

EL HORNERO

REVISTA DE ORNITOLOGÍA NEOTROPICAL



Establecida en 1917
ISSN 0073-3407

Publicada por Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata
Buenos Aires, Argentina

Uso de isótopos estables para determinar conectividad migratoria en aves: alcances y limitaciones

Torres Dowdall, J.; Farmer, A.; Bucher, E. H.
2006

Cita: Torres Dowdall, J.; Farmer, A.; Bucher, E. H. (2006) Uso de isótopos estables para determinar conectividad migratoria en aves: alcances y limitaciones. *Hornero* 021 (02) : 073-084

www.digital.bl.fcen.uba.ar

Puesto en línea por la Biblioteca Digital de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Universidad de Buenos Aires

USO DE ISÓTOPOS ESTABLES PARA DETERMINAR CONECTIVIDAD MIGRATORIA EN AVES: ALCANCES Y LIMITACIONES

JULIÁN TORRES DOWDALL¹, ADRIAN FARMER² Y ENRIQUE H. BUCHER³

¹ Programa de Maestría en Manejo de Vida Silvestre, Universidad Nacional de Córdoba. CC 122, 5000 Córdoba, Córdoba, Argentina. Dirección actual: Department of Biology, Colorado State University, Fort Collins, EE.UU. jdowdall@lamar.colostate.edu

² US Geological Survey, Fort Collins Science Center, 2150 Centre Avenue, Building C, Fort Collins, CO 80526-8118, EE.UU.

³ Centro de Zoología Aplicada, Universidad de Córdoba. CC 122, 5000 Córdoba, Córdoba, Argentina.

RESUMEN.— La necesidad de determinar la conectividad migratoria en diversas especies de aves ha generado el surgimiento de numerosas técnicas de marcado para determinar el origen geográfico de individuos. El uso de la composición de isótopos estables en tejidos animales es una de las técnicas que más se desarrollaron en los últimos tiempos. Su uso se basa, primero, en que los valores isotópicos de diferentes elementos químicos varían espacialmente debido a procesos naturales y de origen humano. Segundo, en que un individuo, al alimentarse, asimila y eventualmente refleja en sus tejidos la composición isotópica del sitio donde se está alimentando. El tejido más utilizado en este tipo de análisis es el de las plumas remeras, ya que, al crecer, asimilan la composición isotópica del alimento, y luego permanecen metabólicamente inactivas hasta el próximo evento de muda. Aunque esta técnica ha sido exitosamente aplicada en distintas especies de aves, la variabilidad observada entre individuos limita de cierta forma su precisión. Esta variabilidad puede ser producto de diferentes procesos que afectan el cambio isotópico entre la dieta y los tejidos de la especie de interés, de desplazamientos durante el periodo de muda o de variaciones en la línea de base isotópica (cambios en los valores isotópicos de hidrógeno en las precipitaciones). Conocer y entender las fuentes de error puede ayudar a diseñar mejores estudios que minimicen la variabilidad y a desarrollar mejores modelos predictivos para determinar el origen geográfico de un individuo.

PALABRAS CLAVE: *aves migratorias, deuterio, marcadores naturales, variabilidad isotópica.*

ABSTRACT. USING STABLE ISOTOPES TO DETERMINE MIGRATORY CONNECTIVITY IN BIRDS: EXTENT AND LIMITATIONS.— The need to unravel migratory connectivity in different bird species has generated the development of several techniques to determine the geographical origin of individuals. Using the stable isotopes composition of animal tissues is one of the emerging techniques that had the greatest development. The principles of the technique are, first, that there is a geographical pattern in stable isotopes values, as a result of natural and anthropogenic processes, and, second, that stable isotopes are assimilated when an organism eats, and eventually they become fixed in animal tissues, in proportions related to the natural abundance in the environment. The most commonly used tissue is from flight feathers, since they incorporate the stable isotope composition of the food and, once moult is finished, they stay metabolically inactive until they are replaced. Although this technique has been applied with success in several species, variability found within birds from the same origin limits its potential accuracy. This variability could be the result of different processes affecting the isotopic change between food and tissues of the target species, winter movements, or baseline changes through time (temporal changes in the hydrogen isotopic values in precipitation). A better understanding of the sources of error would help to design better studies in order to minimize variability and to develop better models to determine the geographic origin of individual birds.

KEY WORDS: *deuterium, isotopic variability, migratory birds, natural markers.*

Recibido 10 marzo 2006, aceptado 2 diciembre 2006

La complejidad del ciclo de vida de las aves migratorias hace evidente la necesidad de determinar la conectividad migratoria de estas

especies (Webster et al. 2001). Los parámetros poblacionales de distintas especies migratorias están relacionados con la conexión entre los

sitios reproductivos y no reproductivos (Myers et al. 1987, Marra et al. 1998, Sillett et al. 2000, Webster et al. 2001, Webster y Marra 2005). Sin embargo, determinar esta conexión no ha resultado fácil y la principal causa es nuestra limitada habilidad para seguir a los individuos a través de su ciclo migratorio anual (Webster y Marra 2005). Gran parte de la información obtenida hasta el momento se debe al uso de marcadores externos, como anillos numerados o de colores (Webster et al. 2001). Estos, en general, han sido exitosos para el estudio de especies cuyos individuos son fáciles de volver a observar o capturar (e.g., especies de interés cinegético, especies de distribución limitada). Sin embargo, no resultan útiles cuando la observación de individuos anillados es característicamente baja, aún cuando se realice un gran esfuerzo de marcado (Bairlein 2001, Webster et al. 2001). Este problema se observa comúnmente en especies de tamaño corporal pequeño o mediano, con distribución amplia o comportamiento esquivo, por lo que volver a observarlas es difícil. El uso de isótopos estables surge como una técnica alternativa para el estudio de la conectividad migratoria en aves (Hobson 1999, 2005a, Webster et al. 2001), intentando salvar el problema de recapturar o volver a observar individuos. Esta técnica utiliza la información química de los tejidos de individuos capturados para determinar su origen geográfico. La técnica presenta un gran potencial ya que no requiere el marcado de individuos, sino la determinación de parámetros poblacionales (e.g., los valores isotópicos promedio de la población), permitiendo pasar del uso de marcadores artificiales (i.e., anillos) al de marcadores naturales (i.e., isótopos estables).

Se pueden señalar tres motivos por los cuales los isótopos estables son buenos para determinar conectividad migratoria. En primer lugar, se encuentran naturalmente en el ambiente y su abundancia varía geográficamente debido a distintos procesos, tanto naturales como de origen humano (Rubenstein y Hobson 2004). El segundo motivo es que cuando un animal consume alimentos o agua asimila isótopos estables en las proporciones en las que estos están presentes en el ambiente, y esto se refleja en los tejidos (Fig. 1). De esta forma, todos los individuos de una especie que comparten un ambiente con características isotópicas comunes presentarán en sus

tejidos una composición isotópica similar, llamada "firma isotópica del ambiente". En tercer lugar, debido a que todas las aves de un sitio comparten la misma firma isotópica, no es necesario recapturar al mismo individuo para poder inferir sobre su lugar de origen, sino que todos los individuos están naturalmente marcados. Es necesario aclarar que, en ciertos casos específicos, la firma isotópica puede variar entre individuos de una misma especie que utilizan un área común, dependiendo de la edad o el sexo (Lott et al. 2003).

