



BANDADAS OTOÑO–INVERNALES EN AGROECOSISTEMAS DEL SUDESTE DE LA REGIÓN PAMPEANA, ARGENTINA

Matías G. Pretelli · Alejandro V. Baladrón · Daniel A. Cardoni · Juan P. Isacch

Grupo Vertebrados, Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC), Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Funes 3250, B7602AYJ Mar del Plata, Argentina.

E-mail: Matías G. Pretelli · matiaspretelli@gmail.com

Resumen. La conformación de bandadas de aves es un fenómeno ampliamente distribuido en diferentes hábitats alrededor del mundo. Sin embargo, la caracterización de bandadas en cuanto a composición y ocurrencia ha sido poco estudiada en agroecosistemas templados. El objetivo de este estudio fue describir la formación de bandadas en la Región Pampeana de Argentina, donde los pastizales originales han sido transformados mayormente en agroecosistemas, identificando qué especies se agrupan en bandadas, número y tamaño de bandadas, y sobre qué usos de la tierra en particular se congregan. Durante otoño e invierno de 2016 se realizaron relevamientos de bandadas sobre diferentes ambientes, incluyendo distintos usos de la tierra (cultivos y pasturas), bordes de caminos y pastizales naturales. Se censaron 8165 individuos agrupados en 180 bandadas, de las cuales 96% fueron monoespecíficas y el 4% restante mixtas. Veintisiete especies conformaron bandadas monoespecíficas, y sólo 4 especies bandadas mixtas. Los tamaños de las bandadas variaron entre 3 y ca. 800 individuos. La mayor riqueza específica y número de bandadas ocurrieron en campos de pastoreo, cultivos de maíz, y en rastrojos de maíz y girasol. La mayor abundancia de aves se concentró en el cultivo y rastrojo de maíz, cultivo de sorgo y campos de pastoreo, los cuales contuvieron el 65% del total de individuos. Detectamos bandadas de especies granívoras, insectívoras y omnívoras, las cuales se asociaron con determinados ambientes y usos de la tierra en función de su principal tipo de dieta. La heterogeneidad del paisaje en el área de estudio estaría ofreciendo una variedad de recursos de forrajeo para especies con distintos requerimientos tróficos y que se agrupan durante un período del año en el cual el alimento naturalmente disminuye. Los resultados de este trabajo evidencian la necesidad de fomentar la diversificación de usos de la tierra para sostener la mayor biodiversidad posible en los agroecosistemas pampeanos.

Abstract · Autumn–winter bird flocks in agroecosystems of the southeastern Pampas region, Argentina

Bird-flocking is a widespread behavior in different habitats around the world. However, the characterization of flocks in terms of composition and occurrence has been little studied in temperate agroecosystems. The objective of this study was to describe flocking behaviour in the Pampas region of Argentina, where native grasslands have been replaced by agroecosystems, by identifying which species form flocks, the number and size of flocks, and the land-uses in which birds aggregate. During autumn and winter 2016, we conducted a series of surveys in which we recorded the occurrence of flocks in different habitats, including different types of land uses (croplands and pastures), road margins, and native grasslands. We registered a total of 8165 individuals grouped in 180 flocks, of which 96% were monospecific and the remaining 4% were mixed-species flocks. Twenty-seven species formed monospecific flocks, whereas only four species were involved in mixed-species flocks. Flock sizes ranged from 3 to c. 800 individuals. The highest values of richness and number of flocks were registered in grazing fields, standing maize crops, and maize and sunflower stubbles. Abundance of birds was highest in standing maize crops and maize stubbles, standing sorghum, and grazing fields, which encompassed 65% of total individuals. In addition, we detected flocks of granivorous, insectivorous, and omnivorous species, which associated with certain habitats and land-uses according their main type of food. The landscape heterogeneity in the study area would offer a variety of food resources for species with different trophic requirements, which tend to aggregate during the season when food naturally decreases. Our results evidence the necessity to promote a diversification of the land-use system in order to sustain the highest possible bird diversity in agroecosystems of the Pampas region.

View metadata for citation and similar papers at CORE.ac.uk

provided by COINTEL Digital
powered by IONIX
COBE

INTRODUCCIÓN

Uno de los comportamientos más conspicuos que presentan las aves es el agrupamiento de individuos para conformar una bandada. Este fenómeno se encuentra ampliamente distribuido en diferentes hábitats alrededor del mundo (Bell 1980, Powell 1985, Tellería et al. 2001, Tubelis 2007, Péron & Crochet 2009, Goodale et al. 2015, Zarco & Cueto 2017). La formación de bandadas se relaciona principalmente con dos beneficios que obtienen sus miembros: el incremento en la eficiencia del forrajeo (Krebs 1973, Waite & Grubb 1988) y la reducción del riesgo de depredación (Morse 1977, Thiollay 1999, Sridhar et al. 2009). Esto es debido a que las aves aumentan su eficiencia de búsqueda y captura de alimento por la adquisición de información

Receipt 11 June 2018 · First decision · 30 July 2018 · Acceptance 11 October 2018 · Online publication 18 October 2018

Communicated by Kaspar Delhey © Neotropical Ornithological Society

(Krebs et al. 1972, With & Morrison 1990), sumado a que la presencia de individuos centinelas dentro de la bandada y el efecto de dilución, disminuyen la posibilidad de ser depredado (Thiollay & Jullien 1998, Thiollay 1999, Sridhar et al. 2009). Sin embargo, la formación de bandadas puede traer aparejado costos debido al aumento de la competencia y las interacciones agonísticas entre individuos de diferentes especies (Buskirk 1976, Hutto 1994, Jullien & Thiollay 1998) e incluso de la misma especie (Liker & Barta 2001).

En zonas templadas y subtropicales el tamaño de las bandadas muestra una variación estacional. Durante la época reproductiva los miembros de las bandadas se dispersan para reproducir, mientras que durante la época no reproductiva y de escasez de alimento, se conforman los grupos más numerosos y de mayor cohesión (Morse 1970, Thiollay 1988, Greenberg 2000). Además, en períodos climáticos adversos (e.g., bajas temperaturas) cuando la demanda energética de los individuos aumenta, las especies muestran mayor propensión a agruparse en bandadas y aumenta la proporción de individuos que se unen a ellas (Mangini & Areta 2018).

La antropización del paisaje asociada al incremento en la intensidad de uso del suelo y a la fragmentación de distintos hábitats naturales, como consecuencia de diversas actividades (e.g., agricultura, pastoreo por ganado, deforestación, urbanización), puede afectar la conformación y funcionamiento de las bandadas (Goodale et al. 2015). Por ejemplo, en el caso de bandadas mixtas disminuye la abundancia de individuos y la riqueza de especies que las conforman, y se ven afectadas las interrelaciones entre los miembros (Van Houtan et al. 2006, Mokross et al. 2014). Además, la pérdida de miembros núcleo o líderes de bandada puede afectar el fitness de las especies acompañantes (Goodale et al. 2015). Sin embargo, la provisión de un recurso limitante por un uso particular del suelo puede promover el agrupamiento, como ocurre con las aves granívoras de pastizal durante la época invernal frente a la presencia de un determinado cultivo o su rastrojo (Grzybowski 1983, Wilson et al. 1996, Robinson & Sutherland 1999, Moorcroft et al. 2002, Hancock & Wilson 2003, Gillings et al. 2005). En general, los cultivos de cereales tienden a atraer bandadas numerosas pero conformadas por pocas especies (Rubenstein et al. 1977, Evan & Smith 1994, Moorcroft et al. 2002), en comparación con las bandadas de ambientes boscosos que son menos numerosas pero de mayor riqueza específica (Powell 1985, Greenberg 2000).

La transformación de pastizales naturales en agroecosistemas ha modificado la composición de los ensambles de aves, particularmente debido a un empobrecimiento de especies que dependen fuertemente del pastizal (Donald et al. 2006, Askins et al. 2007, Azpiroz et al. 2012), y al aumento de especies de hábitos generalistas que han logrado sacar ventaja de estas nuevas condiciones ambientales (Buckingham et al. 1999, Chamberlain et al. 2000, La Sorte 2006). Las aves granívoras, en general de hábitos más generalistas, se han beneficiado de las prácticas agrícolas sacando provecho de determinados cultivos, particularmente en época invernal cuando la abundancia de alimento disminuye (Wilson et al. 1996, Moorcroft et al. 2002, Hancock & Wilson 2003).

