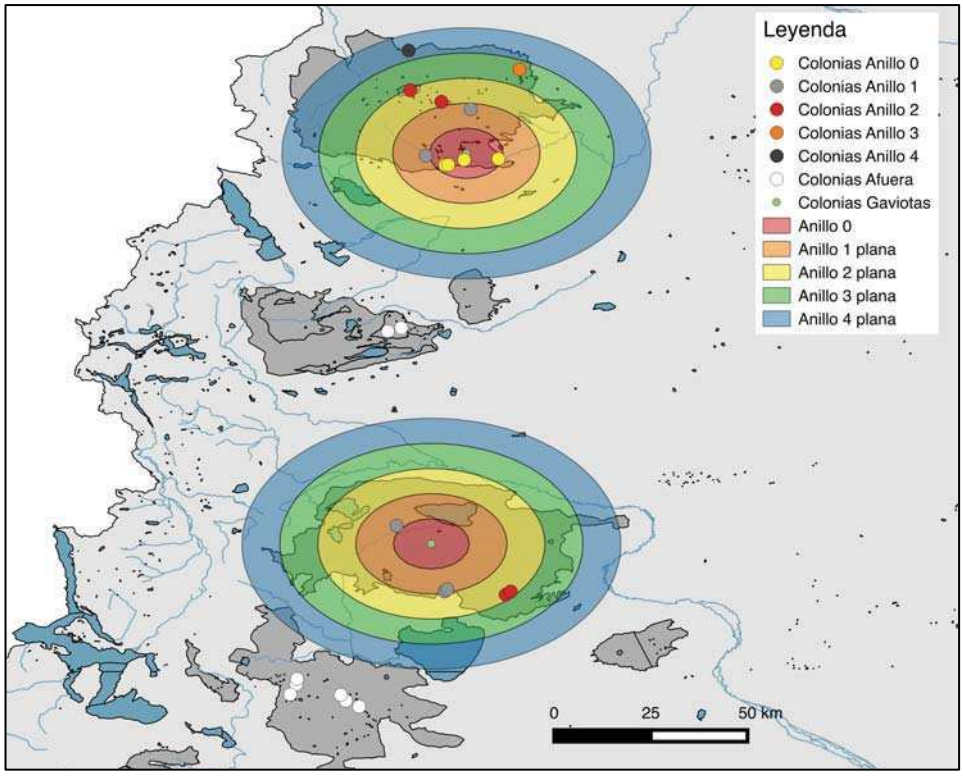

FIGURA 2. Distribución de las lagunas con colonias de Macá Tobiano detectadas entre las temporadas 2010–2011 y 2014–2015 en relación a los anillos delimitados cada 10 km.

En 184 lagunas monitoreadas durante la temporada 2012 –2013 en el mes de enero se detectaron un total de 28 con presencia de Gaviota Cocinera. La distribución de las gaviotas en las diferentes áreas buffer (anillos) no fue homogénea (Figura 3), sin embargo el GLM con distribución binomial realizado para analizar la presencia/ausencia de Gaviota Cocinera no detectó diferencias entre los diferentes anillos. Sí se halló que en las lagunas por fuera de los anillos (i.e. > 50 km desde la colonia de Gaviota Cocinera más cercana) la presencia de gaviotas tuvo una ocurrencia significativamente menor (z= -3,528; p< 0.001) que en el resto de las lagunas localizadas a menos de 50 km. El análisis de correlación de Spearman en relación a la proporción de lagunas con presencia con respecto a la distancia de la colonia muestra una correlación negativa marginalmente no significativa (r= -0,79; p= 0,057) (Figura 4).

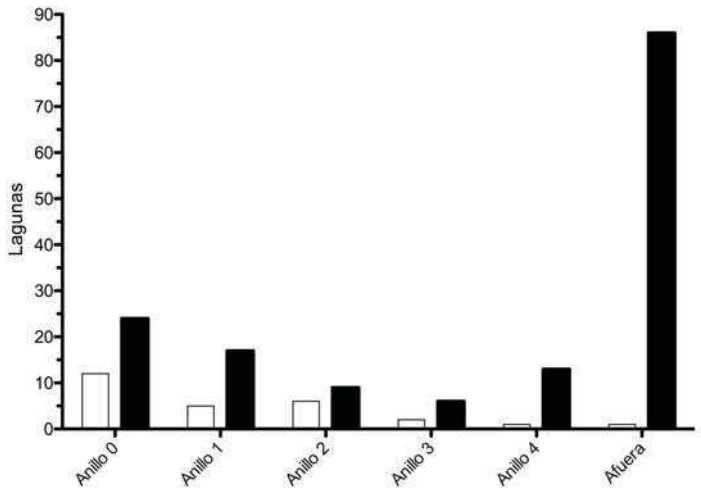

FIGURA 3. Cantidad de lagunas con presencia (barras blancas) y ausencia (barras negras) de Gaviota Cocinera en relación a los anillos del área buffer delimitada durante el mes de enero de la temporada 2012–2013.

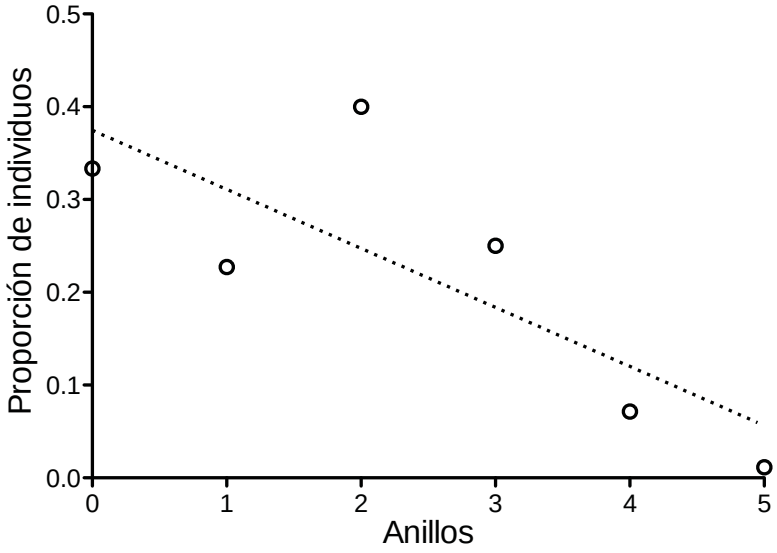

FIGURA 4. Proporción de individuos de Gaviota Cocinera por anillo en relación al número de lagunas por anillo (correlación de Spearman: *r*= -0,79; *p*= 0,057) (anillo 5 representa fuera de la zona buffer de 50 km).

Detecciones y eventos agresivos observados.– Entre las temporadas 2012–2013 y 2014–2015 (790 días de trabajo, ver Área de Estudio & Metodología General) se detectaron 127 visitas de Gaviota Cocinera a colonias de Macá Tobiano, con un mínimo de 185 individuos observados y con una media de 1,37 individuos por visita (rango= 1–7 ind./visita) (Tabla 2). De los 68 individuos para los que pudo determinarse la edad, 47 fueron adultos y 21 juveniles de primer o segundo verano. Tres individuos (adultos) realizaron ataques sobre nidos y otros cuatro individuos (adultos) atacaron a macaes (que no se encontraban en la colonia), aunque estos datos son relativos ya que la mayor parte de las gaviotas que mostraron interés (i.e. comportamientos de sobrevuelo y presencia en la colonia) en las lagunas fueron extirpadas. El número de individuos por día de trabajo en las colonias fue mayor dentro del límite de los anillos (Tabla 2).

TABLA 2. Registros por colonia monitoreada. Se detallan la cantidad de individuos de Gaviota Cocinera detectados (Ind.), cantidad de visitas (Visita), cantidad de individuos por visita (Ind/visita) y cantidad de individuos por el total de días monitoreados en cada colonia (Ind/total). Anillo: ubicación en los anillos buffer de 10 km.

Laguna	Meseta	Ind.	Visita	Ind/visita	Ind/total	Anillo
C199	Siberia	40	30	1.33	0.16	Afuera
C02	Siberia	6	4	1.50	0.07	Afuera
Cervecero	MLBA	82	48	1.71	0.34	1
Don Ferret	MLBA	25	21	1.19	0.33	0
Vizcaína 1	MLBA	2	2	1.00	0.14	0
Rodríguez 9	Strobel	30	22	1.36	0.31	1

Discusión

Los resultados presentados indican que la expansión de la Gaviota Cocinera hacia el interior de la Patagonia ha generado una situación diferente a la planteada por Erize (1983), quien postuló que como esta especie no nidificaba en las mesetas, los individuos que se acercaban a las colonias de Macá Tobiano eran sólo individuos visitantes que desaparecían hacia el final del verano. Las nuevas colonias detectadas se originaron en los últimos 20–25 años ya que éstas no fueron observadas durante los monitoreos de la FVSA en la década de 1980's, aunque las lagunas en que se encuentran las colonias sí fueron visitadas (A. Serret com. pers.). Es probable que la industria pesquera haya favorecido el surgimiento de la colonia de la laguna Los Chanchos, meseta del Strobel, donde la siembra de Trucha Arcoíris comenzó a partir del año 1995 en el Lago Strobel (Lancelotti *et al.* 2015). Sin embargo, la colonia de la laguna E26 (Gaviotero), MLBA, no estaría relacionada con pesquerías, ya que en la MLBA no existen cuerpos de agua con peces exóticos, ni producción pesquera, como en la meseta anterior (obs. pers.). Sin embargo, esta laguna está relativamente cerca de tres ciudades (entre 30 y 60 km), con basureros a cielo abierto y en los que no se realiza ningún tipo de proceso a la basura orgánica.

La mayoría de las lagunas monitoreadas durante el período de estudio se encontraban por fuera del área buffer definida en 50 km, aunque solo unas pocas lagunas con colonias (menos de

la mitad) se encontraron por fuera del área de 50 km definido por los anillos buffer. En el caso de la Gaviota Cocinera no se detectaron diferencias significativas entre los anillos, pero sí entre éstos y las lagunas a más de 50 km. Si bien las diferencias estadísticas fueron marginalmente no significativas, los datos permiten ver una tendencia decreciente en el número de lagunas visitadas por gaviotas conforme aumenta la distancia a la colonia de gaviotas, por lo que la distancia de la zona buffer considerada en los anillos con respecto a la distancia de las colonias sería adecuado según lo estudiado para otras especies de gaviota (Fasola & Bogliani 1990).

Un resultado importante obtenido fue que el 62% de las colonias de Macá Tobiano se encontraban por dentro del área buffer de 50 km y 54% de éstas en los primeros 20 km desde la ubicación de las colonias de Gaviota Cocinera. Esto tiene mayor relevancia cuando se considera que de las detecciones por esfuerzo de muestreo (días/hombre), las lagunas dentro de la zona buffer (lagunas estudiadas en anillos 0 y 1) tuvieron una mayor cantidad de visitas que aquellas por fuera de los anillos (a excepción de la colonia en la laguna Vizcaína 1).

Los resultados presentados sugieren que la distribución espacial de la Gaviota Cocinera tiene un nivel de superposición alto con respecto a las lagunas con colonias de Macá Tobiano detectadas en los últimos años. Estos, también sugieren una necesidad de una protección de mayor intensidad para con aquellas colonias de Macá Tobiano detectadas dentro del radio de 50 km desde las colonias, considerando además que a mayor cercanía a las colonias de gaviotas hay una correlación positiva a la visita de individuos.

La información sobre los eventos agresivos entre las especies estudiadas no pueden ser considerados como una situación natural ya que durante la realización del trabajo se realizó manejo activo de Gaviota Cocinera, con remoción selectiva de individuos problema (i.e. aquellos que mostraban interés por las colonias, entendiendo como 'interés' comportamientos de sobrevuelo, ataques a nidos/adultos y presencia en la colonia). Este manejo pudo haber condicionado la frecuencia de visitas de gaviotas a las colonias debido a la remoción selectiva de

los individuos que las frecuentaban, probablemente generando un valor subestimado de la ocurrencia real de ataques de gaviotas.

Es importante estudiar la tendencia poblacional de las gaviotas, así como el rango de acción de los individuos en las mesetas. La meseta de La Siberia, que se encuentra por fuera de los anillos buffer, es actualmente la segunda meseta en importancia para las poblaciones de Macá Tobiano, por lo que un continuo monitoreo y detección temprana de nuevas colonias de Gaviota Cocinera en dicha meseta podría ser de importancia para prevenir una reducción del éxito reproductivo por pérdida de huevos o de juveniles. La distribución de los registros y los patrones de disminución de visitas estarían sugiriendo que no existen otras colonias de Gaviota Cocinera aun no detectadas ubicadas en sitios cercanos a las lagunas de altura.

Capítulo 4.– Discusión General

Los resultados del Capítulo 4 muestran que las tres especies invasoras que habitan de manera permanente o semipermanente las mesetas de altura donde nidifica el Macá Tobiano tienen un efecto negativo sobre sus poblaciones, o al menos constituyen una amenaza importante considerando los resultados directos de los eventos de interacción registrados. Es interesante destacar que el impacto de cada una de las especies invasoras ocurre en distintos momentos del ciclo de vida del Macá Tobiano. También es importante resaltar que existen diferencias en relación al origen de las especies. La Gaviota Cocinera es la única de las especies que es nativa y su expansión es un fenómeno causado indirectamente por el hombre, pero que ocurre en toda Patagonia (Yorio *et al.* 1998) e incluso por fuera de ella (Burger *et al.* 2016). En el caso de la Trucha Arcoíris, la posibilidad de expansión en los ambientes del Macá Tobiano es reducida, o casi nula, debido a que las lagunas endorreicas de las mesetas de altura no permiten su reproducción (Lancelotti 2009), salvo en algunos casos excepcionales (e.g. El Islote, Strobel) donde sí reproduce (J. Lancelotti com. pers. 2015). En consecuencia, la expansión de esta especie

está directamente ligada a un interés comercial (o deportivo) humano y no a una "invasión" propiamente dicha. El Visón Americano sería la única especie que puede considerarse una invasora "clásica". Esta especie fue introducida en la Patagonia con fines comerciales pero actualmente cuenta con poblaciones asilvestradas que continúan su expansión tanto hacia el norte como hacia el sur de la región (Fasola *et al.* 2010, Fasola & Roesler datos no publicados).

El Visón Americano ya ha cumplido un papel determinante en la declinación de poblaciones de especies amenazadas y ha sido denominado como causa última de extinción local, es decir, que las especies que realmente afecta son aquellas cuyas poblaciones se han visto reducidas por otras causas como la modificación del hábitat y que se encuentran habitando sólo áreas marginales de su distribución original y en bajos números, como ha ocurrido con *Arvicola amphibius* (Barreto *et al.* 1998). La interacción del Macá Tobiano con el Visón Americano podría ser la 'estocada final' en una cadena de efectos causados por otros factores de amenaza para esta especie. Los macaes deben superar varios problemas climáticos durante la temporada reproductiva (vientos, sequías, frío) para alcanzar un éxito reproductivo mínimo (el más bajo entre las especies del orden; ver Capítulo 2.B). Los visones pueden no solo echar a perder este pequeño reclutamiento de la temporada, sino que además pueden llegar a tener un efecto sobre la población de individuos reproductores, los cuales son fundamentales en una especie como el Macá Tobiano, que tiene una baja tasa reproductiva probablemente asociada a una alta supervivencia y longevidad de los adultos (ver Capítulo 2.B).

Los efectos de la Trucha Arcoíris sobre las comunidades acuáticas de la meseta del Strobel (Izaguirre & Saad 2014, Lancelotti *et al.* 2016) indican que el impacto sobre las poblaciones de Macá Tobiano, así como en la comunidad de aves en general, serían de tipo crónico. Es decir que la introducción de peces exóticos habría generado cambios estructurales en los cuerpos de agua que reducen la disponibilidad de hábitat adecuado para la comunidad de aves, incluyendo al Macá Tobiano, que es la única especie que depende exclusivamente del hábitat de las lagunas de altura. El hecho de que los productores prioricen la siembra de lagunas grandes no vegetadas (Lancelotti

et al. 2010), las cuales no serían importantes para la reproducción del Macá Tobiano (Lancelotti *et al.* 2010; ver Capítulo 2.B), no garantiza que el Macá Tobiano no se vea directamente afectado por la actividad, debido a tres motivos importantes. Por un lado, se conoce que parte de la población del Macá Tobiano utiliza lagunas de alimentación, en las cuales no nidifica, pero que en el pasado concentraban un gran número de individuos (Fjeldså 1986, Johnson 1997). Si bien estas lagunas no serían importantes en la actualidad (ver Capítulo 2.A), es importante destacar que las lagunas de gran tamaño donde el Macá Tobiano no nidifica exitosamente (e.g. El Sello, MLBA) resultarían de importancia ya que allí se concentran grandes números de macaes, principalmente a fines de la temporada reproductiva (ver Capítulo 3.B). Segundo, la importancia de las lagunas grandes puede ser aún mayor en momentos de sequía extrema, cuando muchas de las lagunas de altura se han secado (ver Capítulo 2.A), como ocurre actualmente (O. Bonfilli inf. ined.),. Estas lagunas grandes, aún con niveles de agua alto, pueden transformarse en sitios esenciales para la supervivencia de los adultos en años críticos cuando no existen cuerpos de agua aptos para nidificar. Por último, y en parte relacionado al primer argumento, las primeras evidencias de los movimientos del Macá Tobiano muestran que esta especie utiliza diferencialmente a los lagos y lagunas de la región en distintos momentos de la temporada, por lo que aquellos cuerpos de agua que no son de importancia para la reproducción pueden ser de importancia en momentos de dispersión al principio o al final de la temporada, así como para los juveniles como sitios de escala en su primer migración. Es por esto que resulta riesgoso definir sitios 'seguros' para la siembra hasta que no se conozca completamente el ciclo migratorio y los movimientos locales del Macá Tobiano.

La Gaviota Cocinera es un riesgo potencial clave en el momento de nidificación, como ya lo describió Beltrán *et al.* (1992). Si bien afectaría también a los pichones, como este último autor menciona, el efecto agudo durante el momento de colonias con huevos podría reducir a cero el éxito total de la colonia, las cuales ya se ven ampliamente afectadas por factores climáticos de gran escala como son el viento y la sequía (ver Capítulo 2.B). Es por esto que la existencia de

colonias de gaviotas en las mesetas de altura y el gran superposición con las colonias de Macá Tobiano es un factor que necesita estudiarse con más detalle con el fin de generar acciones de manejo directas para remover las colonias de gaviotas y con esto reducir al mínimo el potencial riesgo de visitas de individuos de Gaviota Cocinera a las colonias de Macá Tobiano. Sería prioritario identificar lagunas con características que propicien el establecimiento de colonias de gaviotas y que se encuentren a menos de 50 km de lagunas donde se sabe que los macaes pueden nidificar, para evitar su colonización por parte de las gaviotas (e.g. modificación del sustrato de islotes). La menor frecuencia de visitas se detectó en aquellas lagunas fuera de los anillos de la zona buffer, es decir lagunas a más de 50 km desde la colonia (e.g. C199, Siberia). La expansión de la Gaviota Cocinera es a causa de actividades humanas (Yorio *et al.* 1998, Lisnizer *et al.* 2014), por lo que el estudio y manejo de las poblaciones dependerá ampliamente de estudios y manejo de las actividades que la estén favoreciendo, principalmente la actividad pesquera (Bertellotti & Yorio 1999) y los basureros a cielo abierto (Frixione *et al.* 2012), de las localidades y asentamientos cercanos a las mesetas.

El efecto de las tres especies invasoras tiene un potencial negativo de gran importancia, ya que afectan de forma diferente a distintas escalas y en diferentes momentos del ciclo de vida de los macaes. Además existe una relación directa entre ellas, dado que la siembra y producción de truchas favorece a las dos especies restantes brindando recursos alimenticios que permiten la expansión distribucional en los ambientes inhóspitos de las mesetas. El Visón Americano, cuya colonización de la meseta del Strobel parecería ser inminente (Fasola & Roesler datos no publicados), se sumaría a la presencia de la Gaviota Cocinera. Además, la colonización por parte del visón se verá favorecida por la presencia de alimento todo el año, considerando que las poblaciones estables de visón estudiadas en el área MLBA se alimentan de las truchas presentes en los arroyos.

En conclusión, las amenazas y sus efectos potenciales son preocupantes. La Trucha Arcoíris reduce los sitios aptos para la alimentación (y nidificación), principalmente aquellos que

pueden ser imprescindibles en momentos críticos; la Gaviota Cocinera puede destruir las pocas colonias que logran subsistir a los fenómenos climáticos extremos; y el Visón Americano puede dar el golpe final, echando a perder todo el esfuerzo puesto en el reclutamiento de la temporada e incluso comprometer la reproducción de los años venideros ya que su efecto sobre los reproductores ha sido confirmado. Todo esto apunta a la necesidad de un trabajo combinado sobre las tres especies invasoras, con planes de manejo integrados y de amplio alcance.

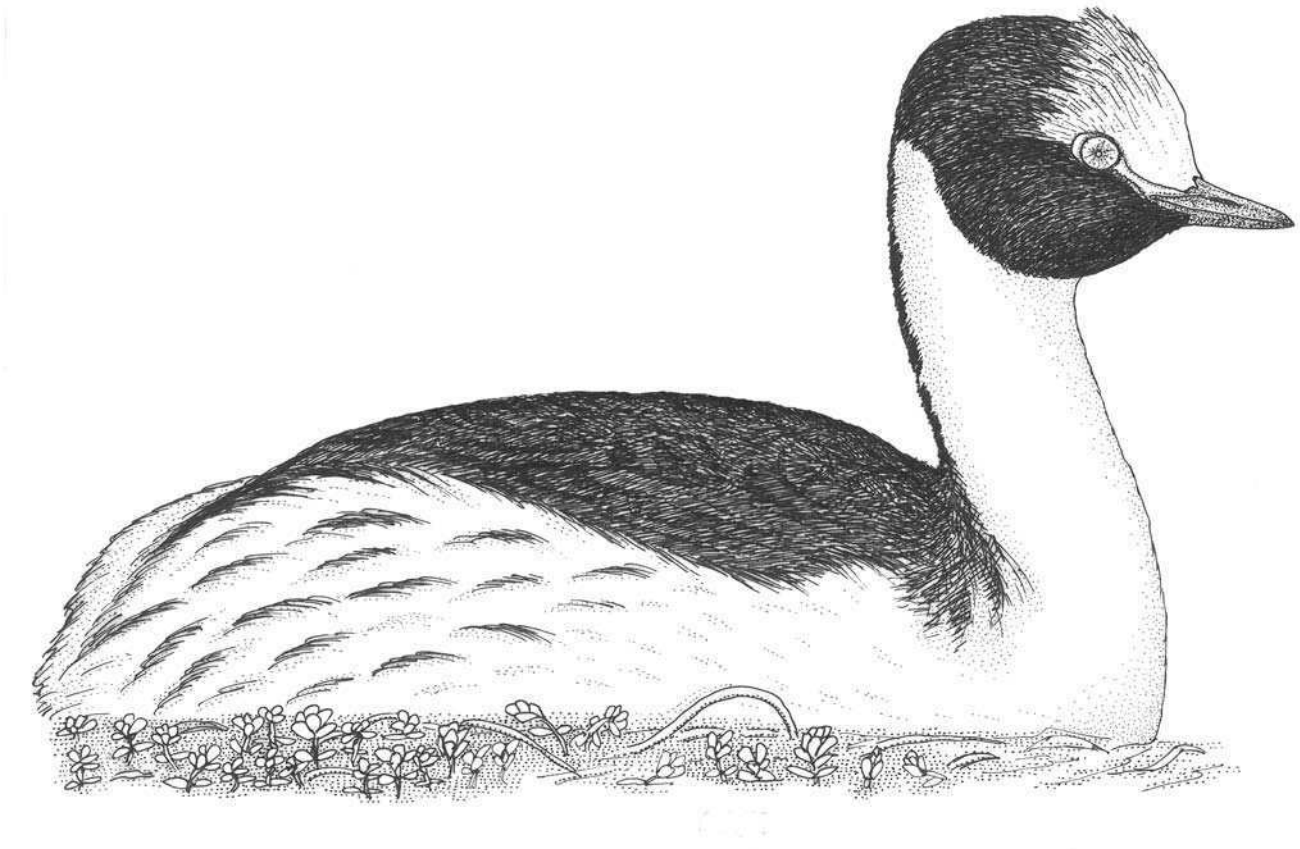

Ilustración original para ésta tesis de un Macá Tobiano realizado en tinta con estilógrafo, por Lui Pagano (Grupo FALCO).