Esta técnica, sin embargo, presenta algunos problemas y limitaciones. Para usar isótopos estables se debe conocer la firma isotópica de los distintos sitios de origen de la especie en estudio. Existe información a partir de la cual inferir el patrón de variación espacial para algunos isótopos a escala mundial (IAEA 2001, Bowen y Wilkinson 2002, Still et al. 2003), y estos datos son relativamente precisos en América del Norte (Hobson y Wassenaar 1997) y Europa (Hobson 2002). Pero esta información es limitada para América del Sur (Bowen et al. 2005). Además, algunos autores han encontrado una gran variabilidad en la composición isotópica de los tejidos de individuos del mismo origen (Farmer et al. 2004, Wunder et al. 2005). Estos factores, y en particular el último, reducen la posibilidad de aplicar con éxito esta técnica o la precisión al asignar muestras a los sitios de origen, dependiendo de la pregunta y la especie de interés. Por lo tanto, afirmar que esta técnica sirve o no es incorrecto (Hobson 2005a).

En este trabajo intentamos introducir al lector en el uso de isótopos estables, sus beneficios y complicaciones. Dado que este campo de la biología crece diariamente y constantemente se presentan revisiones de la técnica y nuevos trabajos, no pretendemos realizar una nueva revisión detallada, sino más bien una introducción a la técnica. Este trabajo está organizado en seis secciones. En primer lugar, presentamos las notaciones y terminologías usadas en estudios de isótopos estables. Luego resumimos brevemente el uso de isótopos estables en estudios ecológicos y, principalmente, en estudios de conectividad migratoria. A continuación resumimos los principales patrones de variación espacial de isótopos estables. En cuarto lugar presentamos información sobre las tasas de recambio de isótopos estables en distintos tejidos y las consecuen-

cias de la elección de un tejido en particular. En la siguiente sección discutimos los supuestos del uso de isótopos estables y, finalmente, el problema de la variación en la composición isotópica entre individuos de un mismo origen.

ISÓTOPOS ESTABLES: NOTACIÓN Y FRACCIONAMIENTO

Los isótopos estables son medidos en una relación entre la abundancia del isótopo estable raro, más pesado, y la del isótopo estable común, más liviano. Los isótopos estables que generalmente se utilizan en estudios de conectividad migratoria y otros estudios ecológicos son los de hidrógeno o deuterio ($^2\text{H}/^1\text{H}$ o D/H), carbono ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$), nitrógeno ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$), oxígeno ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) y azufre ($^{34}\text{S}/^{32}\text{S}$). Estos cocientes son a su vez comparados con la relación de estos isótopos en un estándar internacional, presentándose finalmente un valor en notación delta (δ),

$$\delta X = [(R_{\text{muestra}} / R_{\text{estandar}}) - 1] * 1000,$$

donde X es el isótopo de interés y R es la proporción de átomos del isótopo pesado en relación al isótopo liviano. De esta forma, valores de δX positivos implican que la muestra está enriquecida en el isótopo más pesado en relación con el estándar y valores negativos implican que está empobrecida. Esta notación

permite comparar resultados de análisis realizados en distintos momentos y laboratorios. No obstante, esto no es posible para el deuterio, ya que los tejidos presentan un porcentaje de hidrógeno que puede ser intercambiado con la humedad ambiental (Wassenaar y Hobson 2003). Variaciones en la humedad ambiental entre estaciones del año y entre distintos laboratorios impiden realizar comparaciones (Hobson 2005a).

Cuando un organismo consume recursos del ambiente, los isótopos estables son asimilados en sus tejidos de acuerdo a la proporción en que se hallan en estos recursos, aunque con cierta diferencia debida a distintos procesos metabólicos. Esta diferencia se conoce como fraccionamiento isotópico y se expresa en la siguiente ecuación:

$$\delta X_t = \delta X_d + \delta \Delta_{dt},$$

donde t es el tejido de interés, d la dieta y Δ_{dt} el fraccionamiento entre la dieta y el tejido (Hobson 2005a). Este valor de fraccionamiento puede variar entre especies, tejidos (Hobson y Clark 1992) y en distintas condiciones ambientales (Hobson et al. 1993). Sin embargo, debido a que el valor final de un isótopo estable es la suma de numerosos eventos de consumo de alimento (Hobson 1999), puede determinarse un valor promedio de fraccionamiento. Por ejemplo, hay un patrón constante

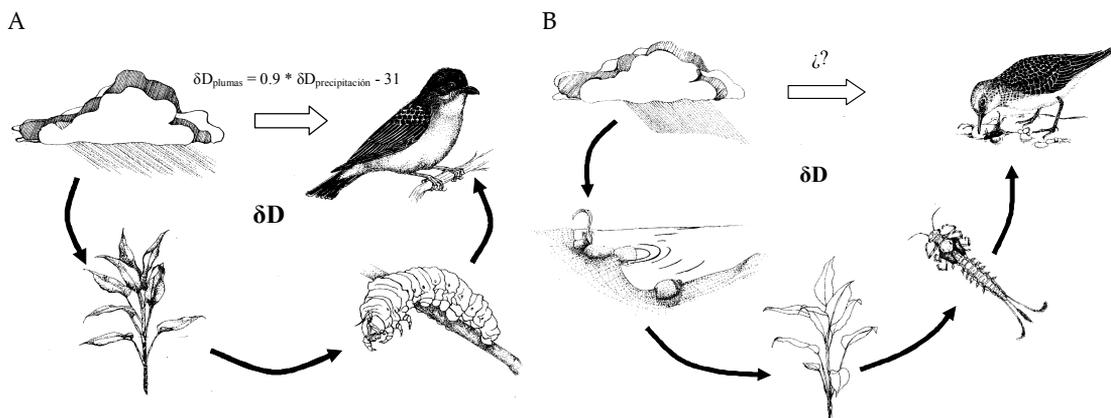


Figura 1. Esquema del camino de los isótopos estables desde procesos productores de variación espacial hasta las plumas de las aves, ejemplificado con el deuterio. En especies terrestres la cadena más simple incluye cuatro eslabones (A), mientras que para especies acuáticas comprende cinco eslabones (B). Cada uno de los pasos produce un fraccionamiento entre el valor inicial y el valor final (flechas sólidas). En la figura se utiliza como ejemplo del valor del fraccionamiento entre precipitaciones y plumas (flechas vacías) a la función para passeriformes de América del Norte (Hobson y Wassenaar 1997, Wassenaar y Hobson 2000). No es claro si puede desarrollarse una función para las aves acuáticas.

entre el valor de deuterio en las precipitaciones de una determinada localidad y el existente en las plumas de pájaros capturados en esa localidad (Hobson y Wassenaar 1997); para América del Norte este valor promedio ha sido estimado entre -5‰ y -25‰ (Wassenaar y Hobson 2000, Lott y Smith 2006). Igualmente, se ha determinado que el valor de fraccionamiento de $\delta^{15}\text{N}$ es de aproximadamente 2‰, lo que resulta de gran utilidad en estudios de dieta y de cadenas tróficas (DeNiro y Epstein 1981, Hobson 1999).