La Región Pampeana de Argentina ha sufrido una profunda transformación de su paisaje y los extensos pastizales originales han sido convertidos mayormente en agroecosistemas (Baldi et al. 2006, Baldi & Paruelo 2008), quedando los

pastizales originales mayormente relegados a zonas con suelos no aptos para prácticas agrícolas (Bilenca & Miñarro 2004). En los últimos años, se ha avanzado en estudios referidos a los efectos de los diferentes usos de la tierra sobre los ensambles de aves (Codesido et al. 2008, 2013), donde se identificaron qué especies se han beneficiado en abundancia y ampliado sus rangos de distribución, y cuáles han sido afectadas negativamente (Fillooy & Bellocq 2007; Codesido et al. 2012, 2015). En particular, los trabajos durante el período otoño–invierno son más escasos y enfocados sobre la riqueza y abundancia de determinados grupos. Por ejemplo, Codesido et al. (2008) evaluaron el efecto del tipo de uso de la tierra sobre la riqueza específica y abundancia por gremios. Específicamente, Zufiaurre et al. (2016) compararon dichos parámetros entre lotes agrícolas en estado de rastrojo y lotes ganaderos, y posteriormente Zufiaurre et al. (2017) analizaron el rol de la identidad del rastrojo y la biomasa de semillas derramadas sobre la riqueza y abundancia de aves granívoras. Sin embargo, en ninguno de estos trabajos se describe ni caracteriza la conformación de bandadas. Sclater & Hudson (1888) y luego Hudson (1920) mencionan la conducta de algunas especies de conformar bandadas especialmente durante la época invernal en la Región Pampeana, aunque no las caracterizaron numéricamente en detalle ni establecieron su asociación a los diferentes usos de la tierra. La conformación de bandadas ha sido mencionada para la Región Pampeana, aunque habitualmente de manera anecdótica. En este sentido, el objetivo de este estudio fue describir la formación de bandadas en agroecosistemas de la Región Pampeana durante el período de otoño–invierno, identificando: i) qué especies se agrupan en bandadas, ii) número y tamaño de las bandadas, y iii) sobre qué usos de la tierra en particular se congregan.

MÉTODOS

Área de estudio. El estudio se realizó en el partido de Mar Chiquita localizado en el sudeste de la provincia de Buenos Aires y de la Región Pampeana, Argentina (Cabrera 1976). El clima en el área se caracteriza por tener una temperatura media anual de 14°C, con valores de media máxima en enero de 20,3°C y una media mínima en julio de 8,1°C. La precipitación media anual es de 923 mm, con valores medios máximos mensuales en verano (104 mm) y mínimos en invierno (57 mm) (Reta et al. 2001). Dentro del partido se seleccionó un área de muestreo conformada por un polígono limitado por cuatro puntos (37°41'S–57°22'W; 37°53'S–57°36'W; 37°27'S–57°43'W; 37°22'S–57°28'W) y cuya superficie cubre un área de 1064 km² (Figura 1). El paisaje que caracteriza el área está dominado por una matriz de agroecosistemas cuya actividad principal es la ganadería, sin embargo, durante los últimos años ha habido un avance progresivo de la frontera agrícola y en consecuencia de cultivos como el maíz (*Zea mays*, Poaceae), soja (*Glycine max*, Poaceae), trigo (*Triticum aestivum*, Poaceae), y sorgo (*Sorghum* sp., Poaceae) y girasol (*Helianthus annuus*, Asteraceae), en detrimento del área dominada por pastizales nativos y campos ganaderos (Zelaya et al. 2016). Cuantitativamente los agroecosistemas representan el 82,3% del área de estudio, de los cuales el 58,6% corresponden a campos de pastoreo y el 23,7% a campos agrícolas (i.e., cultivos y rastrojos), mientras que los pastizales naturales cubren el 10,4% del área (Baladrón et al. 2016).

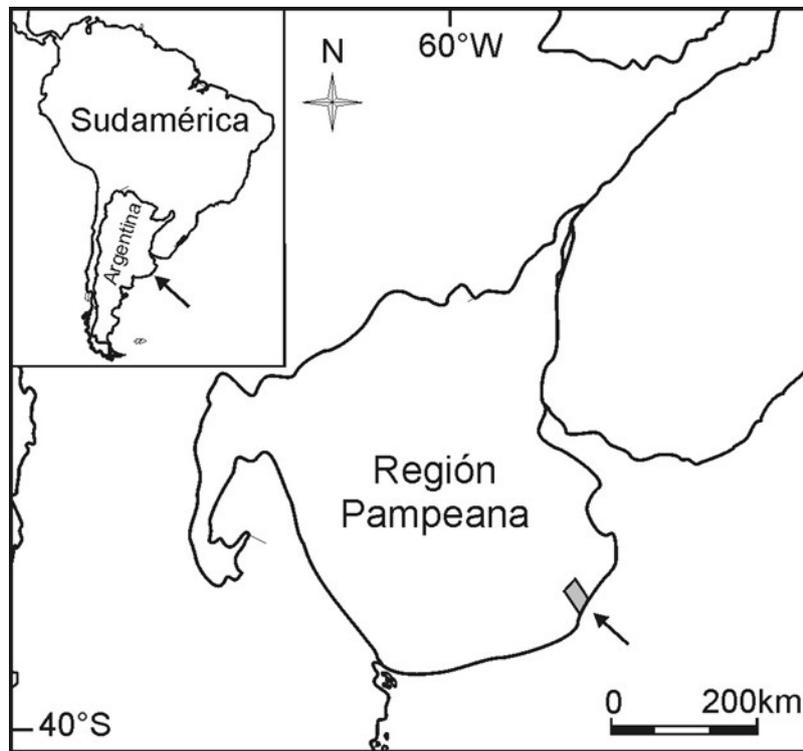


Figura 1. Región Pampeana argentina, con el área de estudio indicada por un polígono de color gris.

Sobre los bordes adyacentes a caminos rurales no pavimentados (en adelante, “bordes de caminos”) se desarrollan mayormente pasturas de festuca (*Festuca arundinacea*, Poaceae), interrumpidos por parches de carda (*Dipsacus fullosum*, Caprifoliaceae) y pastizales altos de cortadera (*Cortaderia selloana*, Poaceae). Por otro lado, existen grandes extensiones de pastizales nativos conformados principalmente por cortadera y *Spartina densiflora* (Poaceae) dentro de la Reserva de Biosfera Parque Atlántico Mar Chiquito (Isacch et al. 2006). La heterogeneidad del paisaje se completa con la presencia de montes nativos de *Celtis ehrenbergiana* (Cannabaceae) e implantados de *Eucalyptus* spp. (Myrtaceae) y *Pinus* spp. (Pinaceae), y lagunas pampeanas (Isacch et al. 2016). En función del grado de representatividad del paisaje original asociamos los usos de la tierra con distinto grado de transformación del hábitat. De este modo, los campos de cultivos, en estado de rastrojo y campos arados, fueron considerados ambientes “altamente modificados”, los campos de pastoreo o enmalezados fueron considerados como “modificados”, y los bordes de caminos con cortadera y los pastizales naturales continuos dentro de la reserva como “relictuales”.

Durante el período de muestreo los cultivos de maíz, soja, sorgo y girasol se encontraban en el final de su ciclo vegetativo, y próximos a ser cosechados. Debido a ello se encontraron una combinación de campos con cultivos en pie y campos con rastrojos coincidentes con cosechas realizadas previas o durante el muestreo. No se hallaron campos de girasol en pie debido a que los mismos habían sido cosechados con antelación a la fecha de muestreo (mediados de abril) (MP observ. pers.). Los campos de pastoreo son campos con pasto corto o bajo porte, en tanto los campos enmalezados fueron campos en reposo dominados por pastos de mayor porte, debido a la ausencia de pastoreo, y vegetación espontánea (e.g., carda *Tagetes minuta*, Aste-

raceae). Los campos arados están representados por suelos sin cobertura vegetal y la mayor parte del mismo es suelo desnudo.