DISCUSIÓN GENERAL, CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES DE MANEJO PARA LA CONSERVACIÓN DE LAS POBLACIONES DEL MACÁ TOBIANO (*PODICEPS GALLARDOI*)

Discusión General y Conclusiones

En los estudios sobre el Macá Tobiano se combinan los dos paradigmas que han prevalecido y guiado los estudios sobre especies amenazadas (Caughley 1994), por un lado el "de las poblaciones pequeñas", debido a que sus poblaciones no superan las 400 parejas, y por el otro el "de las poblaciones en disminución", debido a la rápida reducción poblacional cercana al 80% en sólo 25 años (ver Capítulo 2.A). En el año 2009, luego de una primera campaña exploratoria, liderada por Aves Argentinas/AOP y la Asociación Ambiente Sur, se reunieron especialistas en temáticas de conservación y/u ornitología con el fin de identificar los problemas que podrían estar afectando al Macá Tobiano y describir las acciones necesarias que debían ponerse en marcha para conservar sus poblaciones, a partir de lo cual 'el árbol' de problemas del Macá Tobiano tuvo su primera versión.

Los árboles de problemas y acciones son parte fundamental de un proyecto incipiente de conservación, ya que deben ser la 'hoja de ruta' sobre la que se basen estudios y acciones de manejo que pretendan favorecer la conservación de la/s especie/s amenazada/s (Bibby & Alder 2003). Estos árboles no son definitivos, sino que por el contrario deben ser dinámicos, adaptándose a los resultados de las investigaciones que acompañan el proceso de conocimiento de la especie, por lo que las nuevas problemáticas deben ir incorporándose, así como eliminándose aquellas que no tienen impacto real en las poblaciones o que hayan sido controladas.

Es así como el árbol de problemas (Figura 1) y el de acciones (Figura 2) para el Macá Tobiano han sido actualizados hasta el presente. El trabajo de tesis que aquí se presenta es un resultado directo del análisis de los árboles de problemas que afectan a las poblaciones del Macá Tobiano y de las acciones que se consideraron prioritarias para recuperar sus poblaciones y evitar su extinción, ya sea tanto a nivel local como global. Es por esto que el objetivo general de esta tesis fue el de obtener la información sobre la historia natural, tendencias poblacionales, éxito reproductivo, estructura genética, comportamiento migratorio y efecto de las especies invasoras, con el fin de poder realizar acciones de conservación y manejo, basadas en datos, priorizando aquellos problemas/factores de mayor urgencia o con mayor impacto en la población.

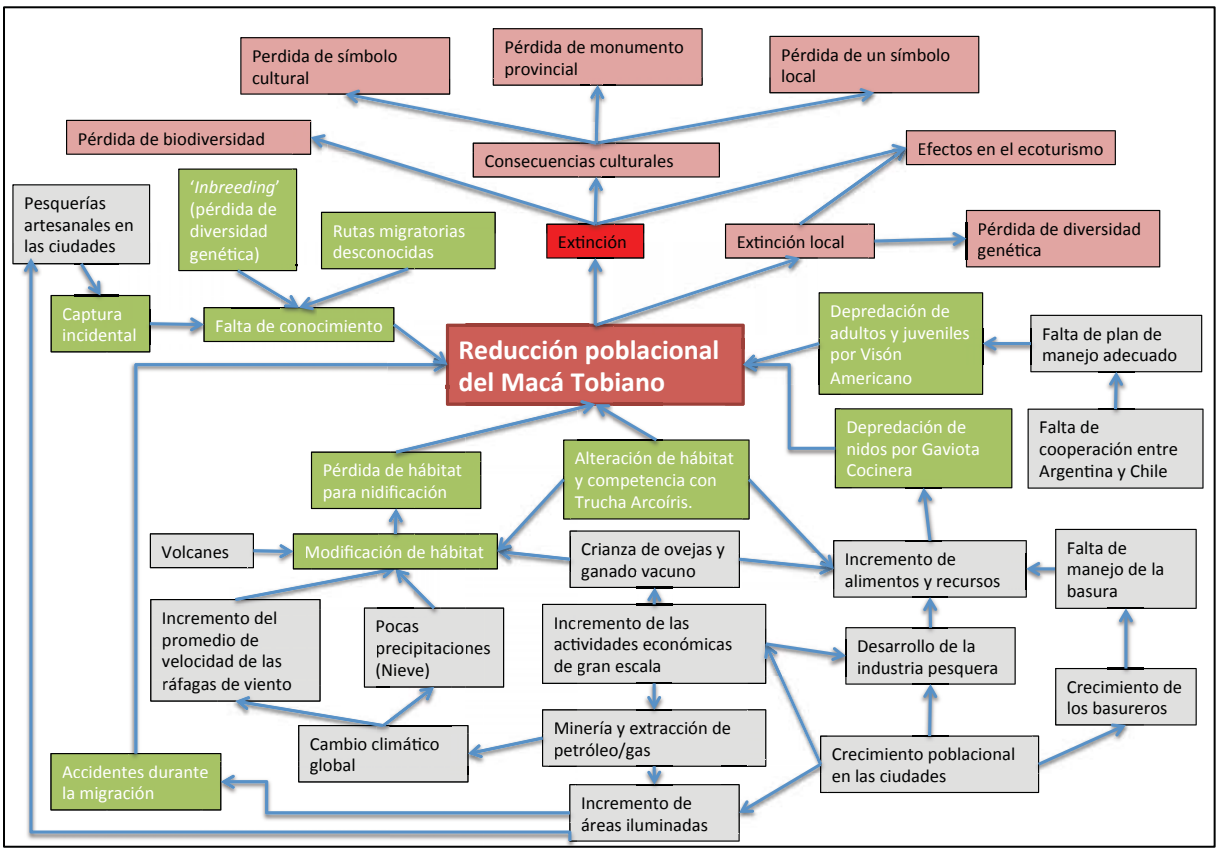

FIGURA 1. Árbol de problemas actualizado (en base a los resultados del presente estudio) y sus consecuencias potenciales sobre las poblaciones del Macá Tobiano. Cuadros grises y verdes: problemas potenciales para las poblaciones de Macá Tobiano; verdes: problemas abordados mediante los estudios realizados en esta tesis; grises: problemas que deben aún abordarse; cuadros rojo oscuro: consecuencia primaria; rojo claro: consecuencias secundarias.

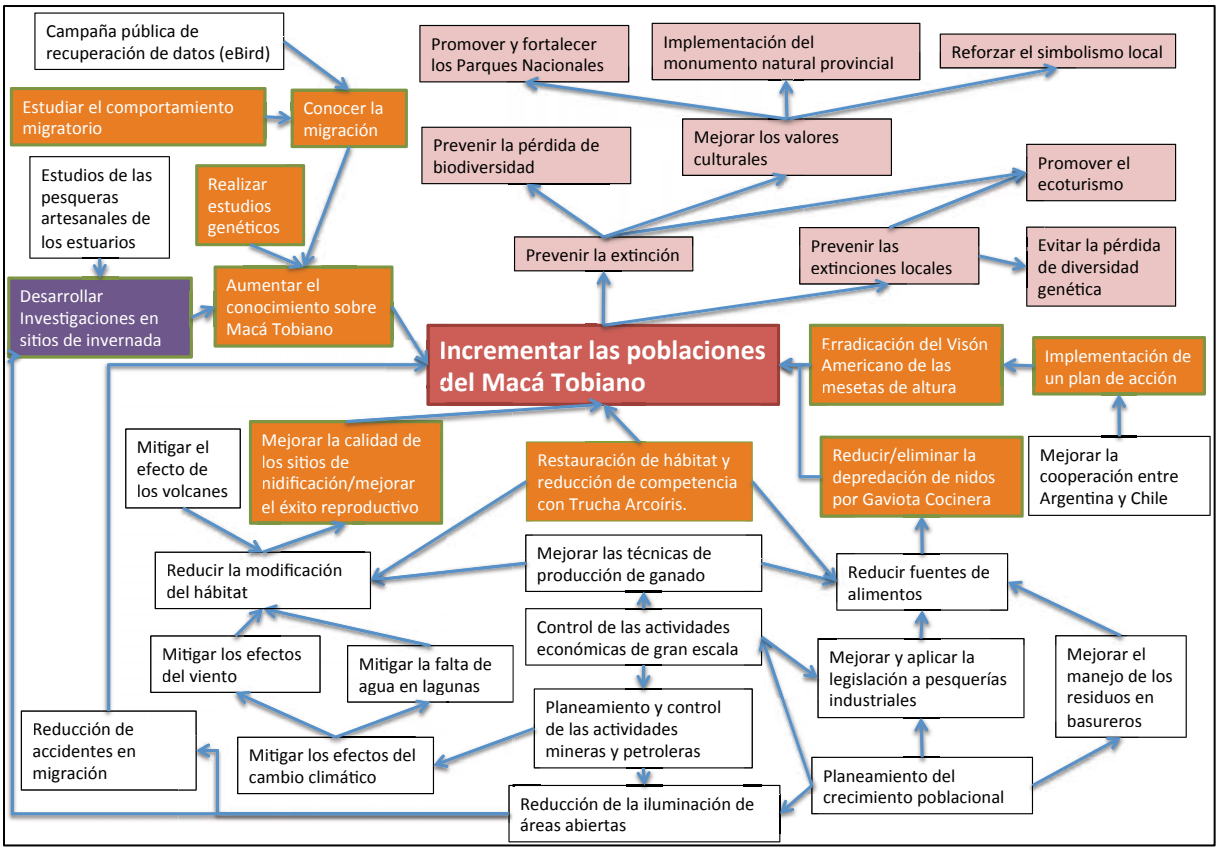

FIGURA 2. Árbol de acciones necesarias para recuperar las poblaciones de Macá Tobiano y las consecuencias secundarias de esta recuperación. Acciones identificadas como necesarias a realizarse que se abordaron por el estudio realizado para esta tesis (anaranjado) y las que aún no fueron iniciadas en cuadros violetas y blancos, respectivamente. Rojo oscuro: consecuencia directa de las acciones realizadas; rojo claro: consecuencias secundarias.

Los estudios y acciones sugeridas en la Figura 2 son en mayor o menor medida dependientes de que se conozca el estado de las poblaciones, por lo que la realización de monitoreos tanto sobre la especie, como sobre sus amenazas es una acción prioritaria.

Elzinga *et al.* (2001) describen varios problemas comunes en los programas de monitoreo de poblaciones animales. Estos autores consideran que es posible dividir los problemas en "técnicos", que se relacionan directamente al muestreo y/o al análisis de los datos, e "institucionales", relacionados con las instituciones participantes y con los órganos de ejecución de los monitoreos. Estos problemas, muchas veces combinados, llevan al fracaso de los

programas de monitoreo, con todo lo que esto implica en el caso de especies amenazadas y con tendencias decrecientes. LaBastille (1983) describe como problemas políticos los que impidieron el monitoreo del extinto Poc (*Podilymbus gigas*) en un momento en que su población se encontraba en un estado crítico.

En el caso del Macá Tobiano, el proyecto liderado por la Fundación Vida Silvestre Argentina (FVSA) durante la década de 1980's, permitió contar con información de base, no sólo científica, sino también sobre aspectos logísticos, que favorecieron el desarrollo del presente trabajo. La FVSA discontinuó el monitoreo debido al supuesto buen estado poblacional y a la ausencia de problemas de conservación en las poblaciones del Macá Tobiano (O'Donnel & Fjeldså 1997) y ninguna otra institución continuó con esta tarea.

Los monitoreos realizados en temporadas recientes surgieron a partir del trabajo conjunto de organizaciones no gubernamentales (Aves Argentinas/AOP y Asociación Ambiente Sur principalmente, con el apoyo de Flora & Fauna Argentina) e instituciones gubernamentales (CONICET, SAyDS, APN y el Consejo Agrario Provincial –CAP–) lo que lo transformó en un proyecto de estrategia multi-institucional. Esta combinación permitió también franquear problemas de tipo 'institucional' y los resultados han favorecido una situación más favorable en cuanto al conocimiento de la especie.

En primer lugar, se determinó que las poblaciones de Macá Tobiano se habían reducido en un 80% durante los últimos 25 años, lo que impulsó la revisión de su estado de conservación estando hoy la especie categorizada como críticamente amenazada a nivel global (BirdLife International 2016b). Los datos obtenidos indican que la población de Macá Tobiano en la actualidad comprendería menos de 800 individuos adultos (771 individuos adultos en temporada 2014–2015), con una posible tendencia creciente, debido a que en las temporadas reproductivas previas no se perdieron adultos en forma masiva y se reclutaron juveniles (ver Capítulo 2). Estos resultados muestran claramente la importancia de la continuidad de los monitoreos, sin interrupciones prolongadas.

Sutherland (2000) ha planteado que los problemas estadísticos más importantes en la biología de la conservación son diez (que también se repiten en otras ramas de la biología). Estos problemas son: ausencia de control, ausencia de réplicas, pseudorréplicas, sesgo en la selección de tratamientos, sesgo en la toma de datos, confundir significancia con sentido, confundir la no significancia, asumir correlaciones en el tiempo, no pensar en el análisis hasta que los datos son colectados y no escribir los resultados. Es importante considerar estos potenciales problemas ya que en muchos casos es extremadamente complejo evitarlos, principalmente cuando los tamaños de muestra, por la naturaleza de la situación, son inevitablemente pequeños, como es el caso de la mayoría de los estudios que se desarrollan en una especie críticamente amenazada, como es el caso del Macá Tobiano.

No pretende plantearse este problema como una excusa para justificar limitaciones de los estudios, sino por el contrario, para resaltar que estos estudios tienen limitaciones y por lo tanto deben ser abordados con una mirada crítica y con capacidad de adaptación para resolver estos problemas y poder obtener resultados útiles, pero principalmente veraces. Es apropiado reparar en el último problema citado por Sutherland (2000), 'no escribir los resultados'. Este hace referencia a que muchos trabajos de conservación se basan en datos anecdóticos (Sutherland *et al.* 2004), por eso la importancia de utilizar información que permita análisis objetivos basados en evidencias concretas.

Una conclusión importante que se desprende de este estudio es que mantener una base de datos confiable y actualizada con el Macá Tobiano sólo es posible a través de un trabajo de campo extremadamente dedicado, con un esfuerzo de muestreo y de registro de datos enorme, mediante la colaboración/coordinación por parte de numerosas instituciones, técnicos y voluntarios.

La historia natural del Macá Tobiano ya era conocida en muchos de los aspectos más importantes (Lange 1981, Nuechterlein & Johnson 1981, Storer 1982, Erize 1983, Fjeldså 1983, 1986, Straneck & Johnson 1984, Beltrán *et al.* 1992). Sin embargo, los datos presentados en esta

tesis favorecen nuevas interpretaciones de algunos de esos aspectos y muestran hallazgos novedosos en base a información mayormente no anecdótica, sino sistemática, que incluye datos de rango temporal (varias temporadas) y espacial (toda la distribución de la especie), apropiados para las preguntas que fueron planteadas. Algunos datos son importantes para comprender aspectos básicos de la biología de la especie que permitirán realizar acciones de conservación a campo eficientes, entre los que se destacan: la variación temporal en el inicio de las colonias, un mayor potencial reproductivo al considerado previamente, la capacidad de reconstrucción de colonias (re-nidificación y puesta de huevos). Además, algunos de los nuevos conocimientos sobre la biología de la especie podrían ser utilizados para realizar acciones de manejo *ex situ* (re-cría) como la información sobre tasas de alimentación de pichones o tiempos de desarrollo de los mismos.

La importancia de conocer los movimientos espaciales de las especies para poder realizar acciones de manejo eficientes ha sido destacado recientemente (Allen & Singh 2016), por lo que el hecho de que las poblaciones de cada meseta tengan un comportamiento migratorio de tipo filopátrico, que se reflejaría en la estructuración genética de las poblaciones de las distintas mesetas estudiadas, es fundamental para determinar la urgencia de conservación en cada una de estas mesetas, como unidades independientes. Además, esta estructuración genética tiene importantes implicancias en potenciales proyectos de translocación de individuos o en la liberación de ejemplares provenientes de la cría en cautiverio. La reducción poblacional extrema en alguna de las mesetas, en un contexto de comportamiento filopátrico, podría significar pérdida de diversidad genética, así como también un bajo potencial de recolonización en un escenario de una futura recuperación poblacional.

Un resultado muy llamativo y que en parte contradice la idea establecida en la literatura sobre la adaptación del Macá Tobiano a las lagunas basálticas (Konter 2001, Ogilvie 2003, Fjeldså 2004), es que la importancia de la laguna no depende de su tipo (basáltica o depresión), sino en si estos cuerpos de agua están protegidos del viento, y por lo tanto el oleaje que puede formarse en

ellos es menor. Además, es también importante para futuras acciones de manejo, el resultado de que no todas las colonias tienen un éxito similar, y que si bien no existe una correlación entre la cantidad de parejas y el éxito de reclutamiento de juveniles, sí existiría una tendencia a que las colonias 'intermedias' (con un número de parejas intermedio) sean más exitosas que aquellas muy grandes o muy pequeñas.

El análisis de los factores de amenaza bióticos y abióticos, incluyendo a los mencionados previamente al inicio de este estudio, como el impacto de la Gaviota Cocinera sobre las colonias de nidificación (Erize 1983, Beltrán *et al.* 1992) y los recientemente detectados, como la introducción de Trucha Arcoíris y la expansión del Visón Americano en las lagunas de altura (ver Capítulo 2.B y 4), mostró que todos tendrían un rol importante en la reducción poblacional, ya sea por los efectos negativos sobre el reclutamiento, como también por los efectos directos sobre las poblaciones. Es importante señalar que todos estos factores de impacto mencionados actúan en distintos momentos de la temporada reproductiva, con efectos variados sobre las poblaciones, pero además tienen un efecto particular (y puntual) en cada momento del ciclo de vida. También, estos factores de impacto pueden implicar pérdidas absolutas (muerte de adultos) o reversibles (destrucción de la colonia por viento o abandono del nido por efecto de gaviotas) (Tabla 1). La distribución de los diferentes factores en las mesetas tampoco fue constante, principalmente el caso de los factores bióticos (Tabla 2).

TABLA 1. Tabla de factores de amenaza estudiados. 'Edad': momento del ciclo de vida que afectan, sea en nidos (H), a pichones/juveniles (Juv) o a los adultos (Ad); 'efecto': duración del efecto (agudo o crónico); 'temporalidad': momento de la temporada en que afectan principalmente, noviembre–enero (Temp), febrero–abril (Tardío) o durante toda la temporada (Comp). La última columna refiere a si el efecto es reversible o no en un una misma temporada. Detectado (x) o no detectados (-)

	Edad			Efecto		Temporalidad			Probabilidad de reversión del efecto en la temporada
Factor	**H**	**Juv**	**Ad**	**Agudo**	**Crónico**	**Temp**	**Tardío**	**Comp**	
Gaviota	x	x	-	si	no	-	-	x	Si
Visón	x	x	x	si	no	-	x	-	No
Trucha	-	-	x	no	si	-	-	x	No
Aves Ac.	x	x	-	si	no	-	-	x	Si
Viento	x	-	-	si	no	x	-	-	Si
Sequía	-	-	-	si	si	x	-	x	No
Frío	-	x	-	no	si	-	x	-	No

Tabla 2. Distribución por meseta de los factores de amenaza, con presencia frecuente (X), infrecuente (x) o no detectados (-).

	MLBA	**Asador**	**Strobel**	**Cerro Ventana**	**Siberia**	**Moro**	**Viedma**	**MA**	**Vizcachas**
Gaviota	X	x	X	-	x	-	-	-	-
Visón	X	-	-	-	x	-	-	-	-
Trucha	-	x	X	-	-	-	-	-	-
Aves Ac.	x	-	x	-	x	-	-	-	-
Viento	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Sequía	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Frío	x	-	-	-	x	-	-	-	-

Los resultados obtenidos son de utilidad para direccionar las acciones de manejo de manera eficiente. La selección de colonias a proteger debe estar basada en un grupo de características de las lagunas, pero siempre considerando que debe ser un sistema adaptativo de selección ya que las características de mayor importancia varían regularmente entre lagunas, por lo que no sería razonable proteger a solo unas pocas lagunas, sino que es importante seleccionar subconjuntos por mesetas que abarquen el mayor rango de características ambientales posibles. Conocer la variación temporal de los factores es sumamente importante ya que permite utilizar de manera

más eficiente los recursos económicos y humanos destinados a la protección a campo de las colonias e individuos de Macá Tobiano.

Este estudio también muestra que aún es necesario conocer otros aspectos de la biología del Macá Tobiano. Es fundamental conocer como es el comportamiento migratorio, principalmente rutas y sitios de escala, tanto en adultos como en juveniles. Estudios como el presente abren las puertas a numerosos campos y temas de investigación, así como también durante este estudio se generó información logística del terreno que permitirá la realización de estudios futuros, no sólo sobre el Macá Tobiano, sino sobre todo el ambiente en el que esta especie se desarrolla.

Recomendaciones de manejo

Uno de los resultados más preocupantes de este estudio fue comprobar una reducción de la población global del 80% en 25 años como consecuencia de un conjunto de factores que actúan conjuntamente sobre las poblaciones, a diferentes escalas geográficas, momentos temporales y etapas del ciclo de vida (ver Capítulo 2.A). Esto puso de manifiesto la necesidad de realizar acciones de manejo sobre la especie. El objetivo final de esta tesis, basada en el marco conceptual de la 'biología para la conservación' fue obtener información que permita generar recomendaciones de manejo basadas en información científica, y que por sobre todo brinde las herramientas necesarias para que se actúe de forma adaptativa incorporando los cambios temporales tanto en relación a las poblaciones del Macá Tobiano como al impacto de los factores de amenaza.

A continuación se describen algunas recomendaciones de manejo basadas en los resultados obtenidos (Figura 3). Las recomendaciones de gestión o educación que deben ser consideradas para proteger las poblaciones del Macá Tobiano se detallan brevemente, ya que estas no surgen directamente de los resultados presentados en este estudio, aunque sí pueden llegar a tener un

impacto directo sobre las poblaciones del Macá Tobiano. Se describe brevemente el éxito obtenido de algunas medidas de manejo ya implementadas durante el desarrollo del estudio.