PATRONES NATURALES DE VARIACIÓN ESPACIAL

Los isótopos estables son buenos marcadores naturales ya que presentan patrones naturales de variación espacial (Webster et al. 2001, Rubenstein y Hobson 2004). Debido a esta variación podemos distinguir entre muestras de diferentes orígenes geográficos. Por ejemplo, Farmer et al. (2004) encontraron que chorlos provenientes de localidades relativamente cercanas, como Río Grande en Tierra del Fuego, Laguna Nimez en Santa Cruz y Bahía Lomas en Chile, presentan en sus plumas valores isotópicos de C, N y S claramente diferentes. Basados en estas diferencias, Atkinson et al. (2005) calcularon que de los individuos de Playero Rojizo (*Calidris canutus*) que paran en la Bahía Delaware en su migración a los sitios reproductivos, el 58% presenta valores isotópicos similares a los de Bahía Lomas, mientras que solo el 6% presenta valores isotópicos similares a los de Río Grande.

El deuterio y el oxígeno presentan el patrón de variación que ha resultado más útil para estudios de conectividad migratoria (Hobson 2005b). Este patrón fue determinado a partir de los valores isotópicos en las precipitaciones, basándose en información de la Asociación Internacional de Energía Atómica, de su programa Cadena Global de Isótopos en Precipitación (IAEA 2001). Existe un claro empobrecimiento en deuterio y ^{18}O desde los trópicos a los polos y con la altitud (Daansgard 1964, Poage y Chamberlain 2001, Bowen y Wilkinson 2002). Mapas de la variación espacial de los valores de δD y $\delta^{18}\text{O}$ en las precipitaciones han sido desarrollados para prácticamente todos los continentes, incluyendo América del Sur (Bowen et al. 2005). Meehan et al. (2004) han desarrollado un mapa alternativo para los

valores de δD en las precipitaciones considerando los efectos de la altitud. Estos mapas son de clara utilidad para el estudio de migración, principalmente en América del Norte y Europa donde se ha demostrado que los valores de δD en las precipitaciones y en las plumas están relacionados (Hobson y Wassenaar 1997, Meehan et al. 2004, Hobson 2005b).

El carbono muestra diferencias geográficas importantes a escala mundial producto de la distribución de plantas C3 y C4. De acuerdo a su proceso fotosintético, las plantas fijan distintas cantidades de ^{13}C , produciendo valores fácilmente distinguibles: las plantas C3 producen tejidos empobrecidos en ^{13}C con relación a plantas C4 o CAM (Guy et al. 1993, Lajtha y Marshall 1994). Adicionalmente, existen variaciones en los valores de ^{13}C debido a características ambientales asociadas a la cantidad de agua disponible (Lajtha y Marshall 1994). Así, en ambientes más secos las plantas producen tejidos enriquecidos en ^{13}C comparado con los valores isotópicos en ambientes más húmedos (Rubenstein y Hobson 2004). Por ahora no existen mapas de variación espacial de los valores de $\delta^{13}\text{C}$; sin embargo, hay mapas disponibles que presentan las proporciones entre plantas C3 y C4 (Still et al. 2003), permitiendo determinar regiones potencialmente diferentes con relación a los valores de $\delta^{13}\text{C}$ (Hobson 2005a). Estos patrones geográficos presentan relativamente poca estabilidad debido a la producción agrícola, que reemplaza la vegetación natural (Wassenaar y Hobson 2000).

El ^{15}N presenta un patrón de variación menos claro, determinado principalmente por la humedad de los ambientes. Los ambientes más secos presentan valores más altos de $\delta^{15}\text{N}$ que los más húmedos (Handly et al. 1999, Rubenstein y Hobson 2004). Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en el ambiente están notablemente modificados por el uso de fertilizantes nitrogenados en la agricultura y por su transporte en los cursos de agua. Por ejemplo, patos residentes en humedales afectados por procesos agrícolas presentan valores de $\delta^{15}\text{N}$ en sus plumas más altos que los patos de ambientes naturales (Hebert y Wassenaar 2001).

Los valores de $\delta^{34}\text{S}$ presentan principalmente diferencias entre ambientes marinos y terrestres (Rubenstein y Hobson 2004). En general, los ambientes terrestres con influencia marina están enriquecidos en ^{34}S comparado a los

ambientes sin influencia marina. Lott et al. (2003), analizando plumas, utilizaron las diferencias en los valores de $\delta^{34}\text{S}$ entre ambientes marinos y terrestres para diferenciar rapaces que se alimentan sobre la base de una cadena trófica con origen marino, de aquellos que se alimentan principalmente de una cadena trófica terrestre.

Otro elemento cuyos isótopos estables pueden ser de utilidad para estudios de conectividad migratoria es el estroncio. Este varía espacialmente correlacionado con características geológicas. Suelos más nuevos están empobrecidos en ^{87}Sr comparados con suelos viejos (Rubenstein y Hobson 2004). El ^{87}Sr es usado comúnmente en estudios de migración en peces (Thorrold et al. 2001, Elsdon y Gillanders 2003).

TEJIDOS Y TASAS METABÓLICAS

Uno de los factores más importantes para el éxito de un estudio de conectividad migratoria en el que se usan isótopos estables es la elección del tejido a utilizar. Distintos tejidos presentan diferentes tasas metabólicas, por lo que reflejan los valores isotópicos del alimento ingerido en distintos lapsos temporales (Hobson 2005a). El hígado y el plasma sanguíneo tienen una tasa de recambio muy alta, reflejando la composición isotópica del alimento ingerido en los últimos días, mientras que las células sanguíneas o los músculos presentan una tasa de recambio más lenta y reflejan los valores isotópicos de los alimentos ingeridos en los últimos meses.

El tejido más usado para determinar la conectividad migratoria en aves son las plumas. La ventaja de éstas es que son metabólicamente inactivas una vez que terminó su crecimiento, conservando la firma isotópica de la localidad donde crecieron hasta el siguiente evento de muda. Esto supone que las aves no utilizan reservas endógenas para la formación de las plumas (Murphy 1996), lo cual está respaldado por estudios de laboratorio en los que se observó que cambios en la dieta producen cambios consecuentes en los valores isotópicos de las plumas (Bearhop et al. 2002). Una desventaja es el desconocimiento de los ciclos de muda de muchas especies migratorias (Hobson 2005a). Conocer el área donde la especie en estudio muda es fundamental, ya que áreas distantes como Amé-

rica del Sur y del Norte presentan valores similares en algunos isótopos. Sin embargo, el uso de plumas presenta la ventaja de ser un método no destructivo de muestreo y, al permanecer metabólicamente inactivo, permitiría usar ejemplares de museo para determinar valores isotópicos en distintas localidades (Lott et al. 2003).