Muestreo de aves. Para cubrir toda el área de estudio se realizaron dos muestreos mensuales durante cuatro meses, comenzando el 7 de mayo y finalizando el 12 de agosto de 2016. Los muestreos fueron realizados en horas de la mañana (comenzando una hora luego del amanecer) por observadores que recorrieron en vehículo y a velocidad constante (10 km/h) caminos rurales no pavimentados, y evitando condiciones climáticas adversas como vientos fuertes (> 20 km/h), días lluviosos o neblinas que impidieran la correcta identificación de las especies (Conner & Dickson 1980). El esfuerzo de muestreo para cada tipo de hábitat fue proporcional a su representatividad en el área de estudio (Baladrón et al. 2016). Una vez detectada la bandada en el campo o borde de camino se detuvo la marcha y se permaneció en el sitio durante 10 min y, a ojo desnudo o con la ayuda de binoculares (10 x 50), se identificaron las especies y se contabilizó el número de individuos (Bibby et al. 2000). Dado que desde el vehículo la detección de bandadas dentro de potreros con ciertos usos de la tierra puede pasar inadvertida (e.g., cultivos, campos enmalezados), se procuró parar en dichos sitios a lo largo del recorrido, y de esta manera evitar falsas ausencias. Los ambientes representativos de la región fueron todos cubiertos por los muestreos previos, menos los pastizales que se encuentran mayormente dentro de la Reserva Mar Chiquita (Isacch et al. 2016). En consecuencia, para el muestreo de los pastizales se recorrieron siete áreas separadas por 500 m entre sí en la reserva, específicamente donde los pastizales nativos de *C. selloana* se extienden en forma continua, de modo de tener una muestra proporcionalmente representativa comparada con los demás ambientes de la región.

Tabla 1. Especies que se agrupan en bandadas para diferentes usos de tierra en el sudeste de la Región Pampeana de Argentina durante el período otoño–invierno de 2016. En la Tabla 1.A se muestran las especies registradas en diferentes tipos de cultivos y rastrojos. En la Tabla 1.B se muestran las especies registradas en pastizal, y diferentes tipos de campos y bordes de caminos. Para cada especie el valor numérico representa el número de individuos registrado en cada bandada (separado con “;” cuando se registró más de una bandada por uso de la tierra). Las iniciales representan su principal tipo de dieta: granívoros (G), insectívoros (I), omnívoros (O), herbívoro (H) y carnívoro–insectívoro (C–I). Los números entre paréntesis debajo de cada uso de la tierra representan los sitios relevados en los cuales se halló al menos una bandada. Las especies que conforman bandadas mixtas son: *Agelaioides badius* (abad), *Molothrus rufoaxillaris* (mruf), *Pseudoleistes virescens* (pvir) y *Molothrus bonariensis* (mbon).

Tabla 1.A Especie	Cultivo			Rastrojo			
	Maíz (16)	Sorgo (3)	Soja (1)	Maíz (9)	Sorgo (1)	Soja (1)	Girasol (6)
Bandadas monoespecíficas							
<i>Agelaioides badius</i> (O)	20			25			
<i>Agelasticus thilius</i> (I)	20						
<i>Columba livia</i> (G)				600			5; 50
<i>Guira guira</i> (O)				9			
<i>Milvago chimango</i> (C–I)	6						
<i>Molothrus bonariensis</i> (O)	95						5
<i>Myiopsitta monachus</i> (G)		35		18			
<i>Passer domesticus</i> (O)	7; 20; 20; 20; 35; 74			70			35
<i>Patagioenas maculosa</i> (G)							3
<i>Patagioenas picazuro</i> (G)				3			
<i>Pseudoleistes virescens</i> (I)				7			17; 52
<i>Sicalis flaveola</i> (G)	5; 5; 6; 15			3			
<i>Sicalis luteola</i> (G)	20; 20; 30; 50; 60; 600	400; 800		35; 48; 160		400	12; 70; 70; 100
<i>Spinus magellanicus</i> (G)	3; 15; 50; 70			40			10
<i>Sturnella superciliaris</i> (I)		12					
<i>Sturnus vulgaris</i> (I)							30; 30
<i>Zenaida auriculata</i> (G)	20			30; 100; 130; 500			25
<i>Zonotrichia capensis</i> (G)	3; 5; 12; 50			4; 5; 17	5		5; 50
Bandadas mixtas							
pvir + mbon			7 + 9	8 + 6			65 + 2; 92 + 28
Riqueza	10	3	2	13	1	1	10
Bandadas totales	29	4	1	20	1	1	19
Individuos totales	1356	1247	16	1818	5	400	756

Se establecieron *a priori* una serie de requisitos para considerar un grupo de aves como una bandada. En principio, la misma debía estar conformada por al menos tres individuos. Además, se tuvieron en cuenta ciertos atributos como la cohesión entre los individuos o especies en una determinada área de forrajeo durante un tiempo determinado, el desplazamiento de los individuos en la misma dirección, y por último atributos naturales intrínsecos de las aves como los llamados de alarma y/o comportamiento centinela de algunos miembros de la bandada (Morse 1970, Powell 1985, Jullien & Thiollay 1998, Goodale & Kotagama 2005).

Es común que diversos grupos de especies se congreguen simultáneamente para forrajear sobre el mismo recurso trófico, formando agregaciones multiespecíficas de alimentación pero que distan de ser una bandada mixta (Morse 1970, Powell 1985). El criterio para determinar si una agregación

multiespecífica fue o no una bandada mixta, se estableció al momento de desplazarse, si esta permanecía unida fue considerada una bandada mixta y si se dividía en grupos de especies individuales se consignaron como bandadas monoespecíficas.

Análisis de los datos. Los datos numéricos correspondientes a la riqueza de especies, abundancia de individuos y de bandadas, fueron volcados en tablas en función de los distintos usos de la tierra. Por otro lado, se realizó un ordenamiento de los datos mediante un Análisis de Correspondencia (Jongman et al. 1995) con el cual se ordenan las variables con el fin de reducir la dimensionalidad del sistema. Los datos utilizados correspondieron al número de individuos de cada especie ponderado por el número de bandadas en cada tipo de hábitat. Cabe aclarar que la caracterización en tipos

Tabla 1. Continuación.

Tabla 1.B Especie	Pastizal (7)	Campo			Borde de camino		
		Pastoreo (48)	Enmalezado (9)	Arado (3)	Carda (10)	Festuca (10)	Cortadera (7)
Bandadas monoespecíficas							
<i>Agelaioides badius</i> (O)	6		24				
<i>Agelasticus thilius</i> (I)	6	16					
<i>Chroicocephalus maculipennis</i> (O)				75			
<i>Donacospiza albifrons</i> (O)	6						
<i>Embernagra platensis</i> (O)							12
<i>Guira guira</i> (O)		4; 6; 8; 9; 11; 11; 11; 12; 15; 20; 27				5; 11; 14; 17	14
<i>Lessonia rufa</i> (I)		6; 9					
<i>Milvago chimango</i> (C-I)				7			
<i>Passer domesticus</i> (O)		6	20			20	
<i>Patagioenas picazuro</i> (G)		11; 12					
<i>Plegadis chihi</i> (I)		130					
<i>Pseudoleistes virescens</i> (I)	3; 7; 17; 25	3; 4; 4; 4; 5; 8; 10; 12; 18; 19; 21; 26; 50		5			50
<i>Rhea americana</i> (H)		9					
<i>Sicalis flaveola</i> (G)		40					
<i>Sicalis luteola</i> (G)		5; 50; 240	24; 80; 150				10; 25; 80
<i>Spinus magellanicus</i> (G)	6; 25	4	10		4; 4; 6; 7; 10; 24; 43; 50; 70; 80		
<i>Sturnella loyca</i> (I)	3	16					
<i>Sturnella superciliaris</i> (I)		10	11; 47				80
<i>Sturnus vulgaris</i> (I)				250			
<i>Syrigma sibilatrix</i> (O)		11					
<i>Zonotrichia capensis</i> (G)		3; 4; 4; 5; 5; 6; 7; 7; 10; 11	4; 18		6	4; 18; 28; 32	10
Bandadas mixtas							
abad + mruf			20 + 6	10 + 5			
pvir + mbon		6 + 2					
Riqueza	6	16	7	6	2	3	6
Bandadas totales	10	51	11	5	11	9	8
Individuos totales	104	963	414	352	304	149	281