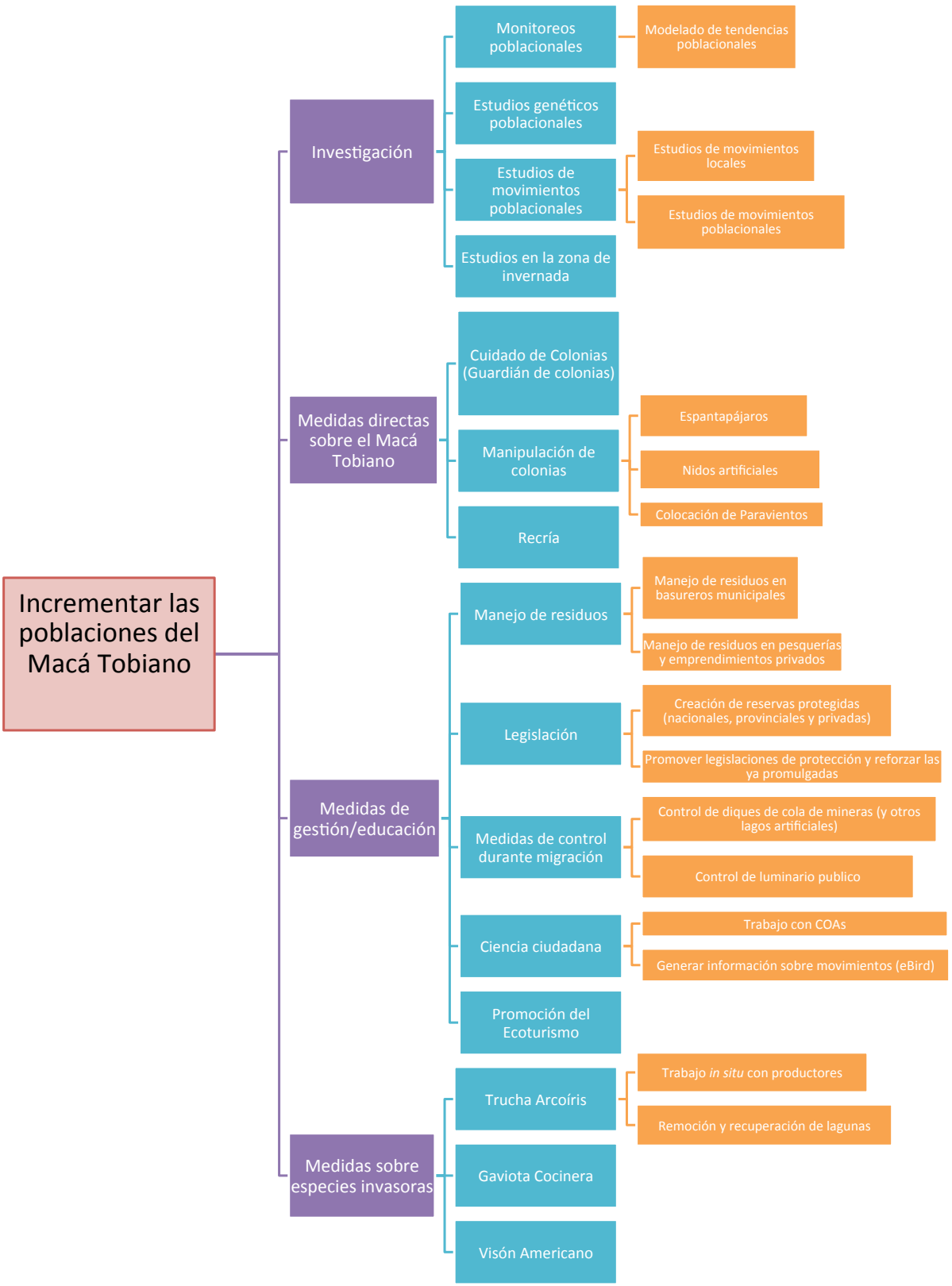

FIGURA 3. Árbol jerárquico de recomendaciones surgidas del presente estudio para favorecer la recuperación de las poblaciones del Macá Tobiano.

Medidas de manejo sobre las poblaciones del Macá Tobiano.– Las medidas de manejo buscan proteger a las poblaciones del Macá Tobiano actuando directamente sobre las poblaciones de esta especie.

1) Protección de colonias, 'Guardianes de colonias': requiere de personal de tiempo completo en las colonias, ya que la función principal es la de evitar ataques por especies invasoras y reducir (por ahuyentamiento) las interacciones con especies nativas. Es necesario contar con personal capacitado para el trabajo con armas (control de Gaviota Cocinera y Visón Americano), manejo de trampas de captura viva (tipo tomahawk) y muerta (*connibear*®) (control Visón Americano) y en el reconocimiento de rastros de depredadores (huellas y heces). Requiere realizar recorridas diarias en la laguna y periódicas en cursos de agua cercanos y patrullajes nocturnos una vez detectada la presencia de visones. Involucra un mínimo de dos personas, con comunicación y suministros para permanecer *in situ* un mínimo de tres meses. Durante la permanencia el guardián de colonia debe monitorear los números de todas las especies de aves (incluyendo macaes), número de nidos/pichones y eventos de interacciones detectados. Hasta el momento se han realizado 790 días de cuidado de colonias con resultados potencialmente positivos (Tabla 3).

TABLA 3. Descripción del esfuerzo de guardianes de colonia por temporada. 'Guardianes' cantidad de equipos de guardianes; 'mesetas' donde se realizaron las acciones; 'MT depredados' representa el número de individuos depredados por Visón Americano; 'RRHH' cantidad de técnicos y voluntarios necesarios para desarrollar las tareas; 'Días/hombre' días totales que los equipos trabajaron en cada colonia protegida. 'Gaviotas' y 'visones' es la cantidad de individuos problema (en las lagunas) que se removieron (*ND*: sin datos)

Temporada	Guardianes	Mesetas	MT depredados	RRHH	Días/ hombre	Gaviotas	Visones
2010-2011	0	-	33 (+20?)	-	-	-	-
2011-2012	1	MLBA	5 (?)	10	45	*ND*	0
2012-2013	2	MLBA, Siberia	35	15	96	7	3
2013-2014	3	MLBA, Siberia	0	16	279	15	2
2014-2015	5	MLBA, Siberia, Strobel	0	38	370	5	0

2) Acciones sobre la colonia (Paravientos y nidos artificiales): Los paravientos deben ser dispositivos que no busquen proteger los nidos del viento en sí mismo, sino que la función debe ser reducir el oleaje que afecta a la colonia. Es por esto que la función debe ser actuar como rompeolas. Se realizaron pruebas con dispositivos de flotación superficial anclados al fondo, así como con dispositivos de flotación superficial y con 'anclas' de media agua, aunque todos los intentos fueron fallidos. En la década del 1980's técnicos de la FVSA probaron tanto paravientos como nidos artificiales utilizando cañas enterradas en el sustrato. Los nidos artificiales deben ser estructuras flotantes apenas sobre la línea de agua. Existen desarrollos de nidos artificiales para especies del género *Gavia* (Hancock 2000) y en 1980's la FVSA los desarrolló mediante un dispositivo construido con cañas, rígido y sujetado al sustrato (no flotante). Si bien las plataformas artificiales de la FVSA fueron aceptadas por los macaes (J. Fjeldså com. pers.), tanto las plataformas como los paravientos se destruyeron con las tormentas de viento (A. Serret com. pers.). El mayor desafío es lograr un dispositivo que reduzca el oleaje sin ser un riesgo para la colonia de

macaes. El desarrollo de paravientos puede ser de importancia, sobre todo en colonias grandes de lagunas grandes (> 100 ha) y abiertas (e.g. El Sello, MLBA, donde colonias de más de 120 nidos fueron destruidas por el viento). Si bien el desarrollo puede ser costoso, es posible considerar que a largo plazo puede convertirse en una acción de manejo eficiente, ya que una vez instalado el dispositivo su utilidad se prolongaría en el tiempo si se trabaja en sitios con parches de vinagrilla conocidos y regulares. Tal vez sea necesario realizar paravientos y nidos artificiales en forma conjunta, para garantizar colonias todas las temporadas. Es importante que los paravientos y/o las plataformas no favorezcan a otras especies, principalmente a la Gaviota Cocinera, ya que podría ser contraproducente en colonias de lagunas muy grandes, donde es difícil controlar la actividad de la gaviota.

3) Espantapájaros: Los espantapájaros fueron probados en la década de 1980's con una baja eficiencia (J. Fjeldså y A. Serret com. pers.). Actualmente la presencia de guardianes de colonia suplantan a estos dispositivos, mediante el ahuyentamiento activo de las aves acuáticas (principalmente de *Fulica* spp. y *Anas* spp.). De cualquier manera, debido a que es una estrategia de muy bajo costo y que requiere poco esfuerzo, podría explorarse el desarrollo de prototipos eficientes.

4) Recría: El programa de recría puede ser desarrollado de forma relativamente sencilla y sin generar impacto alguno debido a una de las características del ciclo reproductivo de la especie, que es que en el 98,7% de los nidos sólo uno de los huevos alcanza la eclosión (ver Capítulo 1). Las experiencias de recría realizadas mediante la utilización del huevo extra, no tendrían efecto negativo sobre éxito reproductivo, ya que en todos los nidos en los que se extrajo un huevo, el otro huevo eclosionó y en esas colonias los valores de supervivencia juveniles por pareja fueron de 0,69 y 0,33 (Laguna Rodríguez 9, Strobel; temporadas 2013–2014 y 2014–2015), por lo que el éxito de eclosión del huevo y el reclutamiento no se vería afectadas por la remoción de huevos (ver Capítulo 2.B). Hasta el momento no se han obtenido resultados positivos de crianza de juveniles, aunque el

éxito de eclosión de los huevos ha sido alto, cercano al 70% (ver Anexo 4 para protocolo de cría). Debido a la estructuración genética de las poblaciones (ver Capítulo 3.A) las liberaciones de los juveniles deberían realizarse en las mismas lagunas de las que fueron obtenidos los huevos, antes del mes de abril, debido a que es entonces cuando los adultos inician los movimientos migratorios (ver Capítulo 3.B). En caso de no detectar individuos adultos en estas lagunas, las liberaciones deberían realizarse en las lagunas más cercanas con presencia de Macá Tobiano, siempre dentro de la misma meseta y en el caso de no detectar individuos en la meseta, los juveniles deben ser liberados en la laguna de origen (siempre que no esté congelada) ya que al desconocerse el comportamiento migratorio, es necesario evitar alteraciones en los patrones y por tanto cruzamientos con individuos de otras mesetas. Es recomendable la colocación de transmisores para poder relocalizar a los individuos liberados.

Medidas sobre especies invasoras.– Los resultados obtenidos a lo largo de este estudio plantean la necesidad de realizar acciones de manejo en relación a la presencia de especies invasoras.

1) Control de las poblaciones del Visón Americano (*Neovisón vison*): El control del Visón Americano se consideró una medida urgente luego del primer ataque registrado de esta especie sobre una colonia de Macá Tobiano (ver Capítulo 4.A). Como medidas de manejo se plantean cuatro objetivos: 1) Erradicación de visones en las zonas altas (> 600 msnm; en lagunas donde habita el Macá Tobiano y ríos de altura); 2) erradicación de visones en ríos de acceso a la zona alta ; 3) disminución de la población de visones de las zonas bajas (origen de los animales que acceden a las lagunas); 4) generar conocimiento durante el proceso y lograr reducir el esfuerzo en las acciones de control (lograr alejar el problema hasta áreas logísticamente poco costosas).

   En la temporada 2013–2014 se puso en marcha un programa de control para el visón Americano en el área de MLBA, con el objetivo de erradicar a los visones de la

meseta y de las vías de acceso (ríos que descienden de la meseta) y reducir y alejar la fuente de visones hacía lugares de fácil control. Para lograr esto se empleó una estrategia que combina tres métodos principales para maximizar las tareas de remoción de visones durante la corta ventana climática que ofrece la región (diciembre–abril). Dos de estos métodos, captura viva y patrullas nocturnas, son de aplicación local (lagunas con colonias de macaes y vías de acceso inmediatas a estas lagunas) y suman esfuerzo a un tercer método, trampas de captura muerta sobre balsas flotantes (Figura 4), que se aplica en toda el área. Éste ultimo fue una adaptación de métodos tradicionales de captura que permitió solucionar obstáculos logísticos (recursos humanos escasos, grandes distancias, accesos complicados y clima hostil) sin causar efectos negativos en especies de carnívoros nativos. El esfuerzo de las campañas de control en los veranos de 2013–2014 y 2014–2015 totalizaron 17558 días/trampa y cubrieron un total de 186 km de caminata en patrullas nocturnas. La depredación del visón sobre Macá Tobiano se detuvo desde la aplicación del programa de control y un total del 71 visones fueron removidos del área. El porcentaje de sitios ocupados por visones disminuyó un 50% después de la primera temporada de control y, como era esperable, esta disminución fue acompañada por una caída en la eficiencia de captura o remoción. El programa de control de este predador constituye el primer programa en la Patagonia (argentina y chilena) en controlar al visón americano de manera sistemática con un objetivo de conservación definido.

FIGURA 4. Trampa de captura muerta (tipo *connibear*®) ubicada sobre balsa flotante utilizada durante el plan de control de Visón Americano en la MLBA. La innovación de este método sobre las trampas de captura viva es que no necesitan revisarse a diario, permitiendo cubrir un área extensa con menos recursos humanos. Ubicarlas sobre balsas flotantes evita la captura incidental de especies nativas (carnívoros nativos de hábitos terrestres).

2) Control de poblaciones de Gaviota Cocinera (*Larus dominicanus*): El manejo de las poblaciones de Gaviota Cocinera es conveniente plantearlo desde dos perspectivas diferentes: A) extirpación de gaviotas que visitan lagunas con colonias de macaes); B) reducir la densidad poblacional de la Gaviota Cocinera en las mesetas de altura. El primer objetivo se logra con la acción de conservación descripta anteriormente 'guardianes de colonia', ya que el objetivo principal de la presencia de guardianes en las lagunas es evitar depredación por parte de las especies invasoras. Para el segundo objetivo, se plantean las siguientes acciones: 1) reducción de fuentes de recursos que permitan la sustentabilidad de poblaciones de Gaviota Cocinera; 2) reducción (o eliminación) de colonias de Gaviota Cocinera en el área de reproducción del Macá Tobiano (< 50 km de lagunas con presencia de macaes; ver Capítulo 4.C); 3) evitar asentamiento y proliferación de nuevas colonias en zonas de reproducción del Macá Tobiano (< 50 km de las lagunas con

presencia de macaes; ver Capítulo 4.C); 4) conocer la dinámica de dispersión diaria/temporal de la Gaviota Cocinera en colonias de aguas interiores (en colonias fuera del área del Macá Tobiano). La reducción de las fuentes de alimento es una acción basada en la gestión política-ciudadana (ver abajo), divulgación de la problemática y la educación, pero es de característica urgente, ya que son estos recursos los que han favorecido el avance de la gaviota hacia el interior y son los que permiten una permanencia anual en estas zonas (Frixione *et al.* 2012). Los objetivos 2 y 3 deben plantearse de forma semejante, aunque el objetivo 3 se basa en la detección temprana de sitios potenciales para las colonias (ver Capítulo 4.C), pero en ambos casos es necesario utilizar las mismas técnicas. Blokpoel & Tessier (1991) proponen que el método más eficiente para alejar las gaviotas y de menor costo (y 'humanitario') es inutilizar los islotes rocosos mediante la instalación de líneas de monofilamento (o algún otro material como alambres o sogas) colocado a cierta distancia del suelo ~ 30 cm del suelo y separado por distancias de ~ 1 m. Pueden realizarse otras modificaciones para evitar la instalación de la colonia sobre el islote, aunque transformaciones extremas pueden dañar el ambiente (estructural y estéticamente) y son de alto costo económico (y/o logístico). La reducción de las colonias ya establecidas puede realizarse por "aceitado" (i.e. rociado con aceite mineral blanco puro) o batido de huevos, con fin de detener el desarrollo embrionario. Estos métodos probaron también ser eficientes par reducir poblaciones y son relativamente humanitarios, pero no fueron efectivos como métodos para reducir la dispersión de adultos, así como también pueden ser costosos desde lo económico y logístico ya que deben ser repetidos anualmente, con el fin de lograr el éxito. La persecución directa y el ahuyentamiento ha probado ser efectivo pero extremadamente costoso debido a que debe ser realizado de forma continua y por largos períodos.

El estudio de la dispersión y movimientos estacionales/diarios de las Gaviotas Cocineras permitirán conocer diferentes aspectos que favorecerán el control del efecto

sobre las poblaciones de Macá Tobiano. En primer lugar es importante conocer la distancia mínima a la que pueden existir colonias de gaviotas sin que estas representen un factor de amenaza para el Macá Tobiano, y segundo es necesario conocer si el comportamiento de ataque a las colonias de macaes es particular de unos pocos individuos de Gaviota Cocinera o si es un comportamiento ampliamente distribuido en la población. También es importante estudiar si las poblaciones de gaviotas del interior del continente son residentes y estables o si tienen un flujo de individuos de origen costero (costas marinas), lo que puede indagarse mediante estudios con isótopos estables, transmisores (GPS/satelitales) y/o genéticos.

3) Restauración de lagunas con presencia de Trucha Arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*): La restauración de lagunas de altura mediante la remoción de las truchas es una medida urgente en la meseta del Lago Strobel, debido al dramático declinación poblacional detectado allí (ver Capítulo 2.A y 4.B). La remoción debe desarrollarse en la mayor cantidad posible de cuerpos de agua, haciendo hincapié en lagunas medianas en las que en el pasado se haya detectado presencia de macaes. La pesca de salmónidos para limpieza absoluta utilizando redes (tipo agalleras) es factible en lagunas en las que las truchas no se reproducen, y esta técnica ha sido utilizada en estudios de lagos de características similares del Hemisferio Norte (Parker *et al.* 2001). En aquellas lagunas con presencia pasada de macaes y en las que las truchas se reproducen (e.g. El Islote; Lancelotti com. pers.) la remoción debe ser combinada con la modificación de los cursos de agua que desaguan en la laguna. Esta modificación puede realizarse mediante la colocación de rejas (o mallas de alambre) colocadas en ángulo (~30º) en la boca del curso de agua, que permita un normal flujo de la corriente, pero que impida el acceso de los peces reproductores. Es importante que todo intento de remoción/limpieza sea acompañado de un estudio limnológico completo, que permita evaluar la capacidad (aún desconocida) de recuperación de las lagunas de altura de las mesetas. Cualquier acción de manejo debe ir acompañada de

divulgación, educación y gestión, que permitan un mayor control de los sitios productivos ictícolas, con el fin de evitar impacto a futuro debido a nuevas siembras de alevinos. Los productores locales deben ser los principales aliados en los programas de remoción y control de futuras re-siembras, y los emprendimientos de turismo de pesca de truchas deben ser asesorados para generarles herramientas que permitan aprovechar el recurso turístico de la presencia de aves en las lagunas, especialmente del carismático Macá Tobiano.

Pruebas exitosas de remoción de peces con químicos para ayudar a la recuperación del Poc (*Podilymbus gigas*) fueron realizadas en una bahía de 0,56 ha (Powers & Labastille 1967). El uso de químicos para remover peces (i.e. uso de rotenona o antimicina) es recomendable para cursos de agua, aunque en lagos puede afectar las comunidades de zooplacton, con efectos a largo plazo sobre crustáceos, con lapsos de recuperación de hasta tres años en lagos oligotróficos de climas templados (Rabe & Wissmar 1969, Anderson 1970).

Investigación prioritaria.– Existen investigaciones a realizarse aún que tendrían una gran importancia para la conservación del Macá Tobiano (además de las mencionadas para las especies invasoras).

1) Monitoreos poblacionales: Conocer la situación poblacional, así como sus tendencias es fundamental para conocer los resultados de las acciones de manejo. Esto involucra el monitoreo de colonias para conocer el éxito reproductivo anual de la especie. Realizar modelos poblacionales que permitan predecir las tasas de crecimiento de la población, modelos de ocupación, etc. debe ser un objetivo prioritario en el corto plazo. Los resultados del Capítulo 2.A ponen en relevancia la importancia de realizar monitoreos constantes e ininterrumpidos que permitan conocer las tendencias a mediano y corto

plazo, así como fluctuaciones poblacionales extremas como las ocurridas entre los últimos monitoreos de la FVSA y los presentes.

2) Estudios de movimientos: Conocer las rutas migratorias es uno de los faltantes en el conocimiento de la historia natural de la especie. Conocer los sitios de escala y los mecanismos migratorios (temporalidad, uso de hábitat) es fundamental para comprender de forma completa los riesgos y factores que pueden afectar a la especie en todo su ciclo de vida.
3) Estudios en sitios de invernada: Debido al escaso conocimiento del Macá Tobiano en los sitios de invernada, así como de la población de aves en general, es importante realizar estudios en la zona de los estuarios a diferentes escalas, no solo en relación al uso temporal/espacial de estos sitios por parte del Macá Tobiano, sino también sobre su ecología trófica y sobre todo, realizar estudios exhaustivos de los potenciales impactos (contaminación, captura incidental por pesquerías, etc.) sobre la especie.
4) Estudios genéticos: Si bien ya se ha realizado una primera aproximación que indica una estructuración genética de las poblaciones (ver Capítulo 3.A), aún es importante estudiar esta estructuración en profundidad en las demás mesetas. Esto permitirá conocer el grado de endogamia, diversidad genética en las poblaciones presentes, tasas de migración entre subpoblaciones, posibles diferencias entre sexos en tasas de dispersión/filopatría, paternidad por fuera de la pareja, etc.

Medidas de gestión y/o educación: Las medidas de educación, divulgación y gestión son de una escala geográfica/política mayor y deben expandirse tanto a niveles locales, como provinciales y nacionales, e inclusive internacionales. Estas acciones tendrán incidencia directas y/o indirectas en las poblaciones de Macá Tobiano.

1) Manejo de residuos: El manejo de residuos se plantea como una estrategia importante para detener el aumento poblacional de la Gaviota Cocinera en Patagonia continental.

Posiblemente las gaviotas que afectan al Macá Tobiano dependan temporalmente de estos basurales (ver Capítulo 4.C). Actualmente, en las ciudades del oeste de Santa Cruz el manejo de los residuos urbanos es escaso (o nulo), con basureros a cielo abierto y frecuente quema de basura, salvo pocas excepciones (e.g. El Chaltén). Estos basureros proveen recursos durante todo el año para las poblaciones de gaviotas y otros animales carroñeros (e.g. *Caracara plancus* y *Milvago chimango*), lo que podría favorecer un rápido aumento poblacional. Además de las ciudades, existen asentamiento (mayormente productivos), como pesquerías, estancias, mataderos, etc. que producen gran cantidad de residuos orgánicos, los cuales en la mayoría de los casos tampoco son tratados debidamente con el fin de evitar el consumo por animales. Programas de manejo, reutilización y control de los residuos son fundamentales en Patagonia. Es conocido el riesgo sanitario de la presencia de Gaviota Cocinera en basurales (Yorio *et al.* 1998). También, el manejo de los residuos reducirá la contaminación por plásticos y nylon causada por la dispersión por el viento, que no solo afecta a un nivel tóxico, sino que también es de alto impacto estético.

2) Legislación: A nivel de la provincia de Santa Cruz se ha legislado a favor de la protección del Macá Tobiano, primero con el decreto provincial 198/79 (1979) que prohibió su caza y persecución en toda la provincia y que otorgaba a los Agentes de Conservación de la FVSA facultades inherentes a los inspectores de fauna del Consejo Agrario Provincial (CAP) y luego se declaró al Macá Tobiano Monumento Natural Provincial (ley provincial Nº2582/2001). Actualmente la aplicación de la ley de monumento natural es parcial ya que su implementación es dificultosa, principalmente a causa de la dificultad de realizar controles por parte del CAP en los remotos sectores donde habita el Macá Tobiano. Reforzar con personal y generar estrategias de control y monitoreo de actividades humanas que puedan afectar al Macá Tobiano es prioritario, siendo una solución posible la de actualizar el decreto 198/79 traspasando las facultades de control a los técnicos del

actual Proyecto Macá Tobiano (Aves Argentinas & Asociación Ambiente Sur). Reforzar la implementación de los Informes de Impacto Ambiental en todas las actividades que puedan afectar directa o indirectamente al Macá Tobiano, así como también exigir medidas de mitigación a aquellas acciones ya realizadas que estén (o podrían estar) impactando en sus poblaciones. Promover legislaciones a nivel nacional, como la declaración de monumento natural nacional, sería una importante acción de gestión. Otra ley importante, que favorece la conservación del Macá Tobiano fue la declaración de especie perjudicial al Visón Americano para la provincia de Santa Cruz (ley provincial 3353/2014), lo que permite la realización de manejo y control sobre la especie en todo el territorio de la provincia.

Entre las acciones de legislación importantes se encuentra la creación de reservas naturales protegidas. Durante el taller realizado en 2009 y durante las primeras temporadas de investigación se buscó identificar los sitios apropiados para la creación de una reserva, para lo cual se identificó que la MLBA era el sitio apropiado, ya que allí las poblaciones del Macá Tobiano se mantenían estables (ver Capítulo 2.A). Conjuntamente a la voluntad política a nivel provincial y nacional, así como el previo interés por parte de Administración de Parques Nacionales (APN) en la MLBA y la colaboración de las ONG conservacionistas Aves Argentinas/AOP, Asociación Ambiente Sur y Flora & Fauna Argentina, se logró la creación del PN Patagonia. El PN Patagonia, creado por Ley Nº 27081/2014 (sancionada a fines del 2014 y promulgada en diciembre de 2015), posee una superficie de 52811 ha y se encuentra en la zona centro-sur de la meseta MLBA, incluyendo dos de las más importantes lagunas para el Macá Tobiano, El Cervecero y El Sello (Figura 5 y 6). Hasta el momento, no existen reservas a nivel provincial que protejan directamente a las poblaciones del Macá Tobiano (sólo marginalmente en la zona de los estuarios en la costa atlántica). La meseta de la Siberia que actualmente alberga cerca del 30% de la población de Macá Tobiano sería un sitio óptimo para la creación de un área

protegida provincial, aunque sea con manejo mixto con propietarios locales. En cuanto a la meseta del Strobel, constituye un importante polo turístico debido a la pesca deportiva de Trucha Arcoíris en el Lago Strobel, el río Barrancoso y algunas lagunas de gran tamaño. En esta meseta se podría promover la creación de reservas privadas, con políticas de manejo claras (y control estatal) y se podría favorecer mediante la excepción/ reducción impositiva para los propietarios.