Otro tejido comúnmente utilizado para determinar movimientos migratorios es el sanguíneo. Los tejidos metabólicamente activos brindan información sobre un periodo de tiempo anterior al evento de muestreo que depende de la tasa de recambio isotópico del tejido. La tasa de recambio de la sangre ha sido determinada para distintas especies en condiciones de laboratorio (Hobson y Clark 1992, Bearhop et al. 2002, Hobson y Bairlein 2003, Evans-Oegen et al. 2004). Pero las condiciones de laboratorio raramente simulan las que enfrentan los individuos durante las migraciones (Bearhop et al. 2002, Hobson 2005b). No obstante, ciertos estudios de laboratorio sugieren que la tasa de recambio isotópico de la sangre podría no estar afectada por la actividad física (Hobson 2005a). Individuos de Gorrión (*Passer domesticus*) mantenidos a 5 °C presentan diferencias en la tasa metabólica con aquellos mantenidos a 22 °C, pero esto no se refleja en la tasa de recambio isotópico de ^{13}C y ^{15}N (Carleton y Martínez del Río 2005). Esto sugiere que los estudios de laboratorio que determinaron la tasa de recambio isotópico en sangre podrían ser utilizados para animales silvestres.

EL USO DE ISÓTOPOS ESTABLES EN ECOLOGÍA Y CONECTIVIDAD MIGRATORIA

Los isótopos estables han sido usados ampliamente como marcadores naturales en diversos estudios ecológicos y su uso se incrementó a partir de la década de 1970. Su utilidad radica en que el agua o los nutrientes de distintos orígenes presentan diferentes valores isotópicos y, al ser asimilados por plantas o animales, mantienen estas diferencias. Por ejemplo, el agua subterránea y la de las precipitaciones en general difieren en los valores de deuterio, por lo que es posible determinar, analizando la composición isotópica de la savia de una planta, si está consumiendo agua de lluvia o subterránea (White 1989). Así, es potencialmente posible analizar los isótopos

estables en los tejidos de un individuo y rastrear su origen a través de la cadena trófica. El lector interesado en otras aplicaciones de isótopos estables en estudios ecológicos puede consultar los trabajos de Rundel et al. (1989) y Lajtha y Michener (1994).

La utilización de los isótopos en estudios de migración tiene su origen en los trabajos de Hobson y Wassenaar (1997), Marra et al. (1998) y Chamberlain et al. (1997), a fines de la década de 1990, y recientemente el número de publicaciones sobre el tema se ha incrementado exponencialmente (Hobson 2005a). Sin embargo, la idea de utilizar marcadores químicos para el estudio de movimientos estacionales en aves se remonta a los trabajos de Kelsall, quien utilizó la composición química de las plumas como marcadores (Kelsall 1970, Kelsall y Calapric 1972, Kelsall y Burton 1977).

El principio del uso de isótopos estables para determinar conectividad migratoria es simple. Al ingerir alimentos, un individuo está asimilando las características isotópicas del ambiente donde se está alimentando, las cuales se verán reflejada en sus tejidos. Como la composición isotópica del ambiente varía espacialmente, cuando un individuo se desplaza de una localidad A a una nueva localidad B, la cual difiere isotópicamente de la primera, sus tejidos reflejarán la composición isotópica de A (i.e., su localidad de origen) por un periodo de tiempo que depende de la tasa metabólica del tejido analizado. Así, al capturar a este individuo en B podemos inferir si es residente en B o proviene de otra localidad, en este caso A, en base a los valores isotópicos en sus tejidos.

Numerosos trabajos han tenido éxito al relacionar hábitats o localidades reproductivas y de invernada en distintas especies. Por ejemplo, Marra et al. (1998), analizando los valores isotópicos del carbono en sangre y músculo pectoral, relacionaron la fecha de arribo a los sitios reproductivos con la calidad del hábitat de los sitios invernales de *Setophaga ruticilla*. Los primeros individuos en arribar presentaron valores isotópicos de carbono relacionados a bosques húmedos, considerados de mejor calidad para la especie, mientras que los últimos en arribar mostraron valores asociados a arbustales secundarios, que representan un hábitat pobre. Rubenstein et al. (2002) determinaron la conectividad

migratoria de *Dendroica caerulescens*, la cual se reproduce en el este de América del Norte y migra en invierno a las islas del Caribe. Utilizando isótopos de hidrógeno y carbono en plumas, estos autores demostraron que las poblaciones que nidifican en el norte de su área de distribución pasan el invierno en las islas del oeste, mientras las que se reproducen en el sur migran a las islas del este del Caribe.

SUPUESTOS EN EL USO DE ISÓTOPOS ESTABLES PARA DETERMINAR CONECTIVIDAD MIGRATORIA

La técnica requiere primero determinar la firma isotópica de las localidades donde el tejido de interés permanece metabólicamente activo (i.e., crece y asimila isótopos estables), para luego poder relacionar con esta localidad a un individuo capturado en otra sobre la base de su composición isotópica. Existen dos aproximaciones a este problema. Una es determinando la firma isotópica de la localidad de interés de forma directa, midiendo en cada sitio los valores isotópicos en plumas de la especie de interés. La segunda, propuesta por Hobson y Wassenaar (1997), es inferir la firma isotópica a partir de mapas de variación espacial de los isótopos estables, como por ejemplo los mapas de variación del deuterio y ^{18}O en las precipitaciones (Bowen et al. 2005). Ambos métodos presentan problemas y ventajas en su aplicación, y la elección de uno u otro depende de la especie en estudio y de su área de distribución.

Indudablemente, medir la firma isotópica en plumas en los sitios donde el tejido está metabólicamente activo es el método más preciso para determinar el origen de especies migratorias. Sin embargo, como raramente es posible hacer un muestreo de toda el área de distribución de una especie, se infieren por interpolación los valores isotópicos esperados en los sitios no muestreados usando una regresión inversa (Kelly et al. 2002, Rubenstein et al. 2002, Torres Dowdall 2005, Wunder et al. 2005). En general, este método ha producido resultados poco precisos (Wunder et al. 2005). Por eso, hasta el momento, considerar el espacio como discreto parece ser la mejor aproximación a la técnica (Royle y Rubenstein 2004). Mas aún, Royle y Rubenstein (2004) y Wunder et al. (2005) mostraron que el uso de métodos estadísticos bayesianos y de proba-

bilidades condicionadas, basados en información previa de las abundancias relativas de los individuos en cada sitio y el conocimiento de los valores isotópicos esperados, mejora la calidad predictiva de la técnica.