de hábitat se realizó *a posteriori* de los muestreos, ya que los datos corresponden a los hábitats donde hubo presencia de bandadas. Para el ordenamiento se trazan nuevos ejes que capturan la mayor cantidad de variabilidad (inercia) de los datos. Las variables (i.e., especies) pasan a expresarse como una combinación lineal en los nuevos ejes, según el uso que cada especie hace de los diferentes usos de la tierra. Así, las especies se ubican en el gráfico según la similitud en el uso del hábitat, es decir, las especies que usen los hábitats de manera similar se encontrarán agrupadas. En tanto que su proximidad a los puntos que indican la posición de los hábitats, proporciona una idea de la asociación con cada uno de éstos (Mangeaud 2004). En principio este procedimiento se realizó considerando en forma general cinco grandes unidades de hábitat (i.e., borde de camino, campo, cultivo, pastizal natural, rastrojo). Posteriormente, se realizó un ordenamiento específico sobre los hábitats derivados de la actividad agrí-

cola (i.e., cultivo, rastrojo y arado), y sólo en el caso de los cultivos se consideró la identidad de los mismos. Por último, graficamos el porcentaje de individuos registrados en los diferentes usos de la tierra en función de su principal tipo de dieta (Litvaitis et al. 1994), la cual fue obtenida de la literatura (e.g., Canevari et al. 1991). Para dichos gráficos solo se tuvieron en cuenta las especies granívoras, insectívoras y omnívoras. Para el análisis de los datos se utilizó el programa estadístico InfoStat (Di Rienzo et al. 2017).

RESULTADOS

En total se censaron 8165 individuos agrupados en 180 bandadas, de las cuales el 96% fueron monoespecíficas y el 4% restante mixtas (Tabla 1). Identificamos 27 especies conformando bandadas monoespecíficas, mientras que solamente 4 especies conformaron bandadas mixtas. Los tamaños de

Tabla 2. Número de especies (i.e., riqueza) y de individuos (i.e., abundancia) congregados simultáneamente como bandadas sobre determinado uso del suelo durante el período otoño–invierno de 2016 en agroecosistemas del sudeste de la Región Pampeana, Argentina. n.c.: no corresponde.

Usos del suelo	Riqueza		Abundancia	
	Media	Rango	Media	Rango
Cultivo				
Maíz	2,6	1–5	108	5–600
Sorgo	2,5	2–3	625,5	411–840
Soja	2	n.c.	16	n.c.
Rastrojo				
Maíz	2,8	1–7	207	6–600
Sorgo	1	n.c.	40	n.c.
Soja	2	1–2	213	6–420
Girasol	1,3	1–2	71	30–120
Pastizal	1,1	1–2	13,2	3–25
Campo				
Pastoreo	1,4	1–3	27	4–240
Enmalezado	2	1–6	88,9	21–291
Arado	1,9	1–4	68,6	4–250
Borde de camino				
Carda	1,1	1–2	30,4	4–80
Festuca	1	1–1	12,3	4–28
Cortadera	1,4	1–3	28,2	3–88

las bandadas variaron entre 3 y 800 individuos. Las especies más abundantes fueron: *Sicalis luteola* (3539 ind.), *Zenaidura auriculata* (805 ind.), *Columba livia* (655 ind.), *Pseudoleistes virescens* (545 ind.), y *Spinus magellanicus* (531 ind.). Por otro lado, el mayor número de bandadas correspondió a *Zonotrichia capensis* (N = 28), *P. virescens* (N = 27), *S. luteola* (N = 25), *S. magellanicus* (N = 20) y *Guirra guirra* (N = 17) (ver Tabla 1).

La mayor riqueza específica, respecto al total registrado, y número relativo de bandadas ocurrieron en los campos de pastoreo (59% y 28%, respectivamente), cultivos de maíz (37% y 16%, respectivamente), en rastrojos de maíz (48% y 11%, respectivamente) y en rastrojos de girasol (37% y 10%, respectivamente). Por otro lado, la mayor abundancia numérica relativa se concentró en el cultivo y rastrojo de maíz, cultivo de sorgo y campos de pastoreo, los cuales contuvieron en conjunto el 65% de los individuos (Tabla 1).

Del total de 27 especies registradas formando bandadas, seis estuvieron representadas en al menos cinco usos diferentes de la tierra (e.g., *Z. capensis*), tres especies en cuatro usos (e.g., *G. guirra*), tres especies en tres usos (e.g., *Z. auriculata*), seis especies en dos usos (e.g., *C. livia*) y nueve especies en un solo tipo de hábitat (e.g., *Donacospiza albifrons*) (Tabla 1).

La mayor congregación de especies en bandadas ocurrió en los campos de maíz (7 especies sobre rastrojos y 5 especies sobre cultivos), y en campos enmalezados (6 especies). Por otro lado, la mayor concentración de individuos conformando bandadas se registró en el cultivo de sorgo con

un máximo de 840 individuos, y en los campos de maíz con un máximo de 600 individuos en cultivo y en rastrojo (Tabla 2).

El ordenamiento en función de las grandes unidades de hábitat permitió explicar un 75% de la variabilidad registrada, y establecer cinco grupos de especies con preferencias de hábitat similares. Estos grupos se correspondieron con 12 especies asociadas a cultivos y rastrojos; 5 especies a campos; 2 especies a bordes de caminos, y 5 especies a pastizales naturales. Además, pudo definirse otro grupo integrado por tres especies con una asociación parcial entre campos y bordes de caminos (ver Figura 2A). Específicamente el ordenamiento de los usos derivados de la actividad agrícola (i.e., cultivos, rastrojo, arado) permitió explicar un 80% de la variabilidad, y establecer dos grupos de especies con preferencias de hábitat similares. Estos grupos estuvieron conformados por 4 especies asociadas a campos arados y 14 especies a rastrojos y cultivos de sorgo y maíz. Además, una sola especie se asoció a cultivos de soja (ver Figura 2B).

A partir de la característica principal de su dieta se registraron dos grandes patrones en términos de usos y gremios. Por un lado, en cultivos de maíz y sorgo, rastrojos y bordes de caminos con carda y festuca las bandadas fueron principalmente de individuos granívoros y en menor medida de omnívoros e insectívoros. Por el contrario, en los pastizales naturales, en bordes de caminos con cortadera y campos de pastoreo el mayor porcentaje correspondió a insectívoros, seguido de granívoros y omnívoros (Figura 3).

DISCUSIÓN

Los resultados de los relevamientos permitieron caracterizar por primera vez la conformación de bandadas durante el período otoño–invierno, un comportamiento poco explorado para las aves en agroecosistemas templados de la Región Pampeana. Encontramos que diversas especies de aves que incluyeron granívoras, insectívoras y omnívoras se agruparon formando casi exclusivamente bandadas monoespecíficas y sólo unas pocas mixtas, y que este agrupamiento se realizó sobre distintos ambientes con distinto grado de transformación.

El agrupamiento de individuos durante la época de otoño–invierno se caracterizó principalmente por la formación de bandadas monoespecíficas. Sin embargo, el aprovechamiento de los recursos alimenticios en forma simultánea por parte de las bandadas generó que las mismas se congregaran en distintos ambientes formando grupos mixtos de forrajeo. Este agrupamiento sobre determinados recursos localizados es común en las aves aunque dista de ser una bandada mixta (Powell 1985). Los animales seleccionan sitios de forrajeo basados en el compromiso entre la ganancia de energía y el riesgo de depredación (Lima & Dill 1990). En hábitats abiertos los paseriformes son más vulnerables a la depredación, por lo que es común que se agrupen para reducir el riesgo de ser depredados (Cody 1971, Rubenstein et al. 1977, Canales-Delgado et al. 2008). Debido a ello, la vulnerabilidad a la depredación parece ser el mejor predictor de la conformación de bandadas (Buskirk 1976, Thiollay & Jullien 1998, Thiollay 1999). Los mecanismos que disminuyen el riesgo de depredación sobre los individuos incluyen los efectos de dilución, detección y confusión (Treisman 1975, Fuller et al. 2013, Pearce et al. 2014).