Tratados internacionales como RAMSAR, programas de conservación como AICAs-IBAs de BirdLife International o programas de Reservas de Biodiversidad de la UNESCO, entre otras, son de importancia para promover acciones legislativas de impacto real en la protección a nivel nacional y/o provincial.

FIGURA 5. Logotipo oficial del PN Patagonia (MLBA) que muestra al Macá Tobiano nidificando con el Monte Zeballos de fondo.

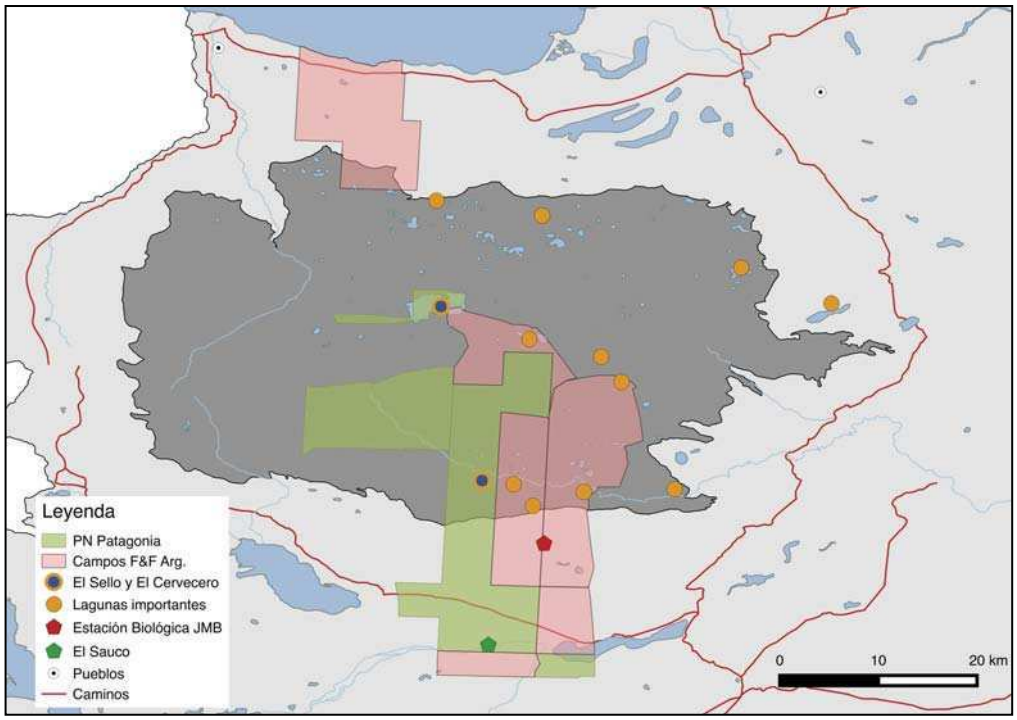

FIGURA 6. Área del PN Patagonia (verde) y de los campos bajo manejo con intenciones de anexarse al PN Patagonia (rosa) en la MLBA y alrededores. Se detallan lagunas importantes para el Macá Tobiano y sitios de interés: Estación Biológica Juan Mazar Barnett (rombo rojo) y Casco de El Sauco, donde se encuentra la primer seccional (rombo verde).

3) Medidas de control durante la migración: Se encuentra clasificada como medida de gestión ya que los problemas potenciales propuestos (ver Capítulo 3.B) son de índole social, como la iluminación de las ciudades y la presencia de diques de cola (o las propuestas represas en el Río Santa Cruz). Las acciones de mitigación en estos aspectos son muy costosas y requieren un compromiso estatal y privado elevado, lo cual sólo puede sustentarse en legislación competente y control adecuado. Mitigación por creación de cuerpos de agua potencialmente peligrosos, así como la reducción de la iluminación de áreas abiertas podría reducir el potencial efecto negativo sobre los macaes en migración, como se ha detectado en otras especies migratorias (Cullen *et al.* 1999, BirdLife International 2016a). Existen evidencias de que este fenómeno tiene un impacto potencial alto sobre el Macá Tobiano (Roesler & Gonzales Taboas datos no publicados).

4) Ciencia ciudadana: Si bien la definición de "ciencia ciudadana" aplica a métodos que se remontan hasta los mismos inicios de la ciencia moderna, el concepto y los métodos han tomado un nuevo auge en los últimos años generando un enorme impacto en el conocimiento (Silvertown 2009). En Santa Cruz, con la dificultad de la geografía y el clima, la generación de datos de bajo costo es fundamental, por lo que el uso de eBird (Sullivan *et al.* 2009) es fundamental para conocer tendencias poblacionales, ocurrencias, movimientos, etc. Fomentar esta herramienta entre funcionarios públicos (CAP, APN, etc.) y la comunidad en general puede favorecer a generar información no sólo sobre el Macá Tobiano, sino sobre toda la comunidad de aves, entre las que se encuentran otras especies amenazadas. Los datos de eBird Argentina se encuentran conectados al Sistema Nacional de Datos Biológicos (SNDB, MinCyT), por lo que podrían también asociarse a otras bases de datos como el SIB (APN). La presencia de la red de Club de Observadores de Aves (COAs) liderados por Aves Argentinas/AOP, es también una valiosa fuente de información y de recursos humanos, con gran importancia para monitoreos a largo plazo o en tareas de gestión, educación y/o divulgación.
5) Promoción del ecoturismo: La promoción del ecoturismo basado en especies raras, amenazadas y/o emblemáticas, debe ser una tarea importante para los proyectos de conservación, debido a que esta es una forma de generar recursos económicos directos para poblaciones locales (e.g. estancias turísticas, hoteles, guías locales, guías baqueanos), con un consecuente aumento del interés por la conservación de la especie de interés. Impulsar el ecoturismo como una herramienta fundamental de conservación debe ser evaluada y diseñada acorde a las posibilidades y limitaciones propias del sistema a ser utilizado, caso contrario puede tener consecuencias no favorables para la especie a conservar o mismo para los proyectos de conservación (Kiss 2004).

Consideraciones finales

La dramática reducción poblacional del Macá Tobiano que pasó desapercibida durante 20 años pone de manifiesto que monitoreos a largo plazo de especies naturalmente raras, como el Macá Tobiano, son fundamentales y no pueden interrumpirse por períodos prolongados. También, el conocimiento profundo de las amenazas que está afrontando la especie indica la necesidad de profundizar estudios que permitan generar herramientas de conservación de gran alcance y de rápida implementación. Todos los estudios a futuro deben considerar que el objetivo principal es recuperar un tamaño poblacional de al menos 3000 a 5000 individuos adultos como se observaban en la década de 1980's, favoreciendo la recuperación de las poblaciones en todas las mesetas de altura. Las acciones de manejo deben ser implementadas a través de instituciones (idealmente gubernamentales) y su correcto funcionamiento dependerá del monitoreo de los alcances y resultados, pero también de nuevos datos que permitan una adaptación de los sistemas. El Macá Tobiano como especie subrogante (Caro 2010) es fundamental, ya que sus características lo hacen una perfecta especie paraguas –con requerimientos ambientales específicos pero de amplia distribución en diferentes ambientes, continentales y litorales– y también especie bandera –llamativa y carismática–, por lo que acciones de conservación e investigaciones sobre esta especie con certeza favorecerán la conservación de toda la comunidad de la Patagonia Austral.

PARTE DE ESTA TESIS HA SIDO PUBLICADA EN LOS SIGUIENTES ARTÍCULOS:

1. Roesler, I., S. Imberti, H. Casañas, B. Mahler, & J. C. Reboreda. 2012. Hooded Grebe *Podiceps gallardoi* population decreased by eighty per cent in the last twenty-five years. Bird Conserv. Int. 22: 371–382.
2. Roesler, I., S. Imberti, H. Casañas, & N. Volpe. 2012. A new threat for the globally Endangered Hooded Grebe *Podiceps gallardoi*: the American mink *Neovison vison*. Bird Conserv. Int. 22: 383–388.
3. Roesler, I., D. Punta Fernández, & P. Hernández. 2013. Gaviota Cocinera (*Larus dominicanus*) atacando a un Pato Maicero (*Anas spinicauda*). Nuestras Aves 58: 36–37.
4. Roesler, I., S. Imberti, H. Casañas, P. Hernández, J. Klavins, & L. Pagano. 2014. Noteworthy records and natural history comments on rare and threatened bird species from Santa Cruz province, Patagonia, Argentina. Rev. Bras. Ornitol. 22: 189–200.
5. Roesler, I. 2015. The status of Hooded Grebe (*Podiceps gallardoi*) in Chile. Ornitol. Neotrop. 26: 255–263.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

Alegre, M. B., S. Ferrari, M. Perroni, P. Gandini, & E. Frere. 2004. Captura incidental de aves acuáticas por redes de enmalle en el estuario del Río Gallegos-Río Chico (Santa Cruz). II Jornadas Patagónicas de Mallines y Humedales, UNPA, Río Gallegos, Argentina.

Allen, A. M., & N. J. Singh. 2016. Linking movement ecology with wildlife management and conservation. Front. Ecol. Evol. 3: 1–13.

Allen, J. H., G. L. Nuechterlein, & D. Buitron. 2008. Weathering the Storm: how wind and waves impact western grebe nest placement and success. Waterbirds 31: 402–410.

Allendorf, F., & G. Luikart. 2007. Conservation and the genetics of populations. Blackwell Publishing, Malden, MA, EEUU.

Anderson, M. G., J. M. Rhymer, & F. C. Rohwer. 1992. Philopatry, dispersal, and the genetic structure of waterfowl populations. Pp. 365–395 en Batt, B. D., A. D. Afton, M. G. Anderson, C. D. Ankney, D. H. Johnson, J. A. Kadlec, G. L. Krapu (eds). Ecology and management of breeding waterfowl. University of Minnesota Press, Mineapolis, EEUU.

Anderson, R. S. 1970. Effects of rotenone on zooplankton communities and a study of their recovery patterns in two mountain lakes in Alberta. J. Fish. Res. Board Can. 27: 1335–1356.

Anski, I., J. Lho, & A. Moilanen. 2000. Estimating the parameters of survival and migration of individuals in metapopulations. Ecology, 81, 239–251.

Aued, M. B., C. Chéhebar, G. Porro, D. W. Macdonald, & M. H. Cassini. 2003. Environmental correlates of the distribution of southern river otters *Lontra provocax* at different ecological scales. Oryx 37: 413–421.

AA/AOP & SAyDS. 2015. Categorización de las Aves de la Argentina según su estado de conservación. Informe de Aves Argentinas /AOP y Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Buenos Aires, Argentina.

Avise, J. C. 1992. Molecular population structure and the biogeographic history of a regional fauna: a case history with lessons for conservation biology. Oikos 63: 62–76.

Babarskas, M., & J. C. Chebez. 1999. Notas breves sobre aves de la Argentina y países vecinos. Nuestras Aves 39: 12–14.

Barreto, G. R., S. P. Rushton, R. Strachan, & D. W. MacDonald. 1998. The role of habitat and mink predation in determining the status and distribution of water voles in England. Anim. Conserv. 1: 129–137.

Barros, R. 2010. Algunas evidencias inéditas de aves raras en Chile. La Chiricoca 11: 11–25.

Barros, R., & F. Schmitt. 2015. Resumen de Avistamientos Septiembre 2013–Febrero 2014. La Chiricoca: 45–57.

Battrbee, R. W., & H. A. Binney. 2008. Nature climate variability and global warming. A Holocene perspective. Wiley Blackwell, Oxford, RU.

Beltrán, J., C. Bertonatti, A. Johnson, A. Serret, & P. Sutton. 1992. Actualizaciones sobre la distribución, biología y estado de conservación del Macá Tobiano (*Podiceps gallardoi*). El Hornero 13: 193–199.

Bertellotti, M., & P. Yorio. 1999. Spatial and temporal patterns in the diet of the Kelp Gull in Patagonia. Condor 101: 790–798.

Berthold, P. 2001. Bird migration: A general survey. Oxford UniversityPress, New York, EEUU.

Bibby, C., & C. Alder. 2003. The conservation project manual. BP Conservation Programme, Cambridge, RU.

Bicknell, A. W. J., M. E. Knight, D. Bilton, J. B. Reid, T. Burke, & S. C. Votier. 2012. Population genetic structure and long-distance dispersal among seabird populations: Implications for colony persistence. Mol. Ecol. 21: 2863–2876.

Binford, L. C., & J. A. Youngman. 2010. Flight Speeds of Migrating Red-necked and Horned Grebes. Wilson J. Ornithol. 122: 374–378.

BirdLife International. 2016a. IUCN red list for birds. Descargado de: http://www.birdlife.org el 26/01/2016.

BirdLife International. 2016b. Species factsheet: *Podiceps gallardoi*. Descargado de: http://www.birdlife.org el 26/01/2016.

Blokpoel, H., & G. D. Tessier. 1991. Control of Ring-billed Gulls and Herring Gulls nesting at urban and industrial sites in Ontario, 1987–1990. Fifth Eastern Wildlife Damage Control Conference, Ithaca, NY, EEUU.

Boe, J. S. 1993. Colony site selection by Eared Grebes in Minnesota. Waterbirds 16: 28–38.

Borrelli, P., & G. Oliva. 2001. Ganadería ovina sustentable en la Patagonia Austral: Tecnología de manejo extensivo. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Centro Regional Santa Cruz, Río Gallegos, Argentina.

Bowler, D. E., & T. G. Benton. 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 80: 205–225.i

Breault, A. M., & K. M. Cheng. 1988. Surplus killing of Eared Grebes, *Podiceps nigricollis*, by Mink, *Mustela vison*, in Central British Columbia. Can. Field Naturalist 102: 738–739.

Breault, A. M., & K. M. Cheng. 1990. Use of submerged mist nets to capture diving birds. J. Field Ornithol. 61: 328–330.

Brown, L. L., B. S. Singer, & M. L. Gorring. 2004. Paleomagnetism and 40 Ar/ 39 Ar Chronology of Lavas from Meseta del Lago Buenos Aires, Patagonia. Geochemistry, Geophys. Geosystems 5: 1–21.

Burger, J. 1974. Determinants of colony and nest-site selection in the Silver Grebe (*Podiceps occipitalis*) and Rolland's grebe (*Rollandia rolland*). Condor 76: 301–306.

Burger, J. 1984. Grebes nesting in gull colonies: protective associations and early warning. Am. Nat. 123: 327–337.

Burger, J., M. Gochfeld, & A. Bonan. 2016. Gulls, Terns, Skimmers (Laridae). En del Hoyo, J., A. Elliott, J. Sargatal, D. Christie, & E. de Juana (eds.). Handbook of the Birds of the World Alive. Lynx Edicions, Barcelona, España. Descargado de: www.hbw.com/node/52249 el 26/01/2016.

Buria, L., R. Albariño, V. D. Villanueva, B. Modenutti, & E. Balseiro. 2007. Impact of exotic Rainbow Trout on the benthic macroinvertebrate community from Andean-Patagonian headwater streams. Fundam. Appl. Limnol./Arch. für Hydrobiol. 168: 145–154.

Buria, L., R. Albariño, V. Díaz Villanueva, B. Modenutti, & E. Balseiro. 2010. Does predation by the introduced Rainbow Trout cascade down to detritus and algae in a forested small stream in Patagonia? Hydrobiologia 651: 161–172.

Butchart, S. H. M., A. J. Stattersfield, & N. J. Collar. 2006. How many bird extinctions have we prevented? Oryx 40: 266–278.

Cabrera, A. L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. Bol. Soc. Argent. Bot. 14: 1–42.

Canevari, M., & O. Vaccaro. 2007. Guía de mamíferos del sur de América del Sur. L.O.L.A., Buenos Aires, Argentina.

Caughley, G. 1994. Directions in conservation biology. J. Anim. Ecol. 63: 215–244.

Ceballos, G., P. R. Ehrlich, A. D. Barnosky, A. García, R. M. Pringle, & T. M. Palmer. 2015. Accelerated modern human–induced species losses: Entering the sixth mass extinction. Sci. Adv.: 9–13.

Chabreck, R. H. 1963. Breeding habits of the Pied-Billed Grebe in an impounded coastal marsh in Louisiana. Auk: 447-452.

Chehébar, C. E., A. Gallur, G. Giannico, M. D. Gottelli, & P. Yorio. 1986. A survey of the Southern River Otter *Lutra provocax* in Lanín, Puelo and Los Alerces National Parks, Argentina, and evaluation of its conservation status. Biol. Conserv. 38: 293–304.

Chernetsov, N., W. Chromik, & P. Dolata. 2006. Sex-related natal dispersal of White Storks (*Ciconia ciconia*) in Poland: how far and where to? Auk 123: 1103–1109.

Chubb, A. L. 2004. New nuclear evidence for the oldest divergence among neognath birds: the phylogenetic utility of ZENK (i). Mol. Phylogenet. Evol. 30: 140–151.

Clarke, A. L., B. E. Saether, & E. Roskaft. 1997. Sex biases in avian dispersal: a reappraisal. Oikos 79: 429–438.

Coates, P. 2011. Xenophobia. Pp 705–708 en Simberloff, D., & M. Rejmanek (eds.). Enciclopedia of biological invasions. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, CA, EEUU.

Codesido, M., A. Freiheit, & A. Cesa. 2006. Relevamiento ambiental de la «Estancia Cerro Ventana», provincia de Santa Cruz. Buenos Aires. Informe Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, Argentina

Colby, P., G. Spangler, D. Hurley, & A. McCombie. 1972. Effects of eutrophication on salmonid communities in Oligotrophic Lakes. J. Fish. Res. Bd. Canada 29: 975–983.

Corlett, R. T. 2015. The Anthropocene concept in ecology and conservation. Trends Ecol. Evol. 30: 36–41.

Courchamp, F., L. Berec, & J. Gascoigne. 2008. Allee effects in ecology and conservation. Oxford University Press, New York, EEUU.

Cracraft, J. 1982. Phylogenetic relationships and monophyly of loons, grebes, and hesperornithiform birds, with comments on the early history of birds. Syst. Biol. 31: 35–56.

Cracraft, J., F. K. Barker, M. Braun, J. Harshman, G. J. Dyke, J. Feinstein, S. Stanley, A. Cibois, P. Schikler, P. Beresford, J. García-Moreno, M. D. Sorenson, T. Yuri, & D. P. Mindell. 2004. Phylogenetic relationships among modern birds (Neornithes): toward an avian tree of life. Pp. 468–489 en Cracraft, J. & M. J. Donoghue (eds). Assembling the Tree of Life. Oxford University Press, New York, EEUU.

Crawley, M. J. 2007. The R Book. John Wiley and Sons Ltd., West Syssex, RU.

Crutzen, P. J. 2002. Geology of mankind. Nature 415: 23.

Crutzen, P. J., & E. F. Stoermer. 2000. The Anthropocene. Glob. Chang. Newsl.: 17–18.

Cullen, S. A., J. R. Jr. Jehl, & G. L. Nuechterlein. 1999. Eared Grebe (*Podiceps nigricollis*). En Poole, A. (ed.). The Birds of North America Online. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, EEUU. Descargado de: bna.birds.cornell.edu/bna/ species/433 el 24/07/2012.

Cuthill, I. C., J. C.Partridge, A.T.D. Bennett, S.C. Church, N.S. Hart, & S. Hunt. 2000. Ultraviolet vision in birds. Adv. Study Behav. 29: 159–214.

Darrieu, C. A., G. E. Soave, M. Juárez, & A. R. Camperi. 2001. First breeding record of the Silvery Grebe (*Podiceps occipitalis*) in the Buenos Aires Province, Argentina. Ornitol. Neotrop. 12: 87–89.

Davis, M. A. 2009. Invasion biology. Oxford University Press, New York, EEUU.

Di Giacomo, A. S. 2007. Áreas Importantes para la Conservación de las Aves: Santa Cruz. Pp. 404–407 en Di Giacomo, A. S. (ed). Áreas importantes para la conservación de las aves en Argentina. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires, Argentina.

Donoso, R., S. Saiter, R. Matus, & A. Kusch. 2015. Nuevos registros del Pimpollo Tobiano *Podiceps gallardoi* (Podicipedidae) en Patagonia Chilena. An. Inst. Patagonia 43: 91–93.

Eherlich, P. 1988. The loss of diversity. Pp. 21–27 en Wilson, E. O. (ed.). Biodiversity. National Academy Press, Washinton D.C., EEUU.

Eichhorst, B. A. 1992. An analysis of Western Grebe banding and recovery data. North Am. Bird Bander 17: 108–115.

Ellegren, H. 2013. The evolutionary genomics of birds. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 44: 239–259.

Elzinga, C. L., D. W. Salzer, J. W. Willoughby, & J. P. Gibbs. 2001. Monitoring plant and animal populations. Blackwell Science Ltd., Malden, MA, EEUU.

Ericson, P. G. P., C. L. Anderson, T. Britton, A. Elzanowski, U. S. Johansson, M. Källersjö, J. I. Ohlson, T. J. Parsons, D. Zuccon, & G. Mayr. 2006. Diversification of Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils. Biol. Lett. 2: 543–547.

Erize, F. 1983. Observaciones sobre el Macá Tobiano. El Hornero, Número extraordinario: 256–268.

Esler, D. 2000. Applying metapopulation theory to conservation of migratory birds. Conserv. Biol. 14: 366–372.

Faaborg, J., R. T. Holmes, A. D. Anders, K. L. Bildstein, K. M. Dugger, S. a. Gauthreaux, P. Heglund, K. a. Hobson, A. E. Jahn, D. H. Johnson, S. C. Latta, D. J. Levey, P. P. Marra, C. L. Merkord, E. Nol, S. I. Rothstein, T. W. Sherry, T. Scott Sillett, F. R. Thompson, & N. Warnock. 2010. Conserving migratory land birds in the New World: Do we know enough? Ecol. Appl. 20: 398–418.

Fasola, L. 2009. Distribución, alimentación e interacciones de dos mustélidos semi-acuáticos en los bosques andino patagónicos: El Huillín (*Lontra provocax*), nativo, y el Visón Americano (*Mustela vison*), introducido. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.

Fasola, L., & A. E. J. Valenzuela. 2014. Invasive carnivores in Patagonia: defining priorities for their management using the American mink (*Neovison vison*) as a case study. Ecol. Austral 24: 173–182.

Fasola, L., C. Chehébar, D. W. Macdonald, G. Porro, & M. H. Cassini. 2009. Do alien North American mink compete for resources with native South American River Otter in Argentinean Patagonia? J. Zool. 277: 187–195.

Fasola, L., J. Muzio, C. Chehébar, M. Cassini, & D. W. Macdonald. 2010. Range expansion and prey use of American mink in Argentinean Patagonia: dilemmas for conservation. Eur. J. Wildl. Res. 57: 283–294.

Fasola, M., & G. Bogliani. 1990. Foraging Ranges of an Assemblage of Mediterranean Seabirds. Colon. Waterbirds 13: 72–74.

Ferreras, P., & D. Macdonald. 1999. The impact of American mink *Mustela vison* on water birds in the upper Thames. J. Appl. Ecol. 36: 701–708.

Ferriere, R., U. Dieckmann, & D. Couvert. 2004. Evolutionary Conservation Biology. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Fjeldså, J. 1983. Ecological character displacement and character release in grebes Podicipedidae. Ibis 125: 463–481.