La segunda posibilidad consiste en inferir los valores isotópicos de los sitios de interés a partir del uso de mapas de variabilidad isotópicas (ver *Patrones naturales de variación espacial*). Esta aproximación es propuesta por Hobson y Wassenaar (1997) a partir de la determinación de una relación constante entre los valores de δD en las precipitaciones y en las plumas de distintas especies de paseriformes (Hobson y Wassenaar 1997, Wassenaar y Hobson 2000). Básicamente, consiste en determinar el valor de δD en las plumas de un individuo de origen no conocido, utilizar una función para relacionar el valor de deuterio en las plumas con el valor en las precipitaciones (e.g., $\delta D_{\text{plumas}} = 0.9 * \delta D_{\text{precipitaciones}} - 31$; Hobson y Wassenaar 1997) y asignar al individuo muestreado a la región donde la especie muda que presente este valor de δD en las precipitaciones. Esto podría describirse como el uso de un "atajo", ya que no se conocen los valores de deuterio en las plumas en los sitios de muda, sino que se los infiere a partir de los valores promedios de deuterio en las precipitaciones (Fig. 1).

Para el deuterio, la relación entre los valores de $\delta D_{\text{precipitaciones}}$ y δD_{plumas} fue demostrada en algunas especies de paseriformes en América del Norte (Hobson y Wassenaar 1997, Wassenaar y Hobson 2000) y Europa (Hobson et al. 2004b, Bowen et al. 2005), y en aves rapaces (Lott y Smith 2006). Sin embargo, este es un valor promedio; por lo tanto, el fraccionamiento en individuos puede alejarse más o menos de lo esperado. Además, las diferencias en las funciones entre los paseriformes en América del Norte y en Europa (Bowen et al. 2005) y entre éstas y la función para rapaces (Lott y Smith 2006) sugieren que quizás no sea recomendable aplicarlas a otros grupos de aves o en otros continentes. Sin embargo, hasta desarrollar funciones que relacionen los valores de deuterio en plumas y precipitaciones, las funciones ya desarrolladas pueden ser usadas si se consideran ciertas limitaciones. Por ejemplo, este valor no es constante para rapaces en distintas localidades de América del Norte (Lott y Smith 2006). Además, es posible que este valor no sea apli-

cable a especies cuya dieta tiene una base de organismos acuáticos (Hobson 2005a), ya que el deuterio sigue un camino diferente dependiendo si la especie de interés es terrestre o acuática (Fig. 1). En aves acuáticas, el camino del deuterio hasta el individuo es más largo, ya que cuenta con la acumulación de agua en los humedales. Esta es una diferencia importante, ya que la entrada (e.g., precipitaciones, aportes fluviales) y salida (e.g., evaporación) van a regular el valor isotópico del humedal (Fig. 1b). A pesar de que se ha encontrado cierta relación entre los valores isotópicos en precipitaciones y en humedales, en general no existe tal relación para grandes sistemas hídricos (Kendall y Coplen 2001). En concordancia con esto, análisis de deuterio en plumas de chorlos no mostraron relación alguna ni con el valor de deuterio en las precipitaciones ni con el valor en los cuerpos de agua (Torres Dowdall 2005). Mapas de variación de los valores de deuterio en plumas de chorlos en Argentina muestran un patrón diferente al esperado a partir de mapas de precipitaciones, con un enriquecimiento en deuterio en el centro del país y valores más bajos al norte y al sur (datos no publicados).

Un problema importante es que el uso de mapas de deuterio en las precipitaciones ignora la varianza temporal y espacial en el fraccionamiento del deuterio desde las precipitaciones hasta el individuo (Wunder et al. 2005). Aunque existen diferencias en el camino del deuterio desde las precipitaciones hasta las plumas entre aves acuáticas y terrestres (Fig. 1), en esta discusión se va a considerar la cadena terrestre, ya que es más simple. En una cadena terrestre sencilla, con tres eslabones (i.e., productor, herbívoro, carnívoro; Fig. 1a), se observa que hay cuatro pasos que pueden afectar el valor final de deuterio en las plumas de un individuo. Por lo tanto, el uso de un "atajo" desde el valor de deuterio en las precipitaciones y el valor de deuterio en las plumas presenta, al menos, los siguientes supuestos implícitos: (1) no hay variación temporal de los valores de δD en las precipitaciones, (2) los productores primarios asimilan exclusivamente agua de lluvia, (3) tanto los consumidores primarios como los secundarios presentan una dieta estable, y (4) no existen factores que afecten los valores de fraccionamiento isotópico ni en los consumidores primarios ni en los secundarios.

Los mapas de variación isotópica presentan un valor promedio de δD en las precipitaciones para una determinada región en la época de crecimiento (i.e., primavera-verano) (Hobson 2005a). Sin embargo, el valor de deuterio en las precipitaciones puede ser altamente variable entre años (Farmer et al. 2003), afectando la precisión en las predicciones del lugar de origen de un individuo. Por ejemplo, en Buenos Aires, los valores de δD en las precipitaciones puede variar notablemente entre años, abarcando gran parte del rango de variación de deuterio en Argentina (Farmer et al. 2003). Hobson (2005a) aclara al respecto que no podemos esperar que los valores de deuterio en plumas en una localidad dada sean iguales a los valores inferidos a partir del deuterio en las precipitaciones, ya que los valores en los mapas isotópicos de deuterio son un promedio obtenido a partir de cuarenta años de registro de la Asociación Internacional de Energía Atómica (IAEA 2001). Por lo tanto, es probable que, en un año particular, los valores de δD se alejen más o menos de este promedio. Por esto, debe considerarse este valor como una guía, pero de ser posible es recomendable calibrar los datos con plumas colectadas en los sitios de interés.

La técnica también supone que los productores primarios asimilan principalmente agua de lluvia. No obstante, el grado con que las plantas asimilan agua de lluvia depende del grado en que el agua es disponible de otras fuentes (White 1989). En sitios áridos, donde el agua es limitante, el agua asimilada por las plantas proviene en general de las precipitaciones, y esto es reflejado en los valores isotópicos en la savia de las plantas (White 1989). A medida que otras fuentes de agua están disponibles, los valores de δD en plantas se relacionan pobremente con los valores en las precipitaciones (White 1989). Esto puede afectar notablemente el patrón de variación espacial del deuterio en plantas, produciendo valores diferentes a aquellos inferidos a partir de las precipitaciones.

Otro supuesto clave es que los herbívoros presentan un valor característico del sitio. Esto es, que se alimentan en proporciones que reflejan la proporción de plantas C3 y C4 en el ambiente. Esto es importante, ya que los valores de los isótopos estables en plantas, principalmente los valores de δD y $\delta^{13}C$, dependen del proceso fotosintético (Ehleringer y Rundel

1989, Ziegel 1989). De esta forma, el valor final de la proporción en los tejidos de un organismo de interés depende de la proporción de plantas C3 y C4 de las que se alimenta (Gannes et al. 1997). Esto es igualmente válido para carnívoros, ya que las especies especialistas reflejarán el valor isotópico de sus presas, pero las generalistas mostrarán valores promedio y una gran variabilidad entre individuos (Bearhop et al. 2004, Matthews y Mazumder 2004). Hobson (2005a) señala que la cantidad de deuterio en un determinado tejido representa numerosos eventos de alimentación; por esto, a pesar de la variación espacial o temporal, el valor isotópico final representa un valor promedio.