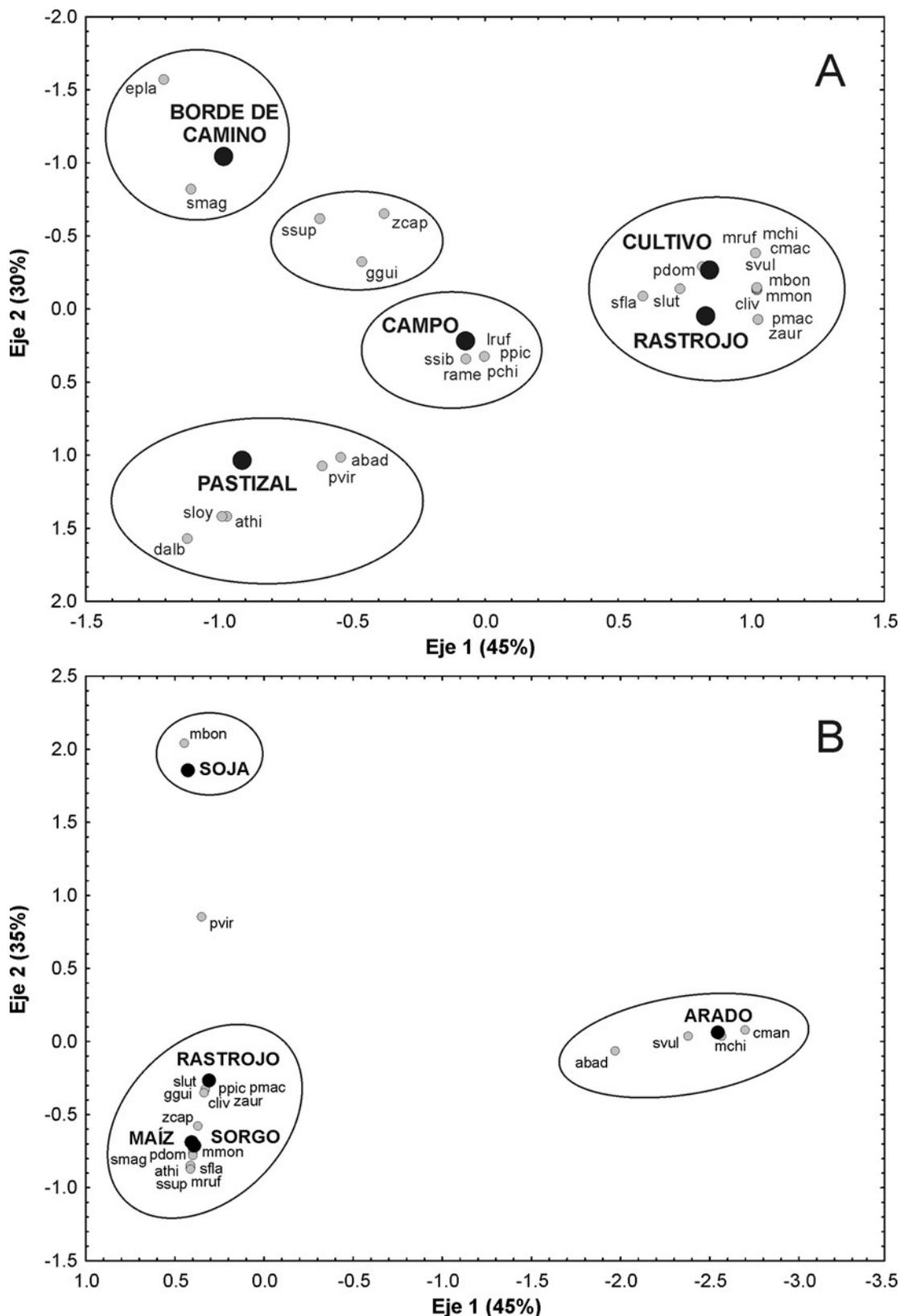


Figura 2. Análisis de Correspondencia simple mostrando la afinidad entre las especies (círculos grises) y los distintos tipos de hábitat (círculos negros) (A), y entre las especies y los usos derivados de la actividad agrícola (B), durante el período otoño–invierno de 2016 en agroecosistemas del sudeste de la Región Pampeana, Argentina. Los datos utilizados correspondieron al número de individuos de cada especie ponderado por el número de bandadas en cada tipo hábitat. Las referencias para cada especie son: *Agelaioides badius* (abad), *Agelasticus thilius* (athi), *Chroicocephalus maculipennis* (cmac), *Columba livia* (cliv), *Donacospiza albifrons* (dalb), *Embernagra platensis* (epla), *Guirra guirra* (ggui), *Lessonia rufa* (lruf), *Milvago chimango* (mchi), *Molothrus bonariensis* (mbon), *Molothrus rufoaxillaris* (mruf), *Myiopsitta monachus* (mmon), *Passer domesticus* (pdom), *Patagioenas maculosa* (pmac), *Patagioenas picazuro* (ppic), *Plegadis chihii* (pchi), *Pseudoleistes virescens* (pvir), *Rhea americana* (rame), *Sicalis flaveola* (sfla), *Sicalis luteola* (slut), *Spinus magellanicus* (smag), *Sturnella loyca* (sloy), *Sturnella supercilii* (ssup), *Sturnus vulgaris* (svul), *Syrigma sibilatrix* (ssib), *Zenaida auriculata* (zaur), y *Zonotrichia capensis* (zcap).

A diferencia de lo que ocurre en ambientes boscosos tropicales, subtropicales y templados (Harrison & Whitehouse

2011, Goodale et al. 2015) o ambientes desérticos (Cody 1971, Zarco & Cueto 2017) donde la mayoría de las bandadas

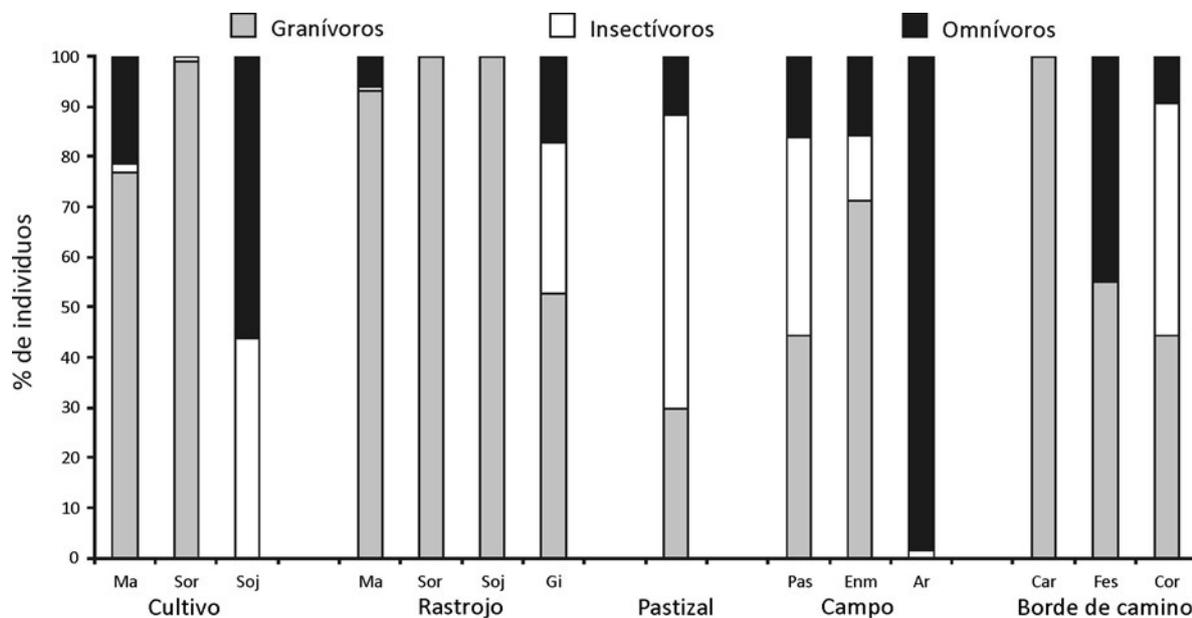


Figura 3. Porcentaje de individuos conformando bandadas, agrupados bajo su principal tipo de dieta y haciendo uso de los distintos tipos de hábitat durante el período otoño–invierno de 2016 en agroecosistemas del sudeste de la Región Pampeana, Argentina. Las abreviaciones significan: Ma (Maíz), Sor (Sorgo), Soj (Soja), Gi (Girasol), Pas (Pastura), Enm (Campo Enmalezado), Ar (Arado), Car (Carda), Fes (Festuca), y Cor (Cortadera).