Fjeldså, J. 1984. Three endangered South American grebes (*Podiceps*): case histories and the ethics of saving species by human intervention. Ann. Zool. Fenn. 21: 411–416.

Fjeldså, J. 1986. Feeding ecology and possible life history tactics of the Hooded Grebe *Podiceps gallardoi*. Ardea 74: 40–58.

Fjeldså, J. 1993. The decline and probable extinction of the Colombian Grebe *Podiceps andinus*. Bird Conserv. Int. 3: 221–234.

Fjeldså, J. 2004. Bird families of the world: the grebes. Oxford University Press, New York, EEUU.

Fjeldså, J., & N. Krabbe. 1990. Birds of the High Andes. Zoological Museum, University of Copenhagen and Apollo Books, Copenhage y Svendborg, Dinamarca.

Fluxus-engineering. 2008. Network 4. http://www.fluxus-engineering.com/sharenet.htm

Forbes, M. R. L., & C. D. Ankney. 1988. Intraclutch variation in egg weights of Pied-billed Grebes. Condor 90: 709–711.

Forster, P., & A. Ro. 1994. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. Mol. Biol.: 37-48.

Fraga, R. M. 2000. Introduced feral mink *Mustela vison* in Patagonia: a plausible cause of population declines in the Austral Rail *Rallus antarcticus*? Cotinga 13: 71–72.

Frankham, R., J. Ballou, & D. Briscoe. 2004. Primers of Conservation Genetics. Cambridge University Press, Cambridge, RU.

Fraser, D. J., & L. Bernatchez. 2001. Adaptive evolutionary conservation: Towards a unified concept for defining conservation units. Mol. Ecol. 10: 2741–2752.

Frixione, M. G., R. Casaux, C. Villanueva, & P. A. E. Alarcón. 2012. A recently established Kelp Gull colony in a freshwater environment supported by an inland refuse dump in Patagonia. Emu 112: 174–178.

Fry, D. M., C. K. Toone, S. M. Speich, & R. J. Peard. 1987. Sex ratio skew and breeding patterns of gulls: demographic and toxicological considerations. Stud. Avian Biol. 10: 26–43.

Furness, R. W., & K. C. J. Camphuysen. 1997. Seabirds as monitors of the marine environment. ICES J. Mar. Sci. 54: 726–737.

Gage, L. J., & R. S. Duerr. 2007. Hand-rearing birds. Blackwell Publishing, Ames, IO, EEUU.

Gaston, K. J., & J. I. Spicer. 1998. Biodiversity: an introduction. Blackwell Publishing Ltd., Oxford, RU.

Gauthreaux, S. A. Jr. 1982. The ecology and evolution of avian migration systems. Avian Biology 6: 93–168.

Giaccardi, M., P. Yorio, & M. E. Lizurume. 1997. Patrones estacionales de abundancia de la Gaviota Cocinera (*Larus dominicanus*) en un basural patagónico y sus relaciones con el manejo de residuos urbanos y pesqueros. Ornitol. Neotrop. 8: 77–84.

Glover, F. A. 1953. Nesting ecology of the Pied-billed Grebe in northwestern Iowa. Wilson Bull. 65: 32–39.

Gomes, A. J., J. J. Pereira, & L. Bugoni. 2009. Age-specific diving and foraging behavior of the Great Grebe (*Podicephorus major*). Waterbirds 32: 149–156.

Goodall-Copestake, W. P., G. A. Tarling, & E. J. Murphy. 2012. On the comparison of population-level estimates of haplotype and nucleotide diversity: a case study using the gene CO1 in animals. Heredity 109: 50–56.

Gould, S. J. 1989. Wonderful life: the burgess shale and the nature of life. W. W. Norton & Co., New York, EEUU.

Greenquist, E. A. 1982. Displays, vocalizations and breeding biology of the Great Grebe (*Podiceps major*). Condor 84: 370–380.

Greenwood, P. J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. Anim. Behav. 28: 1140–1162.

Greenwood, P. J., & P. H. Harvey. 1982. The natal and breeding dispersal of birds. Annu. Rev. Ecol. Syst. 13: 1–21.

Gurevitch, J., & D. K. Padilla. 2004. Are invasive species a major cause of extinctions? Trends Ecol. Evol. 19: 470–474.

Habel, J. C., & T. Assmann. 2010. Relict species: phylogeography and conservation biology. Springer, London, NY, EEUU.

Hackett, S. J., R. T. Kimball, S. Reddy, R. C. K. Bowie, E. L. Braun, M. J. Braun, J. L. Chojnowski, W. A. Cox, K.-L. Han, J. Harshman, C. J. Huddleston, B. D. Marks, K. J. Miglia, W. S. Moore, F. H. Sheldon, D. W. Steadman, C. C. Witt, & T. Yuri. 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. Science 320: 1763–1768.

Hall, T. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucleic Acids Symp. Ser. 41: 95–98.

Halliwell, E. C., & D. W. Macdonald. 1996. American Mink *Mustela vison* in the upper Thames catchment: relationship with selected prey species and den availability. Biol. Conserv. 76: 51–56.

Hengeveld, R. 1994. Small-step invasion research. Trends Ecol. Evol. 9: 339–342.

Hirschfeld, E., A. Swash, & R. Still. 2013. The world's rarest birds. Princeton University Press, Princeton, NJ, EEUU.

Holt, W. V., A. R. Pickard, J. Rodger, & D. E. Wildt. 2003. Reproductive science and integrated conservation. Cambridge University Press, Cambridge, RU.

Huxley, J. S. 1914. The Courtship–habits of the Great Crested Grebe (*Podiceps cristatus*); with an addition to the theory of sexual selection. Proc. Zool. Soc. London 84: 491–562.

Ibarra, J. T., L. Fasola, D. W. Macdonald, R. Rozzi, & C. Bonacic. 2009. Invasive American mink *Mustela vison* in wetlands of the Cape Horn Biosphere Reserve, southern Chile: what are they eating? Oryx 43: 87.

Imberti, S., & H. Casañas. 2010. Hooded Grebe *Podiceps gallardoi*: extinct by its 50th birthday? Neotrop. Bird. 6: 66–71.

Imberti, S., S. M. Sturzenbaum, & M. McNamara. 2004. Actualización de la distribución invernal del Macá Tobiano (*Podiceps gallardoi*) y notas sobre su problemática de conservación. El Hornero 19: 83–89.

INDEC. 2010. Censo Nacional de la población, hogares y vivienda. Instituto Nacional de Estadísticas y Censos de la Republica Argentina, Buenos Aires, Argentina. Descargado de: www.indec.gov.ar el 12/12/2015.

Izaguirre, I., & J. F. Saad. 2014. Phytoplankton from natural water bodies of the Patagonian Plateau. Adv. Limnol. 65: 309–319.

Jaramillo, A. 2003. Birds of Chile. Princeton University Press, Princeton, NJ, EEUU.

Jehl, J. R. 1988. Biology of the Eared Grebe and Wilson's Phalarope in the nonbreeding season: a study of adaptations to saline lakes. Stud. Avian Biol. 12: 258–272.

Jehl, J. R. 1997. Cyclical changes in body composition in the annual cycle and migration of the Eared Grebe *Podiceps nigricollis*. J. Avian Biol. 28: 132–142.

Johnson, A. E. 1997. Distribución geográfica del Macá Tobiano (*Podiceps gallardoi*). Boletín Técnico 33. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, Argentina.

Johnson, A. E., A. Serret, & C. Bertonatti. 2006. El Macá Tobiano: entre avatares y esperanzas. Rev. la Fund. Vida Silv. Argentina 97: 16–23.

Johnson, A., E. & A. Serret. 1994. Búsqueda del paradero invernal del Macá Tobiano *Podiceps gallardoi*. Buenos Aires. Informe de la Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, Argentina.

Johnson, K. P., M. Kennedy, & K. G. McCracken. 2006. Reinterpreting the origins of flamingo lice: cospeciation or host-switching? Biol. Lett. 2: 275–278.

Johnson, M. L., & M. S. Gaine. 1990. Evolution of dispersal: theoretical models and empirical tests using birds and mammals. Annu. Rev. Ecol. Syst. 21: 449–480.

Jones, J. G. 2001. Freshwater ecosystems–structure and response. Ecotoxicol. Environ. Saf. 50: 107–113.

Kiss, A. 2004. Is community-based ecotourism a good use of biodiversity conservation funds? Trends Ecol. Evol. 19: 232-237.

Kloskowski, J. 2003. Brood reduction in the Red-necked Grebe *Podiceps grisegena*. Ibis 145: 233–243.

Knapp, R. A., P. S. Corn, & D. E. Schindler. 2001. The introduction of nonnative fish into wilderness lakes: good intentions, conflicting mandates, and unintended consequences. Ecosystems 4: 275-278.

Konter, A. 2001. Grebes of our world. Lynx Edicions, Barcelona, España.

Konter, A. 2005. Annual building-up of Great Crested Grebe colonies: An example from the Dutch IJsselmeer. Waterbirds 28: 351–358.

Konter, A. 2007. Response of Great Crested Grebes *Podiceps cristatus* to storm damage of nests. Waterbirds 30: 140–143.

Konter, A. 2012. Comparative studies of behavior in allopatric subspecies of grebes, Black-necked Grebe *Podiceps nigricollis* (Brehm 1831) and White-tufted Grebe *Rollandia rolland* (Quoy & Gaimard 1824). Ferrantia 67. Musée National d'Histoire Naturelle, Luxemburgo.

Konter, A., & M. Konter. 2006. Migration patterns and site fidelity of European grebes Podicipedidae. Regulus Wissenschaftliche Berichte 21: 1–17.

Ksepka, D., A. M. Balanoff, M. A. Bell, & M. D. Houseman. 2013. Fossil grebes from the Truckee Formation (Miocene) of Nevada and a new phylogenetic analysis of Podicipediformes (Aves). Palaeontology: 1–21.

LaBastille, A. 1983. Drastic decline in Guatemala's Giant Pied-billed Grebe population. Environmental Conservation 11: 346–348.

Lancelotti, J. L. 2009. Caracterización limnológica de lagunas de la provincia de Santa Cruz y efectos de la introducción de Trucha Arco iris (*Oncorhynchus mykiss*) sobre las comunidades receptoras. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional del Comahue, Centro Regional Universitario Bariloche, Bariloche, Argentina.

Lancelotti, J. L., L. M. B. Bandieri, & M. A. Pascual. 2015. Diet of the exotic Rainbow Trout in the critical habitat of the threatened Hooded Grebe. Knowl. Manag. Aquat. Exosystems 416 (26): 1–11.

Lancelotti, J. L., L. M. L. Pozzi, P. P. M. Yorio, M. M. C. Diéguez, & M. A. Pascual. 2009b. Fishless shallow lakes of Southern Patagonia as habitat for waterbirds at the onset of trout aquaculture. Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst. 505: 497–505.

Lancelotti, J. L., L. M. Pozzi, F. Márquez, P. Yorio, & M. A. Pascual. 2009a. Waterbird occurrence and abundance in the Strobel Plateau, Patagonia, Argentina. El Hornero 24: 13–20.

Lancelotti, J. L., L. M. Pozzi, P. M. Yorio, M. C. Diéguez, & M. A. Pascual. 2010. Precautionary rules for exotic trout aquaculture in fishless shallow lakes of Patagonia: minimizing impacts on the threatened Hooded Grebe (*Podiceps gallardoi*). Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst. 20: 1–8.

Lancelotti, J. L., M. C. Marinone, & I. Roesler. 2016. Rainbow Trout effects on zooplankton in the reproductive area of the critically endangered Hooded Grebe. Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.: en prensa.

Lange, C. E. 1981. Una temporada de observaciones sobre *Podiceps gallardoi* (Aves Podicipediformes): Ecología y etología. Neotrópica 27: 39–56.

Larivière, S., A. P. Jennings, & D. E. Wilson. 2009. Family Mustelidae (weasels and relatives). Pp. 564–656 en Wilson, D. E., & R. A. Mittermeier (eds.). Handbook of the mammals of the World. Volumen 1. Lynx Edicions, Barcelona, España.

Lawson Handley, L. J., & N. Perrin. 2007. Advances in our understanding of mammalian sex biased dispersal. Mol. Ecol. 16: 1559–1578.

Leaky, R., & R. Lewin. 1998. La sexta extinción: el futuro de la vida y de la humanidad. Tusquets Editores, Barcelona, España.

Librado, P. and Rozas, J. 2009. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. Bioinformatics 25: 1451–1452.

Lisnizer, N., P. García-Borboroglu, & P. Yorio. 2014. Demographic and breeding performance of a new Kelp Gull *Larus dominicanus* colony in Patagonia, Argentina. Ardeola 61: 3–14.

Liu, Y., I. Keller, & G. Heckel. 2012. Breeding site fidelity and winter admixture in a long-distance migrant, the Tufted Duck (*Aythya fuligula*). Heredity 109: 108–116.

Livezey, B. C. 2011. Grebes and flamingos: standards of evidence, adjudication of disputes, and societal politics in avian systematics. Cladistics 27: 391–401.

Livezey, B. C., & R. L. Zusi. 2007. Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion. Zool. J. Linn. Soc. 149: 1–95.

Llimona, F., & J. del Hoyo. 1992. Family Podicipedidae (grebes). Pp. 174–197 en del Hoyo, J., A. Elliott, J. Sargatal, & D. Christie (eds.). Handbook of the birds of the World. Volume 1. Lynx Edicions, Barcelona, España.

Macchi, P. J., & P. H. Vigliano. 2014. Salmonid introduction in Patagonia: the ghost of past, present and future management. Ecol. Austral 24: 162–172.

Macdonald, D. W., & L. A. Harrington. 2003. The American mink: the triumph and tragedy of adaptation out of context. New Zealand J. Zool. 30: 421–441.

Mace, G. M. 2014. Changes in the perception and goals of nature conservation require a solid scientific basis. Science 345: 1558–1560.

Mace, G. M., & N. J. Collar. 2002. Priority-setting in species conservation. Pp. 61–73 en Norris, K., & D. J. Pain (eds.). Conserving bird biodiversity: general principles and their application. Conservation Biology Series Nº 7. Cambridge University Press, Cambridge, RU.

Mace, G. M., & R. Lande. 1991. Assessing extinction threats: toward a reevaluation of IUCN threatened species categories. Conserv. Biol. 5: 148–157.

MacVean, S. R. 1988. Artificial incubation, captive-rearing and maintenance of Pied-billed Grebes in Guatemala. MSc thesis, Colorado State University, Colorado, EEUU.

MacVean, S. R. 1990. Breeding by first-year captive-reared Pied-billed Grebes. J. Field Ornithol. 61: 156–158.

Martínez Piña, D., & G. Gonzales Cifuentes. 2005. Las Aves de Chile: Nueva guía de campo naturalista. Ediciones del Naturalista, Santiago de Chile, Chile.

Mayr, G. 2004. Morphological evidence for sister group relationship between flamingos (Aves: Phoenicopteridae) and grebes (Podicipedidae). Zool. J. Linn. Soc. 140: 157–169.

Mayr, G. 2007. The flamingo-grebe clade: a response to Storer (2006). Auk 124: 1446–1447.

Mayr, G. 2008. The higher-level phylogeny of birds – when morphology, molecules, and fossils coincide. Oryctos 7: 67–73.

Mayr, G. 2013. The Eocene *Juncitarsus* – its phylogenetic position and significance for the evolution and higher-level affinities of flamingos and grebes. Comptes Rendus Palevol. 13: 9–18.

Mazar Barnett, J., & M. Pearman. 2001. Lista comentada de las aves argentinas / Annotated checklist of the birds of Argentina. Lynx Edicions, Barcelona, España.

Mazar Barnett, J., S. Imberti, & I. Roesler. 2014. Distribution and habitat use of the Austral Rail *Rallus antarcticus* and perspectives on its conservation. Bird Conserv. Int. 24: 114–125.

Mc Allister, N. M. 1958. Courtship, Hostile behavior, nest establishment and egg laying in the Eared Grebe (*Podiceps caspicus*). Auk: 290–311.

McCormack, J. E., & J. M. Maley. 2015. Interpreting negative results with taxonomic and conservation implications: Another look at the distinctness of coastal California Gnatcatchers. Auk 132: 380–388.

McCullough, D. R. 1996. Introduction. Pp. 1–10 en McCullough, D. R. (ed.). Metapopulations and wildlife conservation. Island Press, Washington DC, EEUU.

McEneaney, T. 2002. Yellowstone bird report 2001: Common Raven predation of Eared Grebes. Yellowstone Center for Resources, National Park Service, Wyoming, EEUU.

Møller, A. P., L. Z. Garamszegi, J. M. Peralta-S_anchez, & J. J. Soler. 2011. Migratory divides and their consequences for dispersal, population size and parasite–host interactions. J. Evol. Biol. 24: 1744–1755.

Moritz, C. 1994. Defining «evolutionarily significant units» for conservation. Trends Ecol. Evol. 9: 373–375.

Nentwig, W. 2007. Biological Invasions. Springer, New York, EEUU.

Newton, I. 1998. Population Limitation In Birds. Academic Press, London, RU.

Newton, I. 2008. The Migration Ecology of Birds. Elsevier Academic Press, London, RU.

Nordström, M., J. Laine, M. Ahola, & E. Korpimöki. 2004. Reduced nest defense intensity and improved breeding success in terns as responses to removal of non-native American mink. Behav. Ecol. Sociobiol. 55: 454–460.

Nores, M., & D. Yzurieta. 1977. Comportamiento sexual del Macá Plateado Común (*Podiceps occipitalis occipitalis*). El Hornero 11: 377–379.

Nuechterlein, G. L., & A. Johnson. 1981. The downy young of the Hooded Grebe. Living Bird 19: 69–71.

Nuechterlein, G. L., & D. Buitron. 2002. Nocturnal egg neglect and prolonged incubation in the Red-necked Grebe. Waterbirds 25: 485–491.

Nuechterlein, G. L., & R. W. Storer. 1989. Reverse mounting in grebes. Condor 91: 341–346.

O'Donnel, C., & J. Fjeldså. 1997. Grebes: Status survey and conservation action plan. IUCN-BSC Grebe Specialist Group, Gland, Suiza & Cambridge, RU.

Ogilvie, M. A. 2003. Grebes of the World. B. Coleman, Uxbridge, RU.

Ortubay, S., V. Cussac, M. Battini, J. Barriga, J. Aigo, M. Alonso, P. Macchi, M. Reissig, J. Yoshioka, & S. Fox. 2006. Is the decline of birds and amphibians in a steppe lake of northern Patagonia a consequence of limnological changes following fish introduction? Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst. 16: 93–105.

Osnas, E. E. 2003. The role of competition and local habitat conditions for determining occupancy patterns in grebes. Waterbirds 26: 209–216.

Osorio, D., & A. D. Ham. 2002. Spectral reflectance and directional properties of structural coloration in bird plumage. Journal Exp. Biol. 205: 2017–2027.

Osorio, D., M. Vorobyev & C. D. Jones. 1999. Colour vision of domestic chicks. Journal Exp. Biol. 202: 2951–2959.

Ottoni, E. B. 2000. EthoLog 2.2: A tool for the transcription and timing of behavior observation sessions. Behav. Res. Methods, Instruments, Comput. 32: 446–449.

Owen, J. C. 2011. Collecting, processing and storing avian blood: a review. J. Field Ornithol. 82: 339–354.

Pagano, L.G., E.A. Jordan, J.I. Areta, R.F. Jensen, & I. Roesler. 2012. Aves de la Reserva Natural Punta Lara. Pp. 89-135 en Roesler, I., & M.G. Agostini (eds). Inventario de los Vertebrados de la Reserva Natural Punta Lara, provincia de Buenos Aires, Argentina. Temas de Naturaleza y Conservación, Monografía de Aves Argentinas No 8, Buenos Aires, Argentina.

Palazzesi, L., V. D. Barreda, J. I. Cuitiño, M. V. Guler, M. C. Tellería, & R. Ventura Santos. 2014. Fossil pollen records indicate that Patagonian desertification was not solely a consequence of Andean uplift. Nature Comun. 5: 1–8.

Palsbøll, P., M. Berube, & F. Allendorf. 2007. Identification of management units using population genetic data. Trends Ecol. Evol. 22: 11–16.

Paradis, E., S. R. Baillie, W. J. Sutherland, & R. D. Gregory. 1998. Patterns of natal and breeding dispersal in birds. J. Anim. Ecol.: 518–536.

Pascual, M. A., V. Cussac, B. Dyer, D. Soto, P. Vigliano, S. Ortubay, & P. Macchi. 2007. Freshwater fishes of Patagonia in the 21st Century after a hundred years of human

settlement, species introductions, and environmental change. Aquat. Ecosyst. Health Manag. 10: 212–227.

Pascual, M., P. Macchi, & J. Urbanski. 2002. Evaluating potential effects of exotic freshwater fish from incomplete species presence–absence data. Biol. Invasions 4: 101–113.

Pearman, M. 1995. The essential guide to birding in Chile. Worldwide Publications, Londres, RU.

Pearman, M., & J. I. Areta. 2015. Species lists of birds for South American countries and territories: Argentina. Descargado de: http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCCountryLists.htm el 20/06/2015.

Peris, S. J., J. Sanguinetti, & M. Pescador. 2009. Have Patagonian waterfowl been affected by the introduction of the American mink *Mustela vison*? Oryx 43: 648–654.

Petracci, P., & D. Basanta. 2002. Efectos positivos de la nidificación del Macá Común (*Rollandia rolland*) en una colonia de Caracoleros (*Rostrhamus sociabilis*). Ornitol. Neotrop. 13: 113–120.

Piersma, T., & M. R. Van Eerden. 1988. Feather eating in Great Crested Grebes *Podiceps cristatus*: a unique solution to the problems of debris and gastric parasites in ash-eating birds. Ibis 131: 477–486.

Pimm, S. L. 1991. The balance of nature? Ecological issues in the conservation of species and communities. University of Chicago Press, Chicago, EEUU.

Pimm, S. L., C. N. Jenkins, R. Abell, T. M. Brooks, J. L. Gittleman, L. N. Joppa, P. H. Raven, C. M. Roberts, & J. O. Sexton. 2014. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. Science 344: 987–998.

Pimm, S., P. Raven, A. Peterson, Ç. H. Sekercioglu, & P. R. Ehrlich. 2007. Human impacts on the rates of recent, present, and future bird extinctions. PNAS 103: 10941–10946.

Powers, J. E., & A. B. Labastille. 1967. Elimination of Fish in the Giant Grebe Refuge, Lake Atitlan, Guatemala, using the Fish Toxicant, Antimycin. Trans. Am. Fish. Soc. 96: 210–213.

Previtali, A., M. Cassini, & D. Macdonald. 1998. Habitat use and diet of the American mink (*Mustela vison*) in Argentinian Patagonia. J. Zool. 246: 482–486.

Prichard, H. H. 1902. Through the heart of Patagonia. D. Appleton & Co., New York, EEUU.

Priddel, D., N. Carlile, P. Fullagar, I. Hutton, & L. O'Neill. 2006. Decline in the distribution and abundance of flesh-footed shearwaters (*Puffinus carneipes*) on Lord Howe Island, Australia. Biol. Conserv. 128: 412–424.

Prugnolle, F., & T. de Meeus. 2002. Inferring sex-biased dispersal from population genetic tools: a review. Heredity 88: 161–165.

Pullin, A. S. 2002. Conservation Biology. Cambridge University Press, Cambridge, RU.

Pullin, A. S., W. Sutherland, T. Gardner, V. Kapos, & J. E. Fa. 2013. Conservation priorities: Identifying need, taking action and evaluating success. Pp. 1–22 en Macdonald, D. W., & K. J. Willis (eds.). Key Topics in Conservation Biology 2. John Wiley & Sons Publisher, Hoboken, NJ, EEUU.

QGIS Development Team. 2015. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. Descargado de: http://qgis.osgeo.org

R Core Team. 2015. R 3.2.2.: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Descargado de: https://www.R-project.org/

Rabe, F. W., & R. C. Wissmar. 1969. Some effects of Antimycin in an oligotrophic lake. Progress. Fish Cult. 31: 163.

Ramenofsky, M., & J. C. Wingfield. 2007. Regulation of migration. Bioscience 57: 135–143.