Al usar un "atajo" entre las precipitaciones y las plumas para determinar el origen geográfico de un individuo usando isótopos estables, el supuesto de que no hay factores que afecten el fraccionamiento (ver más arriba) entre el alimento y los tejidos de un organismo dado es el más débil. Numerosos trabajos realizados en laboratorio con diferentes especies sugieren que hay diversos factores que afectan el valor isotópico final en tejidos animales. Experimentos en cuervos demostraron que una especie puede presentar valores de fraccionamiento diferentes dependiendo del tipo de alimento (Hobson y Clark 1992). Trabajos en perdices sugieren que el fraccionamiento también es afectado por la cantidad de alimento. Individuos con acceso limitado al alimento presentan valores más altos de $\delta^{15}N$ que aquellos con acceso ilimitado al alimento (Hobson et al. 1993). Resultados similares se encontraron en peces, donde la calidad y la cantidad de alimento suministrado afectaron los valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ (Gaye-Siessegger et al. 2003). Por el contrario, la temperatura ambiental no afectó los valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ en un estudio realizado en gorriones (*Passer domesticus*) (Carleton y Martínez del Río 2005).

VARIABILIDAD ISOTÓPICA

Al ser violados los supuestos discutidos en la sección anterior disminuye la precisión con la cual es posible determinar el origen geográfico de una muestra usando isótopos estables, ya que se incrementa la variabilidad de la firma isotópica en los sitios de origen. Esta variabilidad se ve reflejada en distintos trabajos en diferentes especies. Sin embargo, este

tema ha sido explícitamente tratado en pocos trabajos, principalmente en aves playeras (Farmer et al. 2004, Wunder et al. 2005) y rapaces (Lott et al. 2003). Sin embargo, la variabilidad máxima encontrada en estos trabajos no es mayor a la encontrada en otros trabajos que no consideran el problema explícitamente (Farmer et al. 2003, 2004, Torres Dowdall 2005). Bowen et al. (2005) tratan explícitamente el problema de la variabilidad incorporando en los intervalos de confianza de las predicciones de origen distintos factores productores de variabilidad. Como resultado, la precisión de la determinación del origen de paseriformes, tanto en América del Norte como Europa, es limitada (e.g., Fig. 9 en Bowen et al. 2005).

Comparando los valores isotópicos de H, C, N, O y S en plumas de chorlos en tres sitios en el noroeste argentino, Torres Dowdall (2005) encontró diferencias significativas entre dos años consecutivos en al menos un isótopo estable en los tres sitios. Wunder et al. (2005), analizando isótopos de H, C y N en plumas de *Charadrius montanus* encontró gran variabilidad entre individuos en un mismo sitio, afectando significativamente la calidad predictiva de los modelos que desarrollaron. Los valores de deuterio en plumas de individuos adultos de *Catharus bicknelli* en un sitio del este de Canadá presentaban un rango de -114.8‰ a -51.6‰ (Hobson et al. 2004a), mientras que el rango esperado de δD en precipitación para este sitio en particular es mucho menor (-79‰ a -60‰ ; Meehan et al. 2004). Estos ejemplos sugieren que la variabilidad, a pesar de que no sea considerada explícitamente en muchos estudios, es un factor determinante en el uso de isótopos estables para determinar conectividad migratoria. Por esto el estudio de las causas de la variabilidad y el análisis de los supuestos de la técnica requieren mayor atención.

En primer lugar, es necesario determinar si hay especies que presentan naturalmente mayor variabilidad que otras. Es esperable que especies con dietas especializadas presenten menor variabilidad en la firma isotópica que aquellas oportunistas o generalistas. Esto que parece obvio es, sin embargo, de relevancia en la aplicación de la técnica. Si existen especies naturalmente más variables que otras, esto significa que el uso de isótopos estables será más útil en algunas especies que en otras. Por

lo tanto, no se puede afirmar que la técnica sirve o no sirve para estudiar migraciones, sino más bien que la técnica es útil o no para una especie determinada (Hobson 2005a). En este sentido, también es necesario entender la historia natural de la especie de interés y resulta imprescindible conocer los ciclos de muda. Muchas especies mudan las plumas de vuelo en los sitios reproductivos antes de migrar, otras lo hacen una vez que han llegado a los sitios de invernada, mientras que otras presentan patrones intermedios con mudas suspendidas o mudas en sitios de parada durante las migraciones. De esta forma, la información isotópica en las plumas refleja sitios diferentes de acuerdo al patrón de muda.

En segundo lugar, un punto importante en especies que mudan en sitios no reproductivos es determinar si realizan movimientos invernales, es decir, si permanecen toda la temporada no reproductiva en un sitio específico o realizan desplazamientos entre diferentes sitios (Farmer et al. 2004, Torres Dowdall 2005). Si un individuo permanece en un mismo sitio toda la temporada se espera que todas sus plumas de vuelo presenten valores isotópicos similares (i.e., baja variabilidad entre plumas) y que estos valores reflejen la firma isotópica del sitio de muda. Por el contrario, si un individuo se desplaza durante el periodo de muda, la variabilidad entre plumas será alta y cada pluma reflejará la firma isotópica de distintos lugares. Entonces no existe un único sino múltiples sitios de origen, y la determinación dependerá de la pluma que se analice. Análisis de alas completas de chorlos neárticos sugieren que al menos algunos individuos se desplazan durante el periodo de muda (Farmer et al. 2003). Esta variabilidad dificulta la caracterización de sitios no reproductivos basada en la firma isotópica y, por lo tanto, reduce la precisión de la técnica, aunque brinda información sobre los posibles desplazamientos invernales.

Es necesario continuar los experimentos de laboratorio para poner a prueba los supuestos de la técnica (Gannes et al. 1997). Este es un campo de investigación que está creciendo rápidamente y las publicaciones sobre experimentos con isótopos estables son frecuentes. Por esto, es de esperar que nuevos estudios ayuden a entender la variabilidad observada en algunas especies (Farmer et al. 2004, Torres Dowdall 2005, Wunder et al. 2005).

Entender cuáles factores afectan la firma isotópica de cada especie, produciendo variabilidad entre individuos en un mismo sitio, ayudará a mejorar los modelos predictivos.