son mixtas, en nuestra zona de estudio la conformación de este tipo de bandadas fue un comportamiento relegado sólo a aquellas especies que poseen un vínculo evolutivo de parásito-hospedador en función de su conducta reproductiva de parasitismo de cría. Este fue el caso de *P. virescens*, *Molothrus bonariensis*, *Agelaioides badius* y *M. rufoaxillaris*. Darrieu et al. (2001) mencionan la conformación ocasional de bandadas mixtas entre *P. virescens* y *Agelasticus thilius*, situación que no fue registrada en este trabajo. La dominancia de bandadas monoespecíficas es típica de los ambientes de pastizal y agroecosistemas donde las bandadas se caracterizan por contener pocas especies (Rubenstein et al. 1977) o ser grupos numerosos monoespecíficos (Evan & Smith 1994, Moorcroft et al. 2002).

Las bandadas utilizaron una variedad de hábitats que incluyeron desde ambientes altamente modificados y sometidos a distintos usos de la tierra como campos de cultivos, con rastrojos y campos arados, y menos modificados como los campos de pastoreo o enmalezados, hasta ambientes relictuales como los bordes de caminos con cortadera y los pastizales naturales continuos dentro de la reserva. Sin embargo, el mayor número de bandadas y especies ocurrieron en campos de pastoreo, cultivos y rastrojos de maíz y girasol. Por otro lado, la mayor abundancia numérica de individuos ocurrió en los cultivos de maíz y su rastrojo, cultivos de sorgo y campos de pastoreo. En función de la representatividad espacial de los campos agrícolas en la región, la marcada abundancia de individuos registrados (mayormente granívoros) sobre este tipo de ambientes muestra cierta preferencia por los mismos. La agregación de individuos durante la época no reproductiva es un comportamiento natural en las especies. Sin embargo, es probable que la modificación de los ambientes naturales y la aparición de fuentes de alimentación, como los cultivos con granos, hayan potenciado el agrupamiento de individuos en ambientes modificados por sobre los naturales. En la Región Pampeana, es probable que el surgimiento de grandes concentraciones de individuos de

especies granívoras (e.g., *Z. capensis* o *S. luteola*) haya estado ligado a la aparición de campos cultivados (Sclater & Hudson 1888, Hudson 1920), ya que los ambientes nativos, mayormente pastizales, no significarían un fuente de alimento comparable a estos, es decir de alta abundancia concentrada en un espacio reducido. Nuestras observaciones coinciden con los registros de otros autores que resaltan la importancia de estos ambientes como sitios de forrajeo durante el invierno especialmente para las aves granívoras (Wilson et al. 1996, Buckingham et al. 1999, Zufiurre et al. 2017). Los ambientes que más promovieron la concentración de bandadas de distintas especies en forma simultánea fueron los cultivos y rastrojos de maíz, y los campos enmalezados. A la importancia del cultivo de maíz se le suman la de los campos enmalezados, en donde la presencia de malezas complejiza la estructura de la vegetación y por otro lado resultaría una fuente importante de recursos de semillas de invierno para las aves (Wilson et al. 1999). La congregación de bandadas en los bordes de caminos estuvo ligada a la vegetación predominante en la misma. Bordes de caminos dominados por pastizales de cortadera fueron los de mayor riqueza de bandadas, en concordancia con lo hallado en trabajos previos mostrando el valor que tienen este tipo de ambientes nativos relictuales para las aves en agroecosistemas pampeanos (Leveau & Leveau 2004, 2011; Pretelli et al. 2013, Mermoz et al. 2016).

Registramos una tendencia de ciertas bandadas a asociarse a determinados ambientes y recursos. Por ejemplo, el 50% de las bandadas de *S. magellanicus* fueron halladas en los ambientes de bordes de caminos dominados por cardas de las cuales explota sus semillas como recurso alimenticio (MP observ. pers.). En los pastizales naturales fue común hallar bandadas de *A. thilius*, esto sería debido a que en la reserva se forman bajos inundables en los cuales esta especie se alimentaría de insectos acuáticos (Darrieu et al. 2011). *Lessonia rufa* se asoció a los campos de pasto corto. También hubo bandadas que se asociaron a dos ambientes como fue

el caso de *G. guira* y *Sturnella superciliaris* quienes utilizaron los campos de pastoreo para alimentarse y los bordes de caminos como sitios de descanso y refugio. Por otro lado, especies granívoras se asociaron con los cultivos y sus rastrojos, ejemplo de ello fueron *S. luteola* y *Z. auriculata*. La asociación de *Z. auriculata* se manifiesta también a escala regional dado que Zufiaurre et al. (2016) registraron un marcado uso diferencial de lotes con rastrojos, en comparación con lotes ganaderos, por parte de esta especie, la cual aportó el 36% de la abundancia de individuos en esos lotes durante el otoño. Además, la presencia de montes dispersos en el área de estudio podría potenciar la presencia de esta especie, incluso hasta convertirse en plaga (Codesido et al. 2015).

A diferencia de lo que ocurre en ambientes desérticos en donde las bandadas se conforman principalmente de aves granívoras, y en bosques tropicales y templados por insectívoras (Goodale et al. 2015), en la heterogeneidad del paisaje del sudeste pampeano se registraron bandadas de especies insectívoras, omnívoras y granívoras, siendo estas últimas las que numéricamente mayor tamaño alcanzaron. El aprovechamiento de los recursos de forrajeo parece determinante para las bandadas a la hora de hacer uso de determinados ambientes. Debido a ello en los cultivos y rastrojos el porcentaje de individuos granívoros fue mayor que en el resto de los ambientes. Este resultado se replicaría a mayor escala espacial dado que Zufiaurre et al. (2016) hallaron una mayor abundancia de individuos granívoros sobre rastrojos que sobre campos ganaderos. Esta dominancia de granívoros también fue marcada en bordes de caminos con carda y esto se relacionó a la presencia de *S. magellanicus*. Por otro lado, el porcentaje de insectívoros fue mayor en ambientes como los pastizales naturales dentro de la reserva y bordes de caminos con cortadera. Esta similitud entre pastizales naturales y este tipo de borde de camino se relacionaría con que en ambos ambientes el pastizal de cortadera es dominante. A diferencia de los campos enmalezados, los campos de pasto corto tuvieron una mayor abundancia relativa de insectívoros que de granívoros, debido principalmente a las bandadas de especies insectívoras que se alimentan en el suelo como el *P. virescens*. Por otro lado, la mayor riqueza específica registrada en los campos de pastoreo concuerda con estudios previos, los cuales hallaron que los campos ganaderos contienen mayor riqueza en relación a los agrícolas (Codesido et al. 2008, Zufiaurre et al. 2016).

Para algunas especies la presencia de determinados cultivos de verano resultó un hábitat complementario de los ambientes naturales. Por ejemplo, *S. luteola* se agrupó en grandes bandadas para alimentarse principalmente sobre los cultivos de maíz y sorgo, y rastrojos, en concordancia con registros previos donde mencionan el aprovechamiento de estos recursos por parte de esta especie (Hudson 1920, Zufiaurre et al. 2017). Posteriormente, durante la primavera las bandadas se disgregarían ya que los individuos buscan hábitats para hacer sus nidos, lo que predominantemente se da en ambientes dominados por pastos altos, en general en áreas protegidas donde crece el pastizal natural (Comparatore et al. 1996, Cozzani & Zalba 2009, Pretelli et al. 2013).