Rasband, W. S. 2014. ImageJ. US National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, EEUU. Descargado de: http://imagej.nih.gov/ij/

Reed, D. H., J. J. O. Grady, B. W. Brook, J. D. Ballou, & R. Frankham. 2003. Estimates of minimum viable population sizes for vertebrates and factors influencing those estimates. Biol. Conserv. 113: 23–34.

Reed, J. M. 1999. The Role of behavior in recent avian extinctions and endangerments. Conserv. Biol. 13: 232–241.

Remsen, J. V., J., J. I. Areta, C. D. Cadena, A. Jaramillo, N. Nores, J. F. Pacheco, J. Pérez-Emán, M. B. Robbins, F. G. Stiles, D. F. Stotz, & K. J. Zimmer. 2015. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. Descargado de http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html el 05/07/2015.

Roesler, I., D. Punta Fernández, & P. Hernández. 2013. Gaviota Cocinera (*Larus dominicanus*) atacando a un Pato Maicero (*Anas spinicauda*). Nuestras Aves 58: 36–37.

Roesler, I., & S. Imberti. 2015. Abundance and habitat use of Nearctic shorebirds in the highland lakes of western Santa Cruz Province, Argentinean Patagonia. Waterbirds 38: 86–91.

Roesler, I., S. Imberti, H. Casañas, P. Hernández, J. Klavins, & L. Pagano. 2014. Noteworthy records and natural history comments on rare and threatened bird species from Santa Cruz province, Patagonia, Argentina. Rev. Bras. Ornitol. 22: 189–200.

Ruiz-Olmo, J., S. Palazón, F. Bueno, C. Bravo, I. Munilla, & R. Romero. 1997. Distribution, status and colonization of the American mink *Mustela vison* in Spain. J. Wildl. Res. 2: 30–36.

Rumboll, M. A. E. 1974. Una nueva especie de Macá (Podicipitidae). Rev. del Mus. Argentino Ciencias Nat. IV: 33–35.

Sangster, G. 2005. A name for the flamingo–grebe clade. Ibis 147: 612–615.

Sargeant, A. B., G. A. Swanson, & H. A. Doty. 1973. Selective Predation by Mink, *Mustela vison*, on Waterfowl. Am. Midl. Nat. 89: 208–214.

Schindler, D. E., R. A. Knapp, & P. R. Leavitt. 2001. Alteration of nutrient cycles and algal production resulting from fish introductions into mountain lakes. Ecosystems 4: 308–321.

Schindler, D. W., & B. R. Parker. 2002. Biological pollutants: Alien fishes in mountain lakes. Water, Air, Soil Pollut. Focus 2: 379–397.

Schneider, S., D. Roessli, & L. Excoffier. 2000. Arlequin: a software for population genetics data analysis. User manual ver 2.000. Ver. 2.000. Genetics and Biometry Lab, Dept. of Anthropology, University of Geneva, Geneva, Suiza.

Schueller, G. H., & S. K. Schueller. 2009. Animal behavior: Animal migration. Chelsea House Publisher, New York, EEUU.

Schüttler, E., J. T. Ibarra, B. Gruber, R. Rozzi, & K. Jax. 2010. Abundance and habitat preferences of the southernmost population of mink: implications for managing a recent island invasion. Biodivers. Conserv. 19: 725–743.

Schüttler, E., R. Klenke, S. McGehee, R. Rozzi, & K. Jax. 2009. Vulnerability of ground-nesting waterbirds to predation by invasive American mink in the Cape Horn Biosphere Reserve, Chile. Biol. Conserv. 142: 1450–1460.

Short, J., J. E. Kinnear, & A. Robley. 2002. Surplus killing by introduced predators in Australia—evidence for ineffective anti-predator adaptations in native prey species? Biol. Conserv. 103: 283–301.

Silvertown, J. 2009. A new dawn for citizen science. Trends Ecol. Evol. 24: 467–471.

Simberloff, D. 2011. Native Invaders. Pp. 472–475 en Simberloff, D., & M. Rejmanek (eds.). Enciclopedia of biological invasions. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, CA, EEUU.

Slagsvold, T., J. Sandvik, G. Rofstad, Lorentsen, Ö. Lorentsen, & M. Husby. 1984. On the adaptive value of intraclutch egg-size variation in birds. Auk 101: 685–697.

Soulé, M. E. 1985. What is conservation biology? Bioscience 35: 727–734.

Soulé, M. E., & B. A. Wilcox. 1980. Conservation biology. An evolutionary-ecological perspective. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, EEUU.

St. Pierre, P., & M. Davies. 1998. Observaciones ornitológicas en el monumento natural Laguna de los Cisnes, Tierra del Fuego: nuevo registro de Pimpollo Tobiano (*Podiceps gallardoi*) en Chile. Boletín Chil. Ornitol. 5: 28–29.

Stephens, W. J., W. J. Sutherland, & R. P. Freckleton. 1999. What is the Allee effect? Oikos 87: 185–190.

Storer, R. W. 1961. Observations of pellet-casting by Horned and Pied-Billed Grebes. Auk 78: 90–92.

Storer, R. W. 1967. Observations on Rolland's Grebe. El Hornero 10: 339–350.

Storer, R. W. 1982. The Hooded Grebe on Laguna de los Escarchados: Ecology and behavior. Living Bird 19: 51–67.

Storer, R. W. 2000. The systematic position of the Miocene grebe *Thiornis sociata* Navás. Ann. Paléontol. 86: 129–139.

Storer, R. W. 2006. The grebe-flamingo connection: A rebuttal. Auk 123: 1183–1184.

Storer, R. W., & J. R. J. Jehl. 1985. Moult patterns and moult migration in the Black-necked Grebe *Podiceps nigricollis*. Ornis Scand. 16: 253–260.

Stotz, D. F. 1996. Neotropical birds: Ecology and conservation. University of Chicago Press, Chicago, EEUU.

Stout, B. E., & F. Cooke. 2003. Timing and location of wing molt in Horned, Red-necked and Western Grebes in North America. Waterbirds 26: 88–93.

Straneck, R., & A. Johnson. 1984. Vocalizaciones en relación al comportamiento del Macá Tobiano (*Podiceps gallardoi* Rumboll). Rev. del Mus. Argentino Ciencias Nat. 19: 177–188.

Sullivan, B. L., C. L. Wood, M. J. Iliff, R. E. Bonney, D. Fink, & S. Kelling. 2009. eBird: A citizen-based bird observation network in the biological sciences. Biol. Conserv. 142: 2282–2292.

Summers, R. W., R. A. Mavor, & M. H. Hancock. 2009. Correlates of Breeding Success of Horned Grebes in Scotland. Waterbirds 32: 265–275.

Sutherland, W. J. 1998. The importance of behavioural studies in conservation biology. Anim. Behav. 56: 801–809.

Sutherland, W. J. 2000. The conservation handbook: research, management, and policy. Blackwell Science, Oxford, RU.

Sutherland, W. J., A. S. Pullin, P. M. Dolman, & T. M. Knight. 2004. The need for evidence-based conservation. Trends Ecol. Evol. 19: 305–308.

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

Thomas, G. J. 1972. A review of gull damage and management methods at nature reserves. Biol. Conserv. 4: 117–127.

UICN. 2015. Guidelines for using the IUCN red list categories and criteria. Version 8.1. International Union for Conservation of Nature, Gland, Suiza.

Van Bekkum, M., P. M. Sagar, J-C. Stahl, G. K. Chambers. 2006. Natal philopatry does not lead to population genetic differentiation in Buller's Albatross (*Thalassarche bulleri bulleri*). Mol. Ecol. 15: 73–79.

Van Dyke, F. 2008. Conservation Biology: Fundation, concepts, applications. Springer Science, Weaton College, IL, EEUU.

Van Tuinen, M., D. B. Butvill, J. A. Kirsch, & S. B. Hedges. 2001. Convergence and divergence in the evolution of aquatic birds. Proc. R. Soc. London B 268: 1345–50.

Votier, S. C., T. R. Birkhead, D. Oro, M. Trinder, M. J. Grantham, J. A. Clark, R. H. McCleery, & B. J. Hatchwell. 2008. Recruitment and survival of immature seabirds in relation to oil spills and climate variability. J. Anim. Ecol. 77: 974–983.

Webster, M. S., P. P. Marra, S. M. Haig, S. Bensch, & R. T. Holmes. 2002. Links between worlds: Unraveling migratory connectivity. Trends Ecol. Evol. 17: 76–83.

Westbrook, R. G., & R. E. Eplee. 2011. Early detection and rapid response. Pp 169–177 en Simberloff, D., & M. Rejmanek (eds.). Enciclopedia of biological invasions. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, CA, EEUU.

Wilson, E. O. 1988. Biodiversity. National Academy Press, Washintong D.C., EEUU.

Yorio, P., M. Bertellotti, & P. Garcia-Borboroglu. 2005. Estado poblacional y de conservación de gaviotas que se reproducen en el litoral marítimo argentino. El Hornero 20: 53–74.

Yorio, P., M. Bertellotti, P. Gandini, & E. Frere. 1998. Kelp Gulls *Larus dominicanus* breeding on the Argentine coast: population status and relationship with coastal management and conservation, Mar. Ornithol. 26: 11–18.

Zar, J. H. 1984. Biostatistical analysis. Prentice-Hall International, Inc. New Jersey, EEUU.

Zedler, J. B. 2011. Wetlands. Pp 698–704 en Simberloff, D., & M. Rejmanek (eds.). Enciclopedia of biological invasions. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, CA, EEUU.

Zhang, G., C. Li, Q. Li, B. Li, D. M. Larkin, C. Lee, J. F. Storz, A. Antunes, M. J. Greenwold, R. W. Meredith, Y. Zeng, Z. Xiong, S. Liu, L. Zhou, Z. Huang, N. An, J. Wang, Q. Zheng, Y. Xiong, G. Wang, B. Wang, J. Wang, Y. Fan, R. R. Fonseca, A. Alfaro-núñez, M. Schubert, L. Orlando, T. Mourier, J. T. Howard, & G. Ganapathy. 2014. Comparative genomics reveals insights into avian genome evolution and adaptation. Science 346: 1311–1320.

ZICOMA. 1999. Les zones d'importance pour la conservation des oiseaux à Madagascar. Project ZICOMA, Madagascar.

ANEXO 1.– TODAS LAS LAGUNAS VISITADAS DURANTE EL ESTUDIO.

Se detallan todas las lagunas monitoreadas durante el presente estudio. La nomenclatura sigue aquella provista por la Fundación Vida Silvestre Argentina.

Laguna	Meseta	Latitud	Longitud
A01	Asador	-47.62961	-71.12802
A02	Asador	-47.63456	-71.13552
A03	Asador	-47.64371	-71.1324
A04	Asador	-47.64465	-71.1135
A05	Asador	-47.63941	-71.10635
A07	Asador	-47.62273	-71.06673
A08	Asador	-47.62597	-71.06889
A09	Asador	-47.63883	-71.07459
A10	Asador	-47.65053	-71.07873
A101 (=Bandurria)	Asador	-47.80417	-71.41667
A102	Asador	-47.8024	-71.41332
A103	Asador	-47.81665	-71.42282
A11	Asador	-47.65817	-71.08012
A12	Asador	-47.6606	-71.06149
A14	Asador	-47.66273	-71.1091
A15	Asador	-47.65296	-71.14735
A17	Asador	-47.66275	-71.16387
A18	Asador	-47.66233	-71.15335
A21	Asador	-47.66862	-71.10988
A22	Asador	-47.68042	-71.14537
A31	Asador	-47.71667	-71.025
A32	Asador	-47.72676	-71.03912
A33	Asador	-47.69517	-71.11784
A34	Asador	-47.69746	-71.13126
A35	Asador	-47.71001	-71.15263
A36	Asador	-47.70513	-71.11801
A37	Asador	-47.71178	-71.12165
A38	Asador	-47.72006	-71.13948
A40	Asador	-47.72104	-71.33438
A41	Asador	-47.73006	-71.40696
A44	Asador	-47.72157	-71.37987
A45	Asador	-47.7375	-71.35556
A50	Asador	-47.74908	-71.38061
A51	Asador	-47.74879	-71.37453
A52	Asador	-47.75153	-71.36654

A53	Asador	-47.75235	-71.37734
A54	Asador	-47.75606	-71.37272
A55	Asador	-47.75278	-71.34722
A57	Asador	-47.76045	-71.31488
A58	Asador	-47.76245	-71.32168
A59	Asador	-47.76551	-71.31794
A6	Asador	-47.63333	-71.09444
A60	Asador	-47.76424	-71.32861
A61	Asador	-47.76441	-71.33159
A62	Asador	-47.76648	-71.33996
A63	Asador	-47.76722	-71.35657
A64	Asador	-47.76732	-71.36161
A65	Asador	-47.76627	-71.36393
A66	Asador	-47.775	-71.35833
A67	Asador	-47.77772	-71.36496
A71	Asador	-47.77361	-71.31111
A72	Asador	-47.77917	-71.32639
A73	Asador	-47.77716	-71.32244
A75	Asador	-47.78802	-71.33762
A76	Asador	-47.78548	-71.31322
A77	Asador	-47.79073	-71.31307
A78	Asador	-47.78339	-71.30357
A79	Asador	-47.78018	-71.29456
A81	Asador	-47.78463	-71.28003
A82	Asador	-47.77144	-71.27317
A83	Asador	-47.775	-71.28056
A84	Asador	-47.77262	-71.24829
A85	Asador	-47.7867	-71.2643
A86	Asador	-47.76762	-71.23069
A91	Asador	-47.79763	-71.3881
A92	Asador	-47.79571	-71.39654
A93	Asador	-47.79028	-71.40278
A94 ("las mellizas" junto a A95)	Asador	-47.78611	-71.40833
A96 (=Honda)	Asador	-47.78889	-71.42222
del Asador	Asador	-47.79316	-71.22923
Dos Hermanas	Asador	-47.969227	-71.520299
El Choli	Asador	-47.95389	-71.535
Guitarra	Asador	-47.862141	-71.456759
La Mariana	Asador	-47.956630	-71.539430
Olnie 1	Asador	-47.7575	-71.51889
Olnie 2	Asador	-47.79944	-71.56056
CV1	Cerro Ventana	-48.87417	-70.37
CV10	Cerro Ventana	-48.94722	-70.45361
CV4	Cerro Ventana	-48.88556	-70.405
CV7	Cerro Ventana	-48.87472	-70.38694

CV9	Cerro Ventana	-48.95056	-70.47361
La Gringa	La Gringa	-49.944400	-72.311100
10	MLBA	-46.72409	-71.4968
11	MLBA	-46.74065	-71.49388
12	MLBA	-46.74577	-71.49596
13	MLBA	-46.74188	-71.48393
15	MLBA	-46.71614	-71.48074
22	MLBA	-46.76172	-71.42047
23	MLBA	-46.76813	-71.40078
24	MLBA	-46.77335	-71.39999
25	MLBA	-46.78178	-71.40766
31	MLBA	-46.81667	-71.36667
32	MLBA	-46.81453	-71.34117
34	MLBA	-46.78035	-71.31971
36	MLBA	-46.8041	-71.31464
37	MLBA	-46.8166	-71.3149
44	MLBA	-46.81398	-71.30021
50	MLBA	-46.8239	-71.27721
51	MLBA	-46.82588	-71.28001
52	MLBA	-46.82901	-71.2805
53	MLBA	-46.83509	-71.27094
54	MLBA	-46.82628	-71.26295
57	MLBA	-46.87449	-71.2689
60	MLBA	-46.84467	-71.25188
61	MLBA	-46.84763	-71.24504
62	MLBA	-46.86744	-71.23781
63	MLBA	-46.86436	-71.20983
65	MLBA	-46.78112	-71.22615
66	MLBA	-46.79935	-71.1928
67	MLBA	-46.82871	-71.18325
68	MLBA	-46.83749	-71.1711
69	MLBA	-46.82023	-71.15948
70	MLBA	-46.78929	-71.14477
71	MLBA	-46.79927	-71.14742
72	MLBA	-46.82552	-71.14386
73	MLBA	-46.83275	-71.1423
74	MLBA	-46.81897	-71.13306
75	MLBA	-46.80763	-71.11774
76	MLBA	-46.81525	-71.11691
77	MLBA	-46.82148	-71.11441
78	MLBA	-46.81654	-71.09837
79	MLBA	-46.80661	-71.0462
80	MLBA	-46.79342	-71.03276
81	MLBA	-46.78889	-71.03035
82	MLBA	-46.76658	-71.0671

83	MLBA	-46.77417	-71.03126
84	MLBA	-46.78889	-70.98889
85	MLBA	-46.81683	-70.99375
92	MLBA	-46.84987	-70.98713
93	MLBA	-46.84893	-70.97525
105	MLBA	-46.85833	-70.91667
106	MLBA	-46.86723	-70.91284
107	MLBA	-46.87292	-70.90099
108	MLBA	-46.88056	-70.91667
109	MLBA	-46.88056	-70.90278
110	MLBA	-46.88307	-70.88682
111	MLBA	-46.89089	-70.9326
112	MLBA	-46.8977	-70.93539
113	MLBA	-46.89612	-70.92066
114	MLBA	-46.91149	-70.92438
116	MLBA	-46.96333	-70.83889
117	MLBA	-46.97289	-70.841
119	MLBA	-46.97083	-70.80556
123	MLBA	-46.87847	-71.3543
124	MLBA	-46.8848	-71.44806
127	MLBA	-46.86283	-71.49085
128	MLBA	-46.91565	-71.45031
129	MLBA	-46.9599	-71.49348
130	MLBA	-46.9762	-71.48326
132	MLBA	-46.96431	-71.43735
133	MLBA	-46.96623	-71.36783
137	MLBA	-46.95014	-71.31643
139	MLBA	-46.98239	-71.30649
140	MLBA	-46.96809	-71.25429
141	MLBA	-46.95876	-71.25943
142	MLBA	-46.94167	-71.26708
148	MLBA	-46.99043	-71.18427
151	MLBA	-46.92473	-71.08804
153	MLBA	-46.92751	-71.07573
155	MLBA	-46.91667	-71.05833
156	MLBA	-46.93558	-71.08607
157	MLBA	-46.93333	-71.075
158	MLBA	-46.93995	-71.08453
159	MLBA	-46.95324	-71.1231
162	MLBA	-46.99074	-71.11486
118?	MLBA	-46.97605	-70.82102
146 (=Tolderia Chica)	MLBA	-46.95833	-71.2125
147 (=Tolderia Grande)	MLBA	-46.95	-71.2
33 (El Decoro)	MLBA	-46.78033	-71.33966
Acollaradas 1 (104)	MLBA	-46.86667	-70.925

Acollaradas 2 (103)	MLBA	-46.88333	-70.93333
BAX04	MLBA	-47.14583	-71.22972
BAX15	MLBA	-47.13833	-71.23722
BAX24	MLBA	-46.7742	-71.4014
BAX35	MLBA	-46.73833	-71.51472
BAX36	MLBA	-46.75778	-71.12139
BAx39	MLBA	-46.78167	-71.40583
BAx40	MLBA	-46.76806	-71.44361
BAx41	MLBA	-46.73722	-71.49722
BAx42	MLBA	-46.73111	-71.50389
Cervecero	MLBA	-47.15611	-71.27528
Chapu	MLBA	-47.15917	-71.2325
Don Ferret (E72)	MLBA	-47.1725	-71.13944
E15	MLBA	-47.09722	-71.10833
E18	MLBA	-47.10417	-71.13889
E25	MLBA	-47.13578	-71.1407
E26 (El Gaviotero)	MLBA	-47.14784	-71.12882
E3 (La Soñada)	MLBA	-47.05528	-71.05394
E31	MLBA	-47.15417	-71.08889
E40	MLBA	-47.12718	-71.21874
E41	MLBA	-47.12142	-71.22739
E45	MLBA	-47.12178	-71.27463
E52	MLBA	-47.18742	-71.17241
E57	MLBA	-47.16575	-71.38913
E73 (Petroglifos)	MLBA	-47.19767	-71.23029
E74 (Los Gringos Muertos)	MLBA	-47.19544	-71.22501
E75 (La Mesa)	MLBA	-47.18958	-71.20746
E76	MLBA	-47.16056	-71.23533
E8	MLBA	-47.05978	-71.15687
Jara (Milicos)	MLBA	-46.98997	-71.11772
La Julli (BAX16)	MLBA	-47.13556	-71.23833
La Paloma	MLBA	-46.8831	-70.806591
Lebrún (puesto viejo)	MLBA	-46.95056	-71.10667
Matías Sanchez	MLBA	-47.164888	-71.241885
Puesto 059	MLBA	-46.88	-71.08667
Puesto 060	MLBA	-46.90417	-71.10389
Vizcaina 2	MLBA	-47.16778	-71.01472
M1	Moro	-49.04583	-72
M14	Moro	-49.0791	-71.97451
M15	Moro	-49.08889	-71.97222
M18	Moro	-49.09682	-71.98031
M3	Moro	-49.04866	-71.9919
M5	Moro	-49.05105	-71.98532
M6	Moro	-49.05813	-71.98503
M8	Moro	-49.06646	-71.98818

Laguna El Roble	PN Perito Moreno	-47.97194	-72.03689
C01	Siberia	-49.121526	-71.524713
C02 (Silenciosa)	Siberia	-49.124742	-71.513942
C03	Siberia	-49.125979	-71.507784
C102	Siberia	-48.90417	-71.84028
C102	Siberia	-48.95846	-71.86112
C121	Siberia	-49	-71.68889
C122	Siberia	-48.98889	-71.66111
C134	Siberia	-48.96459	-71.90962
C135	Siberia	-48.95951	-71.95019
C136	Siberia	-48.94435	-71.94701
C138	Siberia	-48.93756	-71.90182
C139	Siberia	-48.93086	-71.90815
C184	Siberia	-49.02197	-71.82585
C185	Siberia	-49.01776	-71.82707
C186	Siberia	-49.00592	-71.82904
C187	Siberia	-49.00997	-71.80688
C188	Siberia	-49.01723	-71.80168
C189	Siberia	-49.02499	-71.81503
C190	Siberia	-49.03323	-71.80966
C191	Siberia	-49.04001	-71.80893
C192	Siberia	-49.03523	-71.79339
C193	Siberia	-49.02921	-71.78045
C194	Siberia	-49.01844	-71.78748
C195	Siberia	-49.01609	-71.78891
C196	Siberia	-49.01262	-71.79223
C197	Siberia	-49.00943	-71.7786
C198	Siberia	-49.03333	-71.75
C199	Siberia	-49.025348	-71.733245
C200	Siberia	-49.00602	-71.72196
C201	Siberia	-49.01393	-71.7076
C202	Siberia	-49.01111	-71.69028
C203	Siberia	-49.01921	-71.69276
C204	Siberia	-49.04485	-71.73775
C205	Siberia	-49.04181	-71.67299
C206	Siberia	-49.0333	-71.63609
C207	Siberia	-49.02757	-71.62685
C210	Siberia	-49.07428	-71.58142
C213	Siberia	-49.07778	-71.55
C214	Siberia	-49.09444	-71.54583
C216	Siberia	-49.09138	-71.54419
C217	Siberia	-49.0932	-71.54085
C218	Siberia	-49.09661	-71.52192
C219	Siberia	-49.10582	-71.54377
C220	Siberia	-49.10694	-71.55556