CONCLUSIONES

El uso de isótopos estables presenta un gran potencial para responder preguntas de conectividad migratoria que no eran abordables usando técnicas más tradicionales. Indudablemente, su aplicación en el estudio de especies migratorias aportará valiosa información para mejorar los criterios de conservación y manejo, y mejorará nuestro conocimiento sobre la biología y ecología de estas especies. Sin embargo, el uso de isótopos estables es una técnica relativamente nueva y, a medida que se realicen nuevos estudios, se podrá determinar más claramente sus límites y alcances. Por esto, se presentaron aquí algunos de los problemas con el uso de isótopos estables para determinar conectividad migratoria, en la creencia que entender los límites y problemas de una técnica ayuda a diseñar mejores estudios y a interpretar mejor los datos. Al mismo tiempo, conocer previamente estas limitaciones puede ayudar a predecir en qué especies o ecosistemas el uso de isótopos estable puede ser más útil y en cuáles puede ser más limitado. Las especies especialistas presentan más potencial que las generalistas para el uso de isótopos estables. Igualmente, especies que utilizan diferentes ambientes van a presentar mayor diferenciación en los valores isotópicos y por ende mayor posibilidad de éxito en el estudio de migraciones. Finalmente, la elección del tejido a ser analizado va a depender principalmente de la pregunta del investigador. Para estudiar conectividad migratoria en aves, las plumas parecen ser la mejor aproximación. Para desplazamientos de corta distancia, la sangre puede ser más conveniente.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a Víctor Cueto por la invitación a participar en el Simposio de Aves Migratorias en la Reunión Argentina de Ornitología 2005. Agradecemos especialmente a María Ruiz García por la ilustración para la figura 1. A Gisela Bazzano y dos revisores anónimos por los comentarios sobre el manuscrito que ayudaron a mejorarlo. J. Torres Dowdall agradece al programa de Maestría en Manejo de Vida Silvestre.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- ATKINSON PW, BAKER AJ, BEVAN RM, CLARK NA, COLE KB, GONZÁLEZ PM, NEWTON J, NILES LJ Y ROBINSON RA (2005) Unravelling the migration and moult strategies of a long-distance migrant using stable isotopes: Red Knot *Calidris canutus* movements in the Americas. *Ibis* 147:738–739
- BAIRLEIN F (2001) Results of bird ringing in the study of migration routes. *Ardea* 89:7–19
- BEARHOP S, ADAMS CE, WALDORN S, FULLER RA Y MACLEOD H (2004) Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology* 73:1007–1012
- BEARHOP S, WALDRON S, VOTIER SC Y FURNESS RW (2002) Factors that influence assimilation rates and fractionation of nitrogen and carbon isotopes in avian blood and feathers. *Physiological and Biochemical Zoology* 75:451–458
- BOWEN GJ, WASSENAAR LI Y HOBSON KA (2005) Global application of stable hydrogen and oxygen isotopes to wildlife forensics. *Oecologia* 143:337–348
- BOWEN GJ Y WILKINSON B (2002) Spatial distribution of $\delta^{18}\text{O}$ in meteoric precipitation. *Geology* 30:315–318
- CARLETON SA Y MARTINEZ DEL RIO C (2005) The effect of cold-induced increased metabolic rate on the rate of ^{13}C and ^{15}N incorporation in house sparrows (*Passer domesticus*). *Oecologia* 144:226–232
- CHAMBERLAIN CP, BLUM JD, HOLMES RT, XIAHONG F, SHERRY TW Y GRAVES GR (1997) The use of isotope tracers for identifying populations of migratory birds. *Oecologia* 109:132–141
- DAANSGARD W (1964) Stable isotopes in precipitation. *Tellus* 16:436–468
- DENIRO MJ Y EPSTEIN S (1981) Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 45:341–351
- EHLERINGER JR Y RUNDEL PW (1989) Stable isotopes: history, units, and instrumentation. Pp. 1–17 en: RUNDEL PW, EHLERINGER JR Y NAGY KA (eds) *Stable isotopes in ecological research*. Springer-Verlag, Nueva York
- ELSDON T Y GILLANDERS B (2003) Reconstructing migratory patterns of fish based on environmental influences on otolith chemistry. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 13:219–235
- EVANS-OEGEN L, HOBSON KA Y LANK DB (2004) Blood isotopic ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) turnover and diet-tissue fractionation factors in captive Dunlin: implications for dietary analysis of wild birds. *Auk* 121:170–177
- FARMER A, ABRIL M, FERNÁNDEZ M, TORRES J, KESTER C Y BERN C (2004) Using stable isotopes to associate migratory shorebirds with their wintering locations in Argentina. *Ornitología Neotropical* 15:377–384
- FARMER AH, RYE R, LANDIS G, BERN C, KESTER C Y RIDLEY I (2003) Tracing the pathways of neotropical migratory shorebirds using stable isotopes: a pilot study. *Isotopes in Environmental and Health Studies* 39:169–177