En resumen, la conformación de bandadas mayormente monoespecíficas es un comportamiento común para las aves que habitan los agroecosistemas del sudeste de la Región Pampeana durante la época de otoño-invierno. El agrupa-

miento en bandadas incluyó tanto a especies granívoras como insectívoras y omnívoras, las cuales se asociaron con determinados ambientes y usos de la tierra en función de su principal tipo de dieta. La heterogeneidad del paisaje producto de los diferentes usos de la tierra y el mantenimiento de los ambientes naturales, estarían ofreciendo una diversidad de recursos de forrajeo para especies con distintos requerimientos tróficos durante un período del año en el cual el alimento naturalmente disminuye. Se hace evidente en este sentido la necesidad de fomentar un sistema diversificado de usos de la tierra para sostener la mayor biodiversidad posible en los agroecosistemas pampeanos.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecemos los comentarios y sugerencias de un revisor anónimo y de Kaspar Delhey que mejoraron una versión previa de este manuscrito. A la Universidad Nacional de Mar del Plata (UNMDP) y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por el apoyo institucional y financiero.

REFERENCIAS

- Askins, RA, F Chávez-Ramírez, BC Dale, CA Haas, JR Herkert, FL Knopf & PD Vickery (2007) Conservation of grassland birds in North America: understanding ecological processes in different regions. *Ornithological Monographs* 64: 1–46.
- Azpiroz, AB, JP Isacch, RA Dias, AS Di Giacomo, C Suertegaray-Fontana & C Morales-Palarea (2012) Ecology and conservation of grassland birds in southeastern South America: a review. *Journal of Field Ornithology* 83: 217–246.
- Baladrón, AV, JP Isacch, M Cavalli & MS Bó (2016) Habitat selection by Burrowing Owls *Athene cunicularia* in the Pampas of Argentina: a multiple-scale assessment. *Acta Ornithologica* 51: 137–150.
- Baldi, G & JM Paruelo (2008) Land-use and land cover dynamics in South American Temperate Grasslands. *Ecology and Society* 13: 6.
- Baldi, G, JP Guerschman & JM Paruelo (2006) Characterizing fragmentation in temperate South America grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 116: 197–208.
- Bell, HL (1980) Composition and seasonality of mixed-species feeding flocks of insectivorous birds in the Australian Capital Territory. *Emu* 80: 227–232.
- Bibby, CJ, ND Burgess, DA Hill & SH Mustoe (2000) *Bird census techniques*. Academic Press, London, UK.
- Bilencu, D & F Miñarro (2004) *Identificación de áreas valiosas de pastizal (AVPs) en las Pampas y Campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil*. Buenos Aires: Fundación Vida Silvestre, Argentina.
- Buckingham, DL, AD Evans, AJ Morris, CJ Orsman & R Yaxley (1999) Use of set-aside land in winter by declining farmland bird species in the UK. *Bird Study* 46: 157–169.
- Buskirk, WH (1976) Social systems in a tropical forest avifauna. *The American Naturalist* 110: 293–310.
- Cabrera, AL (1976) Regiones fitogeográficas argentinas. Pp 1–85 en Kugler, WF (ed). *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería*. Editorial ACME S.A.C.I. Buenos Aires, Argentina.
- Canales-Delgadillo, JC, LM Scott-Morales, M Correa Cotera & M Pando Moreno (2008) Observations on flocking behavior of Worthen's Sparrows (*Spizella wortheni*) and occurrence in mixed-species flocks. *The Wilson Journal of Ornithology* 120: 569–574.
- Canevari, M, P Canevari, G Carrizo, G Harris, J Rodríguez-Mata & R Straneck (1991) *Nueva guía de las aves argentinas. Volumen 2*. Fundación Acindar, Buenos Aires, Argentina.
- Chamberlain, DE, RJ Fuller, RGH Bunce, JC Duckworth & M Shrubbs (2000) Changes in the abundance of farmland birds in relation to

- the timing of agricultural intensification in England and Wales. *Journal of Applied Ecology* 37: 771–788.
- Codesido, M, C González-Fischer & D Bilenca (2008) Asociaciones entre diferentes patrones de uso de la tierra y ensambles de aves en agroecosistemas de la Región Pampeana, Argentina. *Ornitología Neotropical* 19: 575–585.
- Codesido, M, C González-Fischer & D Bilenca (2012) Agricultural land-use, avian nesting and rarity in the Pampas of central Argentina. *Emu* 112: 46–54.
- Codesido, M, CM González-Fischer & DN Bilenca (2013) Landbird assemblages in different agricultural landscapes: a case study in the pampas of central Argentina. *The Condor* 115: 8–16.
- Codesido, M, E Zufiaurre & D Bilenca (2015) Relationship between pest birds and landscape elements in the Pampas of central Argentina. *Emu* 115: 80–84.
- Cody, ML (1971) Finch flocks in the Mojave desert. *Theoretical Population Biology* 2: 142–158.
- Comparatore, VM, MM Martínez, AI Vassallo, M Barg & JP Isacch (1996) Abundancia y relaciones con el hábitat de aves y mamíferos en pastizales de *Paspalum quadrifarium* (paja colorada) manejados con fuego (Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Interciencia* 21: 228–237.
- Conner, RN & JG Dickson (1980) Strip transect sampling and analysis for avian habitat studies. *Wildlife Society Bulletin* 8: 4–10.
- Cozzani, N & SM Zalba (2009) Estructura de la vegetación y selección de hábitats reproductivos en aves del pastizal pampeano. *Ecología Austral* 19: 35–44.
- Darrieu, CA, AR Camperi, GE Soave & AC Cicchino (2001) Ecología alimentaria del Varillero Ala Amarilla (*Agelaius thilius*) en ambientes ribereños del noreste de la provincia de Buenos Aires. *Ornitología Neotropical* 12: 205–214.
- Di Rienzo, JA, F Casanoves, MG Balzarini, L Gonzalez, M Tablada & CW Robledo (2017) InfoStat versión 2017. Grupo InfoStat, FCA, Univ. Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina. Disponible en <http://www.infostat.com.ar> [Consultado el 15 de abril de 2018].
- Donald, PF, FJ Sanderson, IJ Burfield & FPJ van Bommel (2006) Further evidence of continent-wide impacts of agricultural intensification on European farmland birds 1990–2000. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 116: 189–196.
- Evans, AD & KW Smith (1994) Habitat selection of Cirl Buntings *Emberiza cirulus* wintering in Britain. *Bird Study* 41: 81–87.
- Filloy, J & MI Bellocoq (2007) Patterns of bird abundance along the agricultural gradient of the Pampean Region. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 120: 291–298.
- Fuller, RA, S Bearhop, NB Metcalfe & T Piersma (2013) The effect of group size on vigilance in Ruddy Turnstones *Arenaria interpres* varies with foraging habitat. *Ibis* 155: 246–257.
- Gillings, S, SE Newson, DG Noble & JA Vickery (2005) Winter availability of cereal stubbles attracts declining farmland birds and positively influences breeding population trends. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences* 272: 733–739.
- Goodale, E & SW Kotagama (2005) Alarm calling in Sri Lankan mixed-species bird flocks. *Auk* 122: 108–120.
- Goodale, E, P Ding, X Liu, A Martínez, X Si, M Walters & SK Robinson (2015) The structure of mixed-species bird flocks, and their response to anthropogenic disturbance, with special reference to East Asia. *Avian Research* 6: 14.
- Greenberg, R (2000) Birds of many feathers: the formation and structure of mixed-species flocks of forest birds. Pp 521–558 en Boinski, S & PA Garber (eds). *On the move: how and why animals travel in groups*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Grzybowski, JA (1983) Sociality of grassland birds during winter. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 13: 211–219.
- Hancock, MH & JD Wilson (2003) Winter habitat associations of seed-eating passerines on Scottish farmland. *Bird Study* 50: 116–130.
- Harrison, NM & MJ Whitehouse (2011) Mixed-species flocks: an example of niche construction? *Animal Behaviour* 81: 675–682.
- Hudson, WH (1920) *Birds of La Plata*. Volume I. J. M. Dent & Sons Ltd., London, UK.
- Hutto, RL (1994) The composition and social organization of mixed-species flocks in a tropical deciduous forest in Western Mexico. *The Condor* 96: 105–118.
- Isacch, JP, C Costa, L Rodríguez-Gallego, D Conde, M Escapa, DA Gagliardini & OO Iribarne (2006) Distribution of saltmarsh plant communities associated with environmental factors along a latitudinal gradient on the SW Atlantic coast. *Journal of Biogeography* 33: 888–900.
- Isacch, JP, MS Bó, LE Vega, M Favero, AV Baladrón, MG Pretelli, OA Stellatelli, DA Cardoni, S Copello, C Block, M Cavalli, VM Comparatore, R Mariano-Jelicich, LM Biondi, GO García & JP Seco Pon (2016) Diversidad de tetrápodos en un mosaico de ambientes del sudeste de la ecorregión Pampeana como herramienta para planificar en conservación. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie* 18: 211–233.
- Jongman, R, C Ter Braak & O Van Tongeren (1995) *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- Jullien, M & JM Thiollay (1998) Multi-species territoriality and dynamic of Neotropical forest understorey bird flocks. *Journal of Animal Ecology* 67: 227–252.
- Krebs, JR (1973) Social learning and the significance of mixed-species flocks of chickadees (*Parus* spp.). *The Canadian Journal of Zoology* 51: 1275–1288.
- Krebs, JR, MH MacRoberts & JM Cullen (1972) Flocking and feeding in the Great Tit *Parus major* - an experimental study. *Ibis* 114: 507–530.
- La Sorte, FA (2006) Geographical expansion and increased prevalence of common species in avian assemblages: implications for large-scale patterns of species richness. *Journal of Biogeography* 33: 1183–1191.
- Leveau, LM & CM Leveau (2004) Bird richness and abundance in Pampean agroecosystems during the post-breeding period. *Ornitología Neotropical* 15: 371–380.
- Leveau, LM & CM Leveau (2011) Uso de bordes de cultivo por aves durante invierno y primavera en la Pampa Austral. *El Hornero* 26: 149–157.
- Liker, A & Z Barta (2001) Male badge size predicts dominance against females in House Sparrows. *The Condor* 103: 151–157.
- Lima, SL & LM Dill (1990) Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68: 619–640.
- Litvaitis, JA, K Titus & EM Anderson (1994) Measuring vertebrate use of territorial habitats and foods. Pp 254–274 en Bookhout, TA (ed). *Research and management techniques for wildlife and habitats*. 5th ed. The Wildlife Society, Bethesda, Maryland, USA.
- Mangeaud, A (2004) La aplicación de técnicas de ordenación multivariadas en la entomología. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 63: 1–10.
- Mangini, GG & JI Areta (2018) Bird mixed-species flock formation is driven by low temperatures between and within seasons in a Sub-tropical Andean-foothill forest. *Biotropica* 50: 816–825.
- Mermoz, ME, DM Depalma, AC Valverde, JM Gancedo & EM Charnelli (2016) Evaluación de bordes de caminos como fuentes de recursos para las aves en la pampa deprimida. *El Hornero* 31: 13–26.
- Mokross, K, TB Ryder, MC Côrtes, JD Wolfe & PC Stouffer (2014) Decay of interspecific avian flock networks along a disturbance gradient in Amazonia. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences* 281: 20132599.
- Moorcroft, D, MJ Whittingham, RB Bradbury & JD Wilson (2002) The selection of stubble fields by wintering granivorous birds reflects vegetation cover and food abundance. *Journal of Applied Ecology* 39: 535–547.
- Morse, DH (1970) Ecological aspects of some mixed-species foraging