C221	Siberia	-49.08333	-71.575
C222	Siberia	-49.09167	-71.575
C223	Siberia	-49.09167	-71.56111
C224	Siberia	-49.09444	-71.58611
C225	Siberia	-49.08946	-71.66154
C226	Siberia	-49.08487	-71.67002
C228	Siberia	-49.08484	-71.69507
C229	Siberia	-49.08655	-71.72006
C230	Siberia	-49.10023	-71.71859
C231	Siberia	-49.08889	-71.73333
C232	Siberia	-49.08606	-71.74608
C233a	Siberia	-49.08611	-71.75833
C234	Siberia	-49.10091	-71.76117
C235	Siberia	-49.10277	-71.75182
C236	Siberia	-49.09956	-71.73994
C236b	Siberia	-49.10156	-71.73473
C237	Siberia	-49.09532	-71.73757
C238	Siberia	-49.10395	-71.77102
C239	Siberia	-49.10904	-71.75888
C240	Siberia	-49.11058	-71.76855
C241	Siberia	-49.10298	-71.78486
C58	Siberia	-48.88914	-71.85183
C59	Siberia	-48.88892	-71.83831
C71	Siberia	-48.90345	-71.83353
C72	Siberia	-48.90203	-71.84224
C73	Siberia	-48.89875	-71.86217
C75	Siberia	-48.90509	-71.8644
C77	Siberia	-48.91075	-71.87368
C79	Siberia	-48.92408	-71.86919
C81	Siberia	-48.91813	-71.82938
C82	Siberia	-48.92917	-71.82778
C99	Siberia	-48.93972	-71.82486
Lago Cardiel	Siberia	-48.9	-71.25
Chanchos	Strobel	-48.542933	-71.253960
Compuerta	Strobel	-48.500854	-71.212890
Doce (temp)	Strobel	-48.501304	-71.194719
Herradura	Strobel	-48.51444	-71.23083
Honda	Strobel	-48.678438	-71.128188
Islote	Strobel	-48.65	-71.41667
Lago Strobel	Strobel	-48.47496	-71.17148
Las Coloradas	Strobel	-48.71236	-70.96739
M1	Strobel	-48.49775	-71.22803
M5	Strobel	-48.49028	-71.14444
M8	Strobel	-48.49167	-71.20833
Nueve	Strobel	-48.503585	-71.214332

Ocho	Strobel	-48.510265	-71.222770
Puesto Camino	Strobel	-48.61111	-71.28056
Quiroga chico	Strobel	-48.48775	-71.56482
Quiroga grande	Strobel	-48.41662	-71.53429
Rodriguez 14	Strobel	-48.480541	-71.415015
Rodriguez 15	Strobel	-48.490064	-71.413105
Rodriguez 16	Strobel	-48.488014	-71.425345
Rodriguez 18	Strobel	-48.497700	-71.428620
Rodriguez 19	Strobel	-48.501063	-71.436783
Rodriguez 2	Strobel	-48.462913	-71.314027
Rodriguez 20	Strobel	48.504020	71.433070
Rodriguez 3	Strobel	-48.461021	-71.360651
Rodriguez 7	Strobel	-48.468368	-71.406433
Rodriguez 9	Strobel	-48.47528	-71.38139
S08	Strobel	-48.73536	-71.34679
S10	Strobel	-48.7375	-71.30833
S102	Strobel	-48.61666	-71.26066
S103	Strobel	-48.60769	-71.27696
S104	Strobel	-48.60328	-71.2841
S105	Strobel	-48.6279	-71.28876
S106	Strobel	-48.6375	-71.27222
S107	Strobel	-48.63611	-71.28889
S108	Strobel	-48.63889	-71.3
S109	Strobel	-48.64017	-71.31302
S11	Strobel	-48.7246	-71.28992
S110	Strobel	-48.65833	-71.29167
S111	Strobel	-48.66148	-71.27861
S112	Strobel	-48.66389	-71.28889
S114	Strobel	-48.61829	-71.31829
S115	Strobel	-48.62591	-71.32383
S116	Strobel	-48.625	-71.33333
S117	Strobel	-48.6261	-71.34538
S118	Strobel	-48.62222	-71.34722
S119	Strobel	-48.62045	-71.34007
S12	Strobel	-48.71985	-71.29167
S121	Strobel	-48.49977	-71.28515
S122	Strobel	-48.63056	-71.36667
S123	Strobel	-48.6335	-71.38951
S124	Strobel	-48.63593	-71.40233
S125	Strobel	-48.61293	-71.33355
S126	Strobel	-48.5054	-71.28909
S127	Strobel	-48.50654	-71.3361
S128	Strobel	-48.51184	-71.33498
S129	Strobel	-48.51379	-71.33915
S13	Strobel	-48.72302	-71.29754

S130	Strobel	-48.51683	-71.32904
S131	Strobel	-48.51851	-71.31668
S132	Strobel	-48.50373	-71.30167
S133	Strobel	-48.46944	-71.28889
S134	Strobel	-48.48333	-71.3
S135	Strobel	-48.48677	-71.33541
S136	Strobel	-48.49167	-71.36667
S137	Strobel	-48.5	-71.3875
S138	Strobel	-48.43911	-71.32339
S139	Strobel	-48.54167	-71.35
S14	Strobel	-48.72313	-71.30349
S140	Strobel	-48.54098	-71.36417
S141	Strobel	-48.6	-71.39167
S15	Strobel	-48.71847	-71.3094
S16	Strobel	-48.71533	-71.31329
S17	Strobel	-48.72145	-71.31643
S18	Strobel	-48.71956	-71.32146
S19	Strobel	-48.72085	-71.3256
S2	Strobel	-48.62656	-71.42749
S20	Strobel	-48.725	-71.33333
S27	Strobel	-48.72902	-71.2497
S27a	Strobel	-48.72067	-71.24178
S27b	Strobel	-48.72398	-71.2388
S3	Strobel	-48.63057	-71.43661
S34	Strobel	-48.675	-71.3
S35	Strobel	-48.67361	-71.28333
S37	Strobel	-48.71568	-71.21666
S37a	Strobel	-48.71958	-71.22825
S38	Strobel	-48.71199	-71.20885
S39	Strobel	-48.70539	-71.20014
S4	Strobel	-48.71667	-71.4
S42	Strobel	-48.67701	-71.20639
S43	Strobel	-48.67837	-71.17515
S44	Strobel	-48.67917	-71.15
S47	Strobel	-48.66915	-71.27095
S48	Strobel	-48.66762	-71.28324
S61	Strobel	-48.73333	-71.19444
S64	Strobel	-48.62079	-71.14697
S65	Strobel	-48.62287	-71.14287
S66	Strobel	-48.63054	-71.16185
S69	Strobel	-48.625	-71.17222
S70	Strobel	-48.62579	-71.19171
S71	Strobel	-48.61667	-71.19028
S72	Strobel	-48.61811	-71.19539
S72a	Strobel	-48.61389	-71.28333

S73	Strobel	-48.61389	-71.2
S74	Strobel	-48.62674	-71.19868
S75	Strobel	-48.62732	-71.17683
S76	Strobel	-48.64444	-71.21667
S83	Strobel	-48.58027	-71.14904
S84	Strobel	-48.58209	-71.14511
S85	Strobel	-48.57777	-71.14114
S86	Strobel	-48.57778	-71.13056
S87	Strobel	-48.57163	-71.17302
S88	Strobel	-48.56651	-71.17844
S89	Strobel	-48.57184	-71.20283
S9	Strobel	-48.7375	-71.32639
S90	Strobel	-48.56915	-71.19593
S91	Strobel	-48.58056	-71.24167
S92	Strobel	-48.575	-71.21667
S92a	Strobel	-48.56505	-71.21562
S92b	Strobel	-48.57051	-71.20955
S93	Strobel	-48.58234	-71.23207
S94	Strobel	-48.59444	-71.23333
S95	Strobel	-48.58394	-71.24343
S96	Strobel	-48.57778	-71.23333
S97	Strobel	-48.57778	-71.24583
S98	Strobel	-48.57083	-71.23889
S99	Strobel	-48.57595	-71.2611
Tonchi	Strobel	-48.62102	-70.69805
Las Toscas	Viedma	-49.5833	-72.5833
Campamento	Viedma	-49.53458	-72.07071
Encantada	Viedma	-49.52639	-71.85972
Fallido	Viedma	-49.55417	-72.02778
Flamencos	Viedma	-49.56428	-71.95804
Laguna de los Tres	Viedma	-49.48832	-71.84717
Los Huerfa	Viedma	-49.55227	-71.85831
LT1	Viedma	-49.52269	-72.04569
LT10	Viedma	-49.56327	-72.01557
LT11	Viedma	-49.56573	-72.00713
LT12	Viedma	-49.56968	-71.99393
LT13	Viedma	-49.5695	-71.96673
LT14	Viedma	-49.55074	-71.95902
LT15	Viedma	-49.53979	-71.95359
LT16	Viedma	-49.54096	-71.94754
LT17	Viedma	-49.5351	-71.98336
LT18	Viedma	-49.51711	-71.94366
LT19	Viedma	-49.51775	-71.9313
LT2	Viedma	-49.54079	-72.04283
LT20	Viedma	-49.49091	-71.95125

LT21	Viedma	-49.49755	-71.93813
LT22	Viedma	-49.48197	-71.88441
LT23	Viedma	-49.48687	-71.86988
LT24	Viedma	-49.48685	-71.86552
LT25	Viedma	-49.48963	-71.86875
LT26	Viedma	-49.49533	-71.83809
LT27	Viedma	-49.51624	-71.83279
LT28	Viedma	-49.51661	-71.82089
LT29	Viedma	-49.53667	-71.83381
LT3	Viedma	-49.54868	-72.01955
LT30	Viedma	-49.54349	-71.84248
LT31	Viedma	-49.53391	-71.82196
LT32	Viedma	-49.54441	-71.80874
LT33	Viedma	-49.54674	-71.80396
LT34	Viedma	-49.55132	-71.80316
LT35	Viedma	-49.55183	-71.81636
LT36	Viedma	-49.54829	-71.81989
LT4	Viedma	-49.54882	-72.01437
LT5	Viedma	-49.55072	-72.01135
LT6	Viedma	-49.55525	-72.02061
LT7	Viedma	-49.55566	-72.01723
LT8	Viedma	-49.55841	-72.01443
LT9	Viedma	-49.55087	-72.05761
Nunca Jamas	Viedma	-49.5257	-72.09405
Placido	Viedma	-49.55139	-72.11667
Reparo	Viedma	-49.55947	-71.94499
Rodeo	Viedma	-49.55057	-71.94042
Blanquillo	Vizcachas	-50.43312	-71.83726
El Tero	Vizcachas	-50.80694	-71.54444
Escondida	Vizcachas	-50.38962	-71.6007
Lago Sarmiento	Vizcachas	-50.48315	-71.76228
Los Escarchados	Vizcachas	-50.40148	-71.55562
Nevada	Vizcachas	-50.42512	-71.93331
Pre-nevada	Vizcachas	-50.39774	-71.92516
Santafecina	Vizcachas	-50.64444	-71.6
V03	Vizcachas	-50.52028	-71.89563
V04	Vizcachas	-50.5152	-71.90224
V05	Vizcachas	-50.52564	-71.89772
V06	Vizcachas	-50.44229	-71.82856
V07	Vizcachas	-50.5719	-71.96808

ANEXO 2.– LAGUNAS MONITOREADAS REGULARMENTE DURANTE EL ESTUDIO.

Aquí se presenta la tabla completa con las lagunas censadas regularmente durante los monitoreos realizados entre las campañas 2010–2011, 2011–2012, 2012–2013, 2013–2014, 2014–2015. Se detalla:

- Nombre: se utiliza el nombre dado durante este trabajo y sinónimos de otros trabajos (e.g. Johnson 1997, Lancelotti 2009).
- Meseta: siguiendo la nomenclatura dada en Área de Estudio & Metodología General.
- Coordenadas (lat. – long): dadas en grados en decimales.
- Altitud (msnm).
- Tipo: considerando lagunas basálticas (1) y depresión (2).
- Turbidez: 0: cristalina; 1: turbia orgánica; 2: turbia inorgánica (ver Área de Estudio & Metodología General).
- Desecación (Desc.): 0: < 25% del nivel normal; 1: 25-75% del nivel normal; 2: 75-100% del nivel normal. Se considera 'nivel normal' las marcas de agua en las costas de las lagunas. Es una medida subjetiva, también dada por la experiencia del observador.
- Tamaño (Tam): 1: 1–4 ha; 2: 5–19 ha; 3: 20–99 ha; 4: 100–499 ha; 5: > 500 ha.
- Ceniza (Cen): acumulación de ceniza volcánica: 0: no observable; 1: acumulación visible.
- Vinagrilla (Vina): es una medida en relación a la cobertura de vinagrilla (*Myriophyllum quitense*) florecida en el mes de enero. Se dan el valor más regular durante las campañas para cada laguna. 0: < 10 %; 1: ~ 25%; 2: ~ 50%; 3: ~ 75%; 4: > 85%.
- Visón: si hubo detección de Visón Americano (*Neovison vison*). 0: ausencia confirmada; 1: presencia confirmada; ?: no se pudo confirmar/descartar la presencia.
- Trucha: Si se detectó o se confirmó/descartó por algún medio la presencia de salmónidos (principalmente Trucha Arcoíris *Oncorhynchus mykiss*). 0: ausencia confirmada; 1: presencia confirmada; ?: no se pudo descartar la presencia.
- MT: Lagunas donde durante el tiempo que duró el estudio se detectó presencia de al menos un individuo de Macá Tobiano (*Podiceps gallardoi*). No todas las detecciones se dieron durante los monitoreos.

Tabla de Lagunas:

Nombre	Meseta	Lat.	Long.	msnm	Tipo	Turb	Desec	Tam	Cen	Vina	Vison	Trucha	MT
A61	Asador	-47.764400	-71.331600	1084	1	1	2	1	0	0	?	0	0
A62	Asador	-47.766500	-71.340000	1095	1	0	2	1	0	0	?	0	0
A63	Asador	-47.767200	-71.356600	1104	1	0	0	2	0	0	0	0	0
A64	Asador	-47.767300	-71.361600	1116	2	0	2	1	0	0	0	0	0
A65	Asador	-47.766300	-71.363900	1121	2	0	0	1	0	0	0	0	0
A66	Asador	-47.772549	-71.363134	1107	1	1	2	3	0	0	0	0	1
A67 (AX05)	Asador	-47.777700	-71.365000	1118	1	0	2	1	0	0	0	0	0
A71	Asador	-47.771900	-71.315200	1067	1	1	1	1	0	0	0	0	0
A72	Asador	-47.779200	-71.326400	1080	1	0	2	1	0	0	?	0	0
A93	Asador	-47.790300	-71.402800	1168	1	0	2	2	0	0	0	0	0
A94	Asador	-47.784300	-71.409600	1182	1	0	2	2	0	1	0	0	1
A96	Asador	-47.788900	-71.422200	1203	1	0	2	2	0	1	0	0	0
Dos Hermanas	Asador	-47.969227	-71.520299	1015	2	2	2	1	0	0	0	0	0
El Choli	Asador	-47.95389	-71.535	1092	2	2	1	2	0	0	0	0	0
Guitarra	Asador	-47.862141	-71.456759	1144	1	0	2	5	0	0	0	0	0
La Mariana	Asador	-47.956630	-71.539430	1085	2	2	2	1	0	0	0	0	1
Olnie 1	Asador	-47.7575	-71.51889	964	2	2	2	5	0	0	1	1	0
Olnie 2	Asador	-47.79944	-71.56056	983	1	0	2	5	0	0	1	1	1
CV1	Cerro Ventana	-48.87417	-70.37	715	1	2	1	2	0	0	0	0	0
CV10	Cerro Ventana	-48.94722	-70.45361	723	1	2	0	2	0	0	0	0	0
CV4	Cerro Ventana	-48.88556	-70.405	712	1	2	1	2	0	0	0	0	0
CV7	Cerro Ventana	-48.87472	-70.38694	748	1	0	0	2	0	0	0	0	1
CV9	Cerro Ventana	-48.95056	-70.47361	738	1	2	0	2	0	0	0	0	0
La Gringa	La Gringa	-49.944400	-72.311100	584	2	2	2	1	0	0	0	0	0
MA20	MA	49.976150	71.105540	901	1	0	2	3	0	0	0	0	0
MA7	MA	50.069380	71.228610	869	2	0	2	2	0	3	0	0	1
9 de Julio	MLBA	-47.023485	-71.087633	1248	2	0	2	2	1	1	?	0	1
Acollaradas 1 (BA103)	MLBA	-46.866700	-70.925000	1187	1	2	1	3	1	0	?	0	1
Acollaradas 3 (94)	MLBA	-46.84806	-70.93889	1230	1	0	2	2	0	2	?	0	1
Acollarda 2 (BA104)	MLBA	-46.880636	-70.936257	1196	1	0	1	3	1	3	?	0	1
BA10 (BAX34)	MLBA	-46.72861	-71.49944	1418	1	0	2	2	1	0	?	0	0
BA11 (BAx33)	MLBA	-46.74278	-71.49306	1426	1	0	2	2	1	0	?	0	0
BA110	MLBA	-46.8831	-70.8868	1130	2	0	2	2	0	2	1	0	0
BA119	MLBA	-46.9708	-70.8056	914	1	0	1	2	0	2	1	0	0
BA12 (BAX31)	MLBA	-46.74556	-71.49333	1426	1	0	2	3	1	0	?	0	0
BA123 (El Chica)	MLBA	-46.876784	-71.356909	1571	2	0	2	2	0	0	?	0	0
BA13 (BAx32)	MLBA	-46.74333	-71.48528	1428	1	0	2	2	1	0	?	0	0
BA142	MLBA	-46.941684	-71.266584	1506	2	2	2	2	1	0	?	0	0

BA155	MLBA	-46.92142	-71.06314	1324	2	0	1	2	1	0	?	0	1
BA156	MLBA	-46.92328	-71.08775	1336	2	0	1	2	1	0	?	0	0
BA159	MLBA	-46.952584	-71.121556	1361	2	0	2	1	0	0	0	0	0
BA67	MLBA	-46.828737	-71.183628	1411	2	0	1	2	0	0	0	0	1
BA23 (Lag Colorada)	MLBA	-46.76889	-71.40333	1416	1	0	1	3	1	3	0	0	1
BA31	MLBA	-46.80833	-71.37028	1439	2	1	1	3	1	0	0	0	0
BAX04	MLBA	-47.14583	-71.22972	1227	2	2	2	2	1	0	0	0	0
BAX15	MLBA	-47.13833	-71.23722	1223	1	0	2	2	1	1	0	0	0
BAX24	MLBA	-46.7742	-71.4014	1425	2	2	1	1	1	0	0	0	0
BAX35	MLBA	-46.73833	-71.51472	1431	1	0	2	2	1	0	?	0	0
BAX36	MLBA	-46.75778	-71.12139	1431	1	0	2	3	1	0	?	0	0
BAx39	MLBA	-46.78167	-71.40583	1427	1	1	1	2	1	0	?	0	0
BAx40	MLBA	-46.76806	-71.44361	1437	2	1	0	2	1	0	?	0	0
BAx41	MLBA	-46.73722	-71.49722	1429	1	0	2	1	1	0	?	0	0
BAx42	MLBA	-46.73111	-71.50389	1423	1	0	2	3	1	0	?	0	0
BAx44 (24)	MLBA	-46.77417	-71.40139	1426	1	0	2	3	1	0	0	0	0
Cervecero	MLBA	-47.15611	-71.27528	1265	1	0	2	2	0	2	1	0	1
Chapu	MLBA	-47.15917	-71.2325	1211	1	0	2	2	0	1	1	0	1
Vizcaina 2	MLBA	-47.16778	-71.01472	1062	1	0	1	1	0	0	?	0	1
Don Ferret (E72)	MLBA	-47.1725	-71.13944	1174	1	0	1	2	1	4	1	0	1
E15	MLBA	-47.107286	-71.099617	1156	2	1	1	1	0	0	0	0	0
E18	MLBA	-47.107777	-71.137799	1186	2	1	1	1	1	1	?	0	0
E25	MLBA	-47.135865	-71.141107	1179	2	1	2	3	0	1	?	?	0
E45 (La Península)	MLBA	-47.12389	-71.27389	1283	1	1	0	2	0	0	?	0	0
E73	MLBA	-47.198254	-71.230140	1235	1	0	2	1	0	2	?	0	0
E74	MLBA	-47.195893	-71.224964	1234	1	0	1	1	1	3	1	0	1
E75	MLBA	-47.189972	-71.207682	1224	1	0	2	1	0	3	0	?	1
E75b	MLBA	-47.189600	-71.194641	1219	1	0	2	1	0	2	0	0	0
El Decoro (33)	MLBA	-46.781289	-71.339858	1411	1	0	1	3	1	0	0	0	1
El Gaviotero (E26)	MLBA	-47.147796	-71.128435	1176	2	1	2	3	0	0	?	?	0
Honda	MLBA	-47.055611	-71.054287	1259	1	0	2	2	0	0	0	0	0
Jara (Milicos)	MLBA	-46.98997	-71.11772	1339	1	0	2	1	0	2	0	0	1
La Julli (BAX16)	MLBA	-47.13556	-71.23833	1225	1	2	2	1	0	0	0	0	0
La Paloma	MLBA	-46.8831	-70.806591	714	2	0	1	2	0	3	1	0	1
La Soñada (E3)	MLBA	-47.13833	-71.22167	1224	1	0	2	3	1	0	?	?	0
Lebrún (puesto viejo)	MLBA	-46.95056	-71.10667	1348	2	0	2	1	0	2	?	0	0
Matías Sanchez	MLBA	-47.164888	-71.241885	1219	1	0	2	1	0	3	0	0	1
Puesto 059	MLBA	-46.88	-71.08667	1371	2	1	1	2	1	0	0	0	1
Puesto 060	MLBA	-46.90417	-71.10389	1374	2	1	1	2	1	0	0	0	0
Sello	MLBA	-46.919700	-71.330800	1466	2	0	1	5	1	0	?	1	1
Tapera de	MLBA	-46.8375	-71.42306	1489	2	0	1	2	1	0	0	0	0

Ramos (BAX25)													
Tolderia Chica	MLBA	-46.95625	-71.20825	1485	2	1	1	2	0	0	?	0	1
Tolderia Grande	MLBA	-46.96717	-71.19657	1486	2	0	2	3	0	0	?	0	1
Vizcaína 2	MLBA	-47.17	-71.01861	1058	1	0	2	2	1	2	?	0	1
Vizcaína Vega	MLBA	-47.127934	-71.007418	876	2	0	2	3	0	3	?	0	0
M1	Moro	-49.04139	-72.00228	1199	2	2	2	2	0	0	0	0	1
M1 Real	Moro	-49.05511	-72.00614	1195	2	2	2	2	0	0	0	0	0
M14	Moro	-49.07861	-71.97417	1173	1	0	1	1	0	0	0	0	0
M15	Moro	-49.08556	-71.97194	1164	2	0	2	2	0	0	0	0	0
M18	Moro	-49.0975	-71.98028	1183	1	0	0	2	0	0	0	0	0
M3 (Mx6)	Moro	-49.0465	-71.99364	1198	2	0	2	2	0	0	0	0	0
M5 (Mx7)	Moro	-49.04972	-71.98331	1201	2	0	2	2	0	0	0	0	0
M6 (Mx3)	Moro	-49.05578	-71.98911	1176	1	1	1	2	0	0	0	0	0
M8 (M3x)	Moro	-49.06711	-71.99094	1187	2	2	2	1	0	0	0	0	0
Mx1	Moro	-49.07419	-71.98361	1198	2	0	1	1	0	0	0	0	0
Mx2	Moro	-49.06267	-71.99439	1195	2	0	1	1	0	0	0	0	0
Mx4	Moro	-49.051	-71.99864	1211	2	0	1	1	0	0	0	0	0
Mx5	Moro	-49.04533	-71.99569	1210	2	0	1	1	0	0	0	0	0
El Roble	PNP Moreno	47.961100	72.028360	898	2	2	2	3	0	0	0	0	1
C01	Siberia	-49.121526	-71.524713	994	1	0	2	2	0	2	0	0	1
C02 (Silenciosa)	Siberia	-49.124742	-71.513942	988	1	0	2	2	0	2	0	0	1
C03	Siberia	-49.125979	-71.507784	1102	2	0	2	2	0	0	0	0	1
C198	Siberia	-49.032370	-71.751169	1099	2	2	1	1	0	0	0	0	0
C199	Siberia	-49.025348	-71.733245	1100	1	0	2	3	0	0	0	0	1
C204	Siberia	-49.045100	-71.737300	1116	1	0	2	2	0	0	0	0	0
C205	Siberia	-49.041806	-71.672791	1096	1	0	1	1	0	0	0	0	1
C214	Siberia	-49.084000	-71.548700	953	1	0	2	3	0	0	0	0	0
C220	Siberia	-49.101200	-71.562300	992	1	0	2	3	0	0	0	0	0
C221	Siberia	-49.083599	-71.574841	1001	1	0	2	3	0	0	0	0	1
C222	Siberia	-49.0975	-71.58083	1008	1	1	2	1	0	0	0	0	1
C223	Siberia	-49.089900	-71.566000	971	1	0	2	3	0	1	0	0	1
C224	Siberia	-49.07917	-71.65878	1022	1	1	2	2	0	0	0	0	1
C227	Siberia	-49.079200	-71.683700	1106	1	2	1	1	0	0	?	0	0
C228	Siberia	-49.084800	-71.695100	1150	1	2	2	2	0	0	0	0	0
C231	Siberia	-49.08694	-71.73972	1112	1	0	1	1	0	1	0	0	0
C232	Siberia	-49.086100	-71.746100	1125	1	2	1	3	0	0	0	0	1
C233A	Siberia	-49.08083	-71.75556	1137	1	0	2	2	0	1	0	0	1
C234	Siberia	-49.110976	-71.768186	1164	1	0	2	2	0	0	0	0	1
C239	Siberia	-49.10222	-71.75528	1141	1	0	2	2	0	0	0	0	0
C240	Siberia	-49.110634	-71.768581	1164	2	0	2	1	0	0	0	0	0
CX4	Siberia	-49.06108	-71.72319	980	1	0	2	1	0	1	0	0	0
M32	Siberia	-49.10361	-71.75944	1152	1	2	1	2	0	0	0	0	0
BX18	Strobel	-48.63306	-71.2925	950	1	0	2	1	0	1	0	0	0