- GANNES LZ, O'BRIEN D Y MARTINEZ DEL RIO C (1997) Stable isotopes in animal ecology: assumptions, caveats, and a call for more laboratory experiments. *Ecology* 78:1271–1276
- GAYE-SIESSEGER J, FOCKEN U, ABEL H-J Y BECKER K (2003) Feeding level and diet quality influence trophic shift of C and N isotopes in Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus* (L.)). *Isotopes in Environmental and Health Studies* 39:125–134
- GUY R, FOGEL M Y BERRY J (1993) Photosynthetic fractionation of the stable isotopes of oxygen and carbon. *Plant Physiology* 101:37–47
- HANDLY L, AUSTIN A, ROBINSON D, SCRIMGEOUR C, RAVEN J, HEATON T, SCHMIDT S Y STEWART G (1999) The ^{15}N natural abundance ($\delta^{15}\text{N}$) of ecosystem samples reflects measures of water availability. *Austral Journal of Plant Physiology* 26:185–199
- HEBERT CE Y WASSENAAR LI (2001) Stable nitrogen isotopes in waterfowl feathers reflect agricultural land use in western Canada. *Environmental Science and Technology* 35:3482–3487
- HOBSON KA (1999) Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia* 120:314–326
- HOBSON KA (2002) Making migratory connections with stable isotopes. Pp. 379–391 en: BERTHOLD P Y GWINNER P (eds) *Avian migration*. Springer-Verlag, Berlín
- HOBSON KA (2005a) Stable isotopes and the determination of avian migratory connectivity and seasonal interactions. *Auk* 122:1037–1048
- HOBSON KA (2005b) Flying fingerprints: making connections with stable isotopes and trace elements. Pp. 235–246 en: GREENBERG R Y MARRA PP (eds) *Birds of two worlds: the ecology and evolution of migration*. Johns Hopkins University Press, Baltimore
- HOBSON KA, ALISAUSKAS RT Y CLARK RG (1993) Stable isotope nitrogen isotope enrichment in avian tissue due to fasting and nutritional stress: implications for isotopic analyses of diet. *Condor* 101:799–805
- HOBSON KA, AUBRY Y Y WASSENAAR LI (2004a) Migratory connectivity in Bicknell's Thrush: locating missing populations with hydrogen isotopes. *Condor* 106:905–909
- HOBSON KA Y BAIRLEIN F (2003) Isotopic discrimination and turnover in captive Garden Warblers (*Sylvia borin*): implications for delineating dietary and migratory associations in wild passerines. *Canadian Journal of Zoology* 81:1630–1635
- HOBSON KA, BOWEN GJ, WASSENAAR LI, FERRAND Y Y LORMEE H (2004b) Using stable hydrogen and oxygen isotopes measurements to infer geographical origins of migrating European birds. *Oecologia* 141:477–488
- HOBSON KA Y CLARK RG (1992) Assessing avian diets using stable isotopes II: factors influencing diet-tissue fractionation. *Condor* 94:189–197
- HOBSON KA Y WASSENAAR L (1997) Linking breeding and wintering grounds of neotropical migrant songbirds using stable hydrogen isotopic analysis of feathers. *Oecologia* 109:142–148
- IAEA (2001) *Global Network of Isotopes in Precipitation (GNIP) and Isotope Hydrology Information System (ISOHIS)*. International Atomic Energy Agency, Viena (URL: <http://isohis.iaea.org/>)
- KELLY JF, ATUDOREI V, SHARP ZD Y FINCH DM (2002) Insights into Wilson's Warbler migration from analyses of hydrogen stable-isotope ratios. *Oecologia* 130:216–221
- KELSALL JP (1970) Chemical elements in waterfowl flight feathers. *Canadian Wildlife Service* 19:1–11
- KELSALL JP Y BURTON R (1977) Identification of origins of lesser Snow Geese by X-ray spectrometry. *Canadian Journal of Zoology* 55:718–732
- KELSALL JP Y CALAPRIC JR (1972) Chemical content of waterfowl plumage as a potential diagnostic tool. *Journal of Wildlife Management* 36:1088–1097
- KENDALL C Y COPLEN TB (2001) Distribution of oxygen-18 and deuterium in river waters across the United States. *Hydrological Processes* 15:1363–1393
- LAJTHA K Y MARSHALL JD (1994) Sources of variation in the stable isotopic composition of plants. Pp. 1–21 en: LAJTHA K Y MICHENER RH (eds) *Stable isotopes in ecology and environmental sciences*. Blackwell Scientific Publications, Oxford
- LAJTHA K Y MICHENER RH (1994) *Stable isotopes in ecology and environmental sciences*. Blackwell Scientific Publications, Oxford
- LOTT CA, MEEHAN TD Y HEATH JA (2003) Estimating the latitudinal origins of migratory birds using hydrogen and sulfur stable isotopes in feathers: influence of marine prey base. *Oecologia* 134:505–510
- LOTT CA Y SMITH JP (2006) A GIS approach to estimating the origins of migratory raptors in North America using hydrogen stable isotope ratios in feathers. *Auk* 123:822–835
- MARRA PP, HOBSON KA Y COLMES T (1998) Linking winter and summer events in a migrant passerine bird by using stable-carbon isotope. *Science* 282:1884–1886
- MATTHEWS B Y MAZUMDER A (2004) A critical evaluation of intrapopulation variation of $\delta^{13}\text{C}$ and isotopic evidence of individual specialization. *Oecologia* 140:361–371
- MEEHAN TD, GIEMAKOWSKI JT Y CRYAN PM (2004) GIS-based model of stable hydrogen isotope ratios in North American growing-season precipitation for use in animal movement studies. *Isotopes in Environmental and Health Studies* 40:291–300
- MURPHY ME (1996) Energetics and nutrition of molt. Pp. 158–198 en: CAREY C (ed) *Avian energetics and nutritional ecology*. Chapman & Hall, Nueva York
- MYERS JP, MORRISON RIG, ANTAS PZ, HARRINGTON BA, LOVEJOY TE, SALLABERRY M, SENNER SE Y TARAK A (1987) Conservation strategy for migratory species. *American Scientist* 75:18–26

- POAGE MA Y CHAMBERLAIN P (2001) Empirical relationships between elevation and the stable isotope composition of precipitation and surface waters: considerations for studies of paleoelevation change. *American Journal of Science* 301:1–15
- ROYLE JA Y RUBENSTEIN DR (2004) The role of species abundance in determining the breeding origins of migratory birds using stable isotopes. *Ecological Applications* 14:1780–1788
- RUBENSTEIN DR, CHAMBERLAIN CP, HOLMES RT, AYRES MP, WALDBAUER JR, GRAVES GR Y TUROSS NC (2002) Linking breeding and wintering ranges of a migratory songbird using stable isotopes. *Science* 295:1062–1065
- RUBENSTEIN DR Y HOBSON KA (2004) From birds to butterflies: animal movements patterns and stable isotopes. *Trends in Ecology and Evolution* 19:256–263
- RUNDEL PW, EHLERINGER JR Y NAGY KA (1989) *Applications of stable isotopes in ecological research*. Springer-Verlag, Nueva York
- SILLETT TS, HOLMES RT Y SHERRY TW (2000) Impacts of a global climate cycle on population dynamics of a migratory songbird. *Science* 288:2040–2042
- STILL CJ, BERRY JA, COLLATZ GJ Y DEFRIES RS (2003) The global distribution of C3 and C4 vegetation: carbon cycle implications. *Global Biogeochemical Cycles* 17:1006–1029
- THORROLD S, LATKOCZY C, SWART P Y JONES C (2001) Natal homing in a marine fish metapopulation. *Science* 291:297–299
- TORRES DOWDALL J (2005) *Uso de isótopos estables para relacionar los hábitats estacionales de aves playeras neárticas*. Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba
- WASSENAAR L Y HOBSON KA (2000) Stable-carbon and hydrogen isotopes ratios reveal breeding origins of Red-winged Blackbirds. *Ecological Applications* 10:911–916
- WASSENAAR LI Y HOBSON KA (2003) Comparative equilibration and online technique for determination of non-exchangeable hydrogen of keratins for use in animal migration studies. *Isotopes in Environmental and Health Studies* 39:1–7
- WEBSTER MS Y MARRA PP (2005) The importance of understanding migratory connectivity and seasonal interactions. Pp. 199–209 en: GREENBERG R Y MARRA PP (eds) *Birds of two worlds: the ecology and evolution of migration*. Johns Hopkins University Press, Baltimore
- WEBSTER MS, MARRA PP, HAIG SM, BENSCH S Y HOLMES RT (2001) Links between worlds: unraveling migratory connectivity. *Trends in Ecology and Evolution* 17:76–83
- WHITE JWC (1989) Stable hydrogen isotope ratios in plants: a review of current theory and some potential applications. Pp. 142–160 en: RUNDEL PW, EHLERINGER JR Y NAGY KA (eds) *Applications of stable isotopes in ecological research*. Springer-Verlag, Nueva York
- WUNDER MB, KESTER CL, KNOFF FL Y RYE RO (2005) A test of geographic assignment using isotope tracers in feathers of known origin. *Oecologia* 144:607–617
- ZIEGEL H (1989) Hydrogen isotopes fractionation in plant tissues. Pp. 105–123 en: RUNDEL PW, EHLERINGER JR Y NAGY KA (eds) *Applications of stable isotopes in ecological research*. Springer-Verlag, Nueva York