- flocks of birds. *Ecological Monograph* 40: 119–168.
- Morse, DH (1977) Feeding behavior and predator avoidance in heterospecific groups. *Bioscience* 27: 332–339.
- Pearce, DJ, AM Miller, G Rowlands & MS Turner (2014) Role of projection in the control of bird flocks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111: 10422–10426.
- Péron, G & PA Crochet (2009) Edge effect and structure of mixed-species bird flocks in an Afrotropical lowland forest. *Journal of Ornithology* 150: 585–599.
- Powell, GVN (1985) Sociobiology and adaptive significance of interspecific foraging flocks in the Neotropics. *Ornithological Monographs* 36: 713–732.
- Pretelli, MG, JP Isacch & DA Cardoni (2013) Year-round abundance, richness and nesting of the bird assemblage of tall grasslands in the south-east Pampas region, Argentina. *Ardeola* 60: 327–343.
- Reta, R, P Martos, GME Perillo, MC Piccolo & A Ferrante (2001) Características hidrográficas del estuario de la laguna Mar Chiquita. Pp 31–52 en Iribarne, OO (ed). *Reserva de Biosfera Mar Chiquita: características físicas, biológicas y ecológicas*. Editorial Martin, Mar del Plata, Argentina.
- Robinson, RA & WJ Sutherland (1999) The winter distribution of seed-eating birds: habitat structure, seed density and seasonal depletion. *Ecography* 22: 447–454.
- Rubenstein, DI, RJ Barnett, RS Ridgely & P Klopfer (1977) Adaptive advantages of mixed-species feeding flocks among seed-eating finches in Costa Rica. *Ibis* 119: 10–21.
- Sclater, PL & WH Hudson (1888) *Argentine ornithology. A descriptive catalogue of the birds of the Argentine Republic*. Volume I. Taylor and Francis, London, UK.
- Sridhar, H, G Beauchamp & K Shanker (2009) Why do birds participate in mixed-species foraging flocks? A large-scale synthesis. *Animal Behaviour* 78: 337–347.
- Tellería, JL, E Virgós, R Carbonell, J Pérez-Tris & T Santos (2001) Behavioural responses to changing landscapes: flock structure and anti-predator strategies of tits wintering in fragmented forests. *Oikos* 95: 253–264.
- Thiollay, JM (1988) Comparative foraging success of insectivorous birds in tropical and temperate forests: ecological implications. *Oikos* 53: 17–30.
- Thiollay, JM & M Jullien (1998) Flocking behaviour of foraging birds in a neotropical rain forest and the antipredator defence hypothesis. *Ibis* 140: 382–394.
- Thiollay, JM (1999) Frequency of mixed-species flocking in tropical forest birds and correlates of predation risk: an intertropical comparison. *Journal of Avian Biology* 30: 282–294.
- Treisman, M (1975) Predation and the evolution of gregariousness. II. An economic model for predator-prey interaction. *Animal Behaviour* 23: 801–825.
- Tubelis, DP (2007) Mixed-species flocks of birds in the cerrado, South America: a review. *Ornitología Neotropical* 18: 75–97.
- Van Houtan, KS, SL Pimm, RO Jr Bierregaard, TE Lovejoy & PC Stouffer (2006) Local extinctions in flocking birds in Amazonian forest fragments. *Evolutionary Ecology Research* 8: 129–148.
- Waite, TA & TC Jr Grubb (1988) Copying of foraging locations in mixed-species flocks of temperate-deciduous woodland birds: an experimental study. *The Condor* 90: 132–140.
- Wilson, JD, AJ Morris, BE Arroyo, SC Clark & RB Bradbury (1999) A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in Northern Europe in relation to agricultural change. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 75: 13–30.
- Wilson, JD, R Taylor & LB Muirhead (1996) Field use by farmland birds in winter: an analysis of field type preferences using re-sampling methods. *Bird Study* 43: 320–332.
- With, KA & ML Morrison (1990) Flock formation of two parids in relation to cyclical seed production in a pinyon-juniper woodland. *Auk* 107: 522–532.
- Zarco, A & VR Cueto (2017) Winter flock structure in the central Monte desert, Argentina. *Ardea* 105: 89–97.
- Zelaya, K, J van Vliet & PH Verburg (2016) Characterization and analysis of farm system changes in the Mar Chiquita basin, Argentina. *Applied Geography* 68: 95–103.
- Zufiaurre, E, M Codesido, AM Abba & D Bilenca (2016) Uso diferencial de lotes agrícolas y ganaderos por aves terrestres en la Región Pampeana, Argentina. *El Hornero* 31: 41–52.
- Zufiaurre, E, M Codesido, AM Abba & D Bilenca (2017) The role of stubble type and spilled seed biomass on the abundance of seed-eating birds in agroecosystems. *Ardeola* 64: 31–48.