Chanchos	Strobel	-48.542933	-71.253960	929	1	2	2	4	0	0	0	1	0
Ocho	Strobel	-48.510265	-71.222770	896	1	1	1	2	0	1	0	1	1
Nueve	Strobel	-48.503585	-71.214332	891	1	1	1	2	0	1	0	1	1
Compuerta	Strobel	-48.500854	-71.212890	891	1	1	1	2	0	1	0	1	1
Doce (temp)	Strobel	-48.501304	-71.194719	886	1	1	1	2	0	1	0	1	1
Herradura	Strobel	-48.51444	-71.23083	900	1	1	2	3	0	0	0	1	1
Honda	Strobel	-48.678438	-71.128188	850	1	2	2	2	0	0	0	0	0
Islote	Strobel	-48.65	-71.41667	1086	2	0	2	5	0	0	0	1	1
Lago Strobel	Strobel	-48.435569	-71.203150	724	1	0	2	5	0	0	0	1	0
Las Coloradas	Strobel	-48.71236	-70.96739	157	2	0	1	3	0	4	0	0	1
M15	Strobel	-48.62556	-71.13639	885	1	0	1	1	0	2	0	0	0
M19a	Strobel	-48.60278	-71.26389	941	1	0	1	1	0	0	0	0	0
M21	Strobel	-48.58314	-71.32833	994	1	0	2	2	0	0	0	1	0
M22	Strobel	-48.59111	-71.28194	995	1	0	2	1	0	0	0	1	0
M23	Strobel	-48.60972	-71.24944	939	1	0	2	1	0	0	0	0	0
Plustr	Strobel	-48.77306	-70.99667	841	2	0	1	1	0	4	0	0	1
Puesto Camino	Strobel	-48.61111	-71.28056	930	1	0	2	2	0	0	0	1	0
Quiroga chico	Strobel	-48.48775	-71.56482	1055	1	0	2	5	0	0	?	0	0
Quiroga grande	Strobel	-48.41662	-71.53429	1047	1	0	2	5	0	0	1	1	0
Rodriguez 14	Strobel	-48.480541	-71.415015	1034	1	0	1	1	0	0	0	1	0
Rodriguez 15	Strobel	-48.490064	-71.413105	1022	1	1	2	3	0	0	0	1	0
Rodriguez 16	Strobel	-48.488014	-71.425345	1026	1	0	2	3	0	0	0	1	1
Rodriguez 18	Strobel	-48.497700	-71.428620	1043	1	1	2	2	0	0	0	1	1
Rodriguez 19	Strobel	-48.501063	-71.436783	1046	1	1	2	2	0	1	0	1	0
Rodriguez 2 (Rodri X1)	Strobel	-48.462913	-71.314027	940	1	0	2	2	0	1	2	1	0
Rodriguez 20	Strobel	48.504020	71.433070	1040	1	1	2	2	0	0	0	1	0
Rodriguez 3 (S) (SX07)	Strobel	-48.461021	-71.360651	976	1	1	2	2	0	0	0	1	0
Rodriguez 7	Strobel	-48.468368	-71.406433	1026	1	1	1	3	0	0	0	1	0
Rodriguez 9	Strobel	-48.47528	-71.38139	1000	1	0	2	2	0	1	0	0	1
S102	Strobel	-48.6175	-71.26306	936	1	2	2	3	0	0	0	?	0
S103	Strobel	-48.60833	-71.25889	924	1	2	2	3	0	0	0	?	0
S107	Strobel	-48.63333	-71.28333	937	1	0	2	3	0	0	0	?	1
S108	Strobel	-48.63692	-71.30199	945	1	1	2	4	0	1	0	?	1
S109	Strobel	-48.638620	-71.311580	970	1	1	2	2	0	0	0	0	0
S116	Strobel	-48.625764	-71.335362	989	1	0	2	2	0	1	0	0	1
S117	Strobel	-48.627067	-71.345303	994	1	1	2	3	0	0	0	?	1
S118	Strobel	-48.622224	-71.348703	1004	1	1	2	3	0	0	0	?	1
S119	Strobel	-48.620607	-71.340221	1001	1	0	2	1	0	0	0	0	0
S133	Strobel	-48.46694	-71.28778	936	1	0	2	2	0	0	0	1	0
S134	Strobel	-48.46694	-71.28778	932	1	0	2	2	0	0	0	1	0

S43	Strobel	-48.68	-71.1725	846	1	2	1	2	0	0	0	0	0
S44 (El Buda)	Strobel	-48.67917	-71.155	794	1	2	1	2	0	0	0	0	1
S64	Strobel	-48.62073	-71.14712	895	1	1	2	2	0	1	0	0	1
S65	Strobel	-48.62222	-71.1425	886	1	0	2	1	0	0	0	0	1
S66	Strobel	-48.668880	-71.162770	911	1	2	2	2	0	0	0	0	0
S69	Strobel	-48.62583	-71.16861	891	1	2	2	2	0	0	0	0	0
S81	Strobel	-48.615350	-71.213910	937	1	0	2	2	0	0	0	0	0
S85	Strobel	-48.575390	-71.141910	860	1	0	2	2	0	0	0	0	0
S86	Strobel	-48.57419	-71.13594	868	1	2	2	2	0	0	0	0	0
S87b	Strobel	-48.57556	-71.17806	896	1	2	2	2	0	0	0	0	0
S91	Strobel	-48.5825	-71.24306	920	1	2	1	2	0	0	0	0	0
S92 (Martinez 2)	Strobel	-48.57361	-71.21744	916	1	2	2	2	0	0	0	0	0
S94	Strobel	-48.58947	-71.23592	919	1	0	2	2	0	0	0	?	1
S96	Strobel	-48.5775	-71.23639	921	1	0	1	2	0	0	0	0	0
S97	Strobel	-48.578560	-71.246540	928	1	2	1	1	0	0	0	0	0
S99	Strobel	-48.57778	-71.25306	931	1	2	2	3	0	0	0	0	0
SX0	Strobel	-48.46167	-71.33694	954	1	0	2	1	0	1	0	?	0
Tonchi	Strobel	-48.62333	-70.7	428	2	1	2	2	0	0	0	0	1
Vilchez 1	Strobel	-48.571511	-71.390452	1004	1	0	2	3	0	0	0	1	0
Vilchez 2	Strobel	-48.557360	-71.441310	995	1	1	2	3	0	0	0	1	0
Vilchez 3	Strobel	-48.574330	-71.391950	1993	1	2	2	3	0	0	0	1	0
Vilchez 6 (Enc2)	Strobel	-48.550334	-71.317910	962	1	2	2	2	0	0	0	1	0
Vilchez 7 (Enc1)	Strobel	-48.546714	-71.305422	958	1	2	2	2	0	0	0	1	0
Ansiedad	Viedma	-49.239900	-71.849100	922	1	0	2	2	0	1	0	0	0
Ansiedad chica	Viedma	-49.54306	-71.84306	922	1	0	1	0	0	0	?	0	0
Encantada	Viedma	-49.542400	-71.866400	942	1	0	2	3	0	3	0	0	1
Fallido (Real - Ex Placido)	Viedma	-49.55167	-72.03389	986	2	2	1	2	0	0	0	0	0
Fallido Falsa 2	Viedma	-49.55583	-72.01333	961	2	2	1	2	0	0	0	0	0
Flamencos	Viedma	-49.561836	-71.958408	920	2	1	2	2	0	0	0	0	0
Herradura	Viedma	-49.551100	-71.843500	942	1	1	1	2	0	0	0	0	0
Las Toscas	Viedma	-49.554200	-71.869000	944	1	0	1	2	0	1	0	0	0
LT13	Viedma	-49.569232	-71.966883	946	2	1	1	1	0	0	0	0	0
LT14	Viedma	-49.550232	-71.959244	992	2	0	1	1	0	0	0	0	0
LT15	Viedma	-49.540400	-71.953000	1001	1	0	0	1	0	0	0	0	0
LT17	Viedma	-49.534964	-71.983333	861	2	0	1	1	0	0	0	0	0
LT29	Viedma	-49.536900	-71.833000	920	1	0	2	1	0	0	0	0	0
LT34	Viedma	-495501.000000	-71.804400	897	1	1	2	1	0	2	0	0	0
LT35	Viedma	-49.551000	-71.817000	908	1	0	1	1	0	0	0	0	0
Placido (real)	Viedma	-49.54694	-72.04056	995	1	0	1	2	0	0	0	0	0
Reparo	Viedma	-49.559067	-71.944851	987	1	1	1	1	0	0	0	0	0
Rodeo	Viedma	-49.550067	-71.942039	890	1	0	1	2	0	0	0	0	0

(VOX4)													
Blanquillo	Vizcachas	-50.43201	-71.83449	685	2	0	1	2	0	0	0	0	0
Escarchados	Vizcachas	-50.401922	-71.560927	739	2	2	1	1	0	0	0	0	1
Escondida	Vizcachas	-50.389004	-71.602253	768	2	2	1	1	0	0	0	0	0
Macajo	Vizcachas	-50.385900	-71.887400	637	2	2	2	1	0	0	0	0	0
Nevada	Vizcachas	-50.424500	-71.924700	722	2	2	2	2	0	0	0	0	0
Prenevada	Vizcachas	-50.396300	-71.923400	700	2	2	2	1	0	0	0	0	0
Prenevada (al lado)	Vizcachas	-50.411400	-71.923400	700	2	2	2	2	0	0	0	0	0

ANEXO 3.– LAGUNAS MONITOREADAS PARA EL ESTUDIO DE LA TRUCHA ARCOÍRIS (*ONCORHYNCHUS MYKISS*).

Aquí se presentan las 75 lagunas utilizadas para los análisis de los efectos de la Trucha Arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*) sobre la presencia de aves acuáticas, en la Meseta del Lago Strobel durante la temporada 2011–2012.

Se detallan las siguientes características:

- Nombre de la laguna.
- Tipo: considerando lagunas basálticas (1) y depresión (2).
- Turbidez: 0: cristalina; 1: turbia orgánica; 2: turbia inorgánica (ver Área de Estudio & Metodología General).
- Desecación (Desc.): 0: < 25% del nivel normal; 1: 25-75% del nivel normal; 2: 75-100% del nivel normal. Se considera 'nivel normal' las marcas de agua en las costas de las lagunas. Es una medida subjetiva, también dada por la experiencia del observador.
- Tamaño (Tam): 1: 1–4 ha; 2: 5–19 ha; 3: 20–99 ha; 4: 100–499 ha; 5: > 500 ha.
- Ceniza (Cen): acumulación de ceniza volcánica: 0: no observable; 1: acumulaciñon visible.
- Vinagrilla (Vina): es una medida en relación a la cobertura de vinagrilla (*Myriophyllum quitense*) florecida en el mes de enero. Se dan el valor más regular durante las campañas para cada laguna. 0: < 10 %; 1: ~ 25%; 2: ~ 50%; 3: ~ 75%; 4: > 85%.
- Trucha: 0: ausencia confirmada; 1: presencia confirmada; NA: sin datos para confirmar/descartar la presencia.
- Especies de aves: números totales detectados (Utilizando el código 'meyeni' de tres letras descripto en Área de Estudio & Metodologías Generales).
- Total: número total de individuos presentes en la laguna.

Laguna	tipo	Turb	Desec	Tam	Cen	Vina	Trucha	Podgal	Podocc	Rolrol	Cygmel	Coscos	Tacpat	Lopspe
Alvare X08	1	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	2	2
Alvarez 101	2	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
Alvarez 103	1	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Alvarez X01	1	2	1	2	0	0	NA	0	0	0	0	0	2	0
Alvarez X06	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Alvarez X07	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Doce (temp)	1	1	1	2	0	2	1	4	0	0	39	0	4	2
Herradura	1	1	1	3	0	1	1	0	0	0	3	0	1	4
Nueve	1	0	1	2	0	1	1	17	19	0	54	0	11	2
Ocho	1	1	1	2	0	1	1	0	0	0	11	0	2	4
Ocho B	1	1	1	1	0	1	NA	0	0	0	0	0	2	0
Patos	1	0	1	1	0	1	NA	0	0	0	0	0	1	3
Rodriguez X05	1	0	1	1	0	0	NA	0	0	0	0	0	0	0
Rodriguez x14	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rodriguez X15	2	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rodriguez 9	1	0	1	2	0	1	0	26	6	0	13	0	2	7
S115	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S133	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S134	1	1	1	2	0	0	NA	0	0	0	0	0	2	0
S138	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
S87	1	2	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SX0?	1	1	1	1	0	1	NA	0	0	0	0	0	0	0
Vilchez 5	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Alvarez 10	1	2	2	2	0	0	?	0	0	0	0	0	8	2
Alvarez 7	1	1	2	3	0	0	NA	0	0	0	0	0	8	2
Alvarez X03	1	0	2	3	0	0	NA	0	0	0	0	0	6	0
Alvarez X04	1	2	2	1	0	0	NA	0	0	0	0	0	0	0
Alvarez X05	1	1	2	2	0	0	NA	0	0	0	0	0	8	0
Coloradas 1	1	0	2	3	0	2	0	35	0	0	125	20	0	6
Coloradas 2	1	0	2	3	0	2	0	19	8	2	1200	17	8	0
Honda	1	2	2	3	0	0	0	0	0	0	0	2	1	3
M14	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
M15	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	2	0	2	0
M22	1	0	2	1	0	0	NA	0	0	0	0	2	0	9
Nidos (S103)	1	2	2	3	0	0	NA	0	0	0	0	0	0	0
Plustr	2	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	5	2	6
Potrero (M8)	1	1	2	3	0	0	1	0	0	0	0	0	4	0
Puesto Camino	1	0	2	2	0	0	1	0	0	0	1	2	2	18
Rodriguez 16	1	1	2	3	0	0	1	0	0	0	0	0	2	2
Rodriguez 18	1	2	2	2	0	1	NA	0	0	0	0	0	1	0
Rodriguez 19	1	0	2	2	0	1	NA	0	0	0	0	0	3	6
Rodriguez 2	1	0	2	2	0	1	1	0	0	0	0	0	4	0
Rodriguez 20	1	1	2	2	0	1	NA	0	0	0	0	0	0	0
Rodriguez 3	1	1	2	2	0	0	1	0	0	0	0	0	2	2
Rodriguez 8	1	2	2	2	0	0	1	0	0	0	0	0	2	2
Rodriguez x02	1	1	2	2	0	0	1	0	0	0	0	0	5	0
Rodriguez X06	1	2	2	2	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
Rodriguez X07	1	0	2	1	0	0	1	0	0	0	0	0	4	0
Rodriguez X08	1	2	2	2	0	0	NA	0	0	0	0	0	36	0
Rodriguez X09	1	2	2	2	0	0	NA	0	0	0	0	0	2	0

Rodriguez X10	1	2	2	3	0	0	NA	0	0	0	0	0	0	0
Rodriguez X11	1	0	2	2	0	0	NA	0	0	0	0	0	2	0
Rodriguez X12	1	0	2	3	0	0	NA	0	0	0	0	0	2	0
S102	1	2	2	3	0	0	NA	0	0	0	0	0	0	0
S107	1	1	2	3	0	0	0	16	78	0	117	15	23	10
S108	1	1	2	3	0	1	NA	4	0	0	0	0	0	0
S116	1	1	2	2	0	2	0	0	0	0	30	9	1	8
S117	1	1	2	2	0	1	NA	5	9	0	0	0	9	3
S118	1	1	2	2	0	0	NA	0	0	0	0	0	0	0
S122	1	1	2	2	0	1	NA	2	10	0	53	0	4	7
S130	1	2	2	2	0	0	0	1	0	0	0	0	6	3
S131	1	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S64	1	1	2	2	0	0	0	0	0	1	7	2	5	9
S65	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	1	2	6
S87b	1	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
S88	1	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15
S94	1	0	2	3	0	1	NA	2	0	0	17	0	8	10
SX0	1	0	2	1	0	1	NA	0	0	0	0	0	0	0
SX17	1	1	2	1	0	0	NA	0	0	0	0	0	0	7
Tonchi	2	1	2	2	0	0	0	0	71	0	212	15	7	26
Vilchez 1	1	0	2	3	0	0	NA	0	0	0	0	0	3	0
Vilchez 3	1	2	2	3	0	0	1	0	0	0	0	0	16	0
Vilchez 6	1	1	2	3	0	0	1	0	4	0	6	0	26	7
Vilchez 4	1	0	2	2	0	0	NA	0	0	0	0	0	8	7
Vilchez 7	1	1	2	2	0	0	1	0	0	0	40	0	43	2

Continuación tabla Anexo 3:

Laguna	Anapla	Anasib	Anafla	Anaspi	Anacya	Oxyvit	Oxyfer	Netpep	Phabra	Fularm	Fulleu	Total
Alvarez X08	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Alvarez 101	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Alvarez 103	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Alvarez X01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Alvarez X06	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Alvarez X07	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Doce (temp)	4	0	0	18	0	0	0	0	0	2	0	24
Herradura	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
Nueve	41	60	0	60	1	0	0	0	0	20	2	184
Ocho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ocho B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Patos	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rodriguez X05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rodriguez x14	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Rodriguez X15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rodriguez 9	10	72	0	22	0	0	0	0	0	0	0	104
S115	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
S133	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S134	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3

S138	37	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	37
S87	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SX0?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Vilchez 5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Alvarez 10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Alvarez 7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Alvarez X03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Alvarez X04	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Alvarez X05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Coloradas 1	5	350	0	90	0	0	0	0	0	0	0	445
Coloradas 2	10	1200	0	30	0	0	40	0	0	440	0	1720
Honda	132	0	4	3	0	0	0	0	0	0	0	139
M14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
M15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
M22	0	6	0	20	0	0	0	0	0	0	0	26
Nidos (S103)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Plustr	20	2	0	40	0	0	0	0	0	0	0	62
Potrero (M8)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Puesto Camino	4	65	0	79	0	0	0	0	0	0	0	148
Rodriguez 16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rodriguez 18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rodriguez 19	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	7
Rodriguez 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rodriguez 20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rodriguez 3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rodriguez 8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rodriguez x02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rodriguez X06	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rodriguez X07	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rodriguez X08	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rodriguez X09	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rodriguez X10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rodriguez X11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rodriguez X12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S102	80	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	82
S107	424	86	0	37	0	0	0	0	0	8	10	565
S108	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S116	263	116	17	34	0	0	0	0	0	1	0	431
S117	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	4
S118	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S122	11	11	0	21	0	0	0	0	0	0	0	43
S130	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S131	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
S64	32	52	2	54	0	0	0	0	0	11	0	151
S65	4	44	0	34	0	0	0	0	0	0	1	83

S87b	108	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	108
S88	4	60	0	190	0	0	0	0	0	0	0	254
S94	213	57	6	92	0	0	0	0	0	0	0	368
SX0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SX17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tonchi	193	108	7	25	0	0	34	0	0	153	0	520
Vilchez 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Vilchez 3	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	5
Vilchez 6	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	7
Vilchez 4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Vilchez 7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

ANEXO 4.– PROTOCOLO BÁSICO DE RE-CRÍA EX-SITU DE MACÁ TOBIANO (*PODICEPS GALLARDOI*).

A continuación se detalla el protocolo de trabajo corregido en base a las experiencias de 2013–2014 y 2014–2015 (realizadas en colaboración con la Fundación Temaiken), a ser aplicado en la temporada 2015–2016.

Para el programa de recría es necesario contar con el siguiente equipo: dos incubadoras digitales, una unidad de terapia intermedia, un *bin* de recría con lámpara infrarroja y luz UVB, una balanza de precisión, elementos de medición termómetros, higrómetros, calibre, ovóscopo, refrigerador para mantenimientos de dietas, suplementos alimenticios, elementos de bioseguridad. Deben utilizarse las metodologías que han sido probadas con otras especies del orden Podicipediformes, para realizar la incubación artificial y la crianza de los pichones a mano (McVean 1988). Los huevos deben ser alojados en incubadoras a 37,5–37,8ºC, humedad de 60–70 % y frecuencia de volteo cada 60 min. Entre 24 y 36 hs antes de su nacimiento (detectado mediante ovoscopía), se interrumpe el volteo automático, alojando cada huevo en un nido artificial (recipiente plástico con sustrato de papel toalla). Luego del nacimiento permanecerán en la incubadora por un transcurso de seis horas. Teniendo esto en cuenta, el protocolo de alimentación (Tabla) que se practicará consiste en la asistencia luego de 6–12 hs de ayuno y debe adecuarse al comportamiento natural de la especie (ver Capítulo 1). El desarrollo del crecimiento debe ser controlado con curvas de ganancia de peso evaluando diariamente el adecuado desarrollo de los ejemplares.

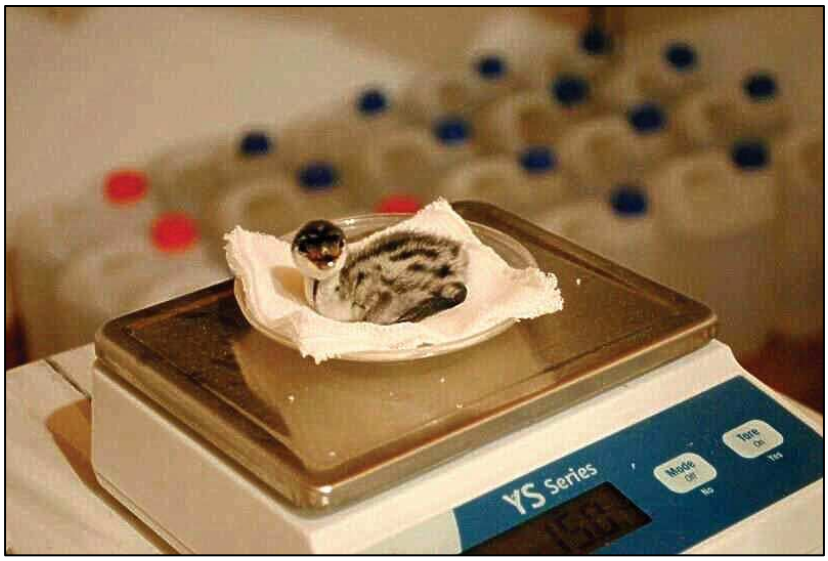

FIGURA. Individuo nacido durante el programa de recría de Macá Tobiano desarrollado en la temporada 2013–2014 (Foto: Proyecto Macá Tobiano).

TABLA. Protocolo de alimentación probable para pichones de macá tobiano durante la experiencia de re-cría. Días: edad de los pichones; Frec.hs: frecuencia de alimentación; Alimento: combinación de alimentos entregados.

Días	Frec. hs	Alimento
01–06	1	Anfípodos + ab lundi micro
07–15	2	Anfípodos + ab lundi + plumón
16–30	3	Anfípodos + ab lundi + plumón
31–60	3–4	Anfípodos + ab lundi + plumón + peces (estimular emancipación)