

Universidad Nacional del Comahue Centro Regional Universitario Bariloche

Ecología de dos aves migrantes australes del Neotrópico en su área reproductiva en el centro de Argentina



Trabajo de Tesis para optar al Título de Doctora en Biología Licenciada María Emilia Rebollo

> Director: Doctor José Hernán Sarasola Codirector: Doctor Alex Edward Jahn

RESUMEN

Conocer los actores que interactúan para modular la ecología reproductiva de las aves es de gran importancia, dado que, ante el escenario actual de cambio global, la pérdida de biodiversidad es una problemática creciente, por las actividades antrópicas, como la ganadería y la presencia de rutas, que se desarrollan constantemente en desmedro de los ambientes naturales. Además, tanto las aves migrantes como las insectívoras presentan declives poblacionales. Un grupo de aves poco conocidas y abundantes son las migrantes australes del Neotrópico, que se reproducen en zonas templadas de Sudamérica. Entre ellas se encuentran el churrinche (*Pyrocephalus rubinus*) y la tijereta (*Tyrannus savana*). Ambas son insectívoras, categorizadas como de preocupación menor, aunque en Argentina habitan ambientes con gran presión humana, constituyendo buenos modelos de estudio, al ser de las especies más comunes de la región, pertenecientes a la familia más amplia del nuevo mundo (Tyrannidae) y sus nidos son fáciles de monitorear.

El objetivo general de esta tesis es analizar la ecología reproductiva del churrinche y la tijereta en su área de cría en el Espinal del centro de Argentina. El trabajo se estructuró en seis capítulos relacionados con los siguientes aspectos ecológicos, en ambientes con presencia de diferentes actividades antrópicas: 1) introducción y metodologías generales, 2) biometría y condición corporal, 3) selección y comportamiento de alimentación, 4) selección de hábitat de nidificación, 5) biología reproductiva y 6) conclusiones generales.

El área de estudio incluyó la provincia fitogeográfica del Espinal, en la provincia de La Pampa, en la Reserva provincial Parque Luro (RPPL) donde la ganadería está excluida desde hace cinco décadas, dos establecimientos privados con actividad principalmente ganadera, Los álamos (ELA) y Giuliani (EG), y la Ruta Nacional 35 (RN35) que los lindera. Se estudiaron ambas poblaciones reproductoras durante cuatro temporadas reproductivas, desde 2015-16 a 2018-19.

Para describir la biometría, evaluar la condición corporal y establecer los factores que los condicionan, se realizó la captura de individuos, que fueron anillados y medidos de forma estándar. Como ya ha sido descripto en otras áreas de sus distribuciones, ambas no presentaron un dimorfismo sexual muy marcado, aunque los machos son más grandes que las hembras y tampoco presentaron una relación morfométrica marcada según las clases de edades. Para el churrinche el índice de condición corporal (ICC) obtenido a partir de la regresión entre el peso y el largo del culmen fue el mejor indicador de la condición corporal. El churrinche presentó menor ICC ante un mayor desgaste y muda simétrica de las plumas y en una de las estancias ganaderas, respecto a la reserva. Para la tijereta no pudimos evaluar estas explicaciones por el bajo número de capturas.

Para determinar la selección de alimento, se describió la disponibilidad de alimento usando una red entomológica y la dieta a partir de análisis de sus heces. Principalmente ambas seleccionaron positivamente para alimentarse himenópteros, éstos más abundantes en la reserva, y coleópteros y la tijereta también ortópteros. Para describir su comportamiento de forrajeo se realizaron observaciones focales con binoculares. El éxito de caza de ambas fue explicado débilmente, el del churrinche por el sitio dónde se realizó el forrajeo, el cual fue más exitoso en la RPPL, respecto a la ELA, pero no difirió respecto a la RN35. También fue explicado por la percha empleada para emprender el forrajeo, ya que desde el suelo presentaron mayor éxito que cuando emprendieron el forrajeo desde un alambre, hierba o árbol. El de la tijereta, por la altura de forrajeo, presentando mayor éxito de caza a alturas mayores a 2 metros, respecto a forrajeos realizados desde el suelo hasta el metro de altura.

Para describir la selección de hábitat de nidificación se cuantificaron las características de su sitio de nidificación a escalas de micro y macrohábitat, comparando sitios usados y no usados por ambas. El churrinche seleccionó sitios con mayor cobertura de árboles, mientras que la tijereta seleccionó árboles más altos pero con un diámetro a la altura del pecho menor. A su vez, la tijereta seleccionó sus sitios de nidificación débilmente de acuerdo a la disponibilidad de coleópteros. A pesar de que las zonas con y sin ganadería presentaron diferencias en cuanto a sus características vegetales y disponibilidad de artrópodos, los hábitats de nidificación de ambas no difirieron según los sitios.

Para establecer los parámetros reproductivos básicos se localizaron y monitorearon nidos. En ambas, la temporada reproductiva en La Pampa va desde de principios de noviembre a principios de febrero. Como ha sido reportado, el tamaño de puesta, de nidada y la productividad fueron de uno a tres para el churrinche y de uno a cuatro para la tijereta. El éxito reproductivo del churrinche fue del 10,01% y la tasa de supervivencia del nido fue explicada débil y positivamente por la altura del nido, además fue levemente mayor en la RPPL, en dos de las temporadas evaluadas. El éxito reproductivo de la tijereta fue del 24,01% y la tasa de supervivencia del nido fue explicada débil y positivamente por la ubicación al este del nido.

En general los resultados sugieren que no existe un fuerte impacto de la presencia de la ruta y la ganadería en relación a los aspectos evaluados en esta tesis, aunque el churrinche presentó levemente menor condición física, mayor éxito de caza y éxito reproductivo en la reserva, y ambas mayor disponibilidad de himenópteros, respecto a áreas ganaderas. Probablemente, a largo plazo, la condición corporal, alimentación, selección de hábitat y reproducción están modeladas por el conjunto de presiones de selección que caracterizan el área, como son las inclemencias climáticas, caracterizadas por fuertes vientos y lluvias concentradas en verano, los parásitos de cría y depredadores, sumado a las presiones antrópicas características. Por último, se destaca la importancia de la existencia de las áreas protegidas y la necesidad de investigaciones futuras en cuanto al impacto de las actividades antrópicas sobre las comunidades del Espinal a largo plazo. Los resultados de esta tesis brindan importante información de base sobre la ecología del churrinche y la tijereta, que cumplen su rol en los ecosistemas que habitan.

"Ecology of two austral Neotropical migrant birds in their breeding area in the center of Argentina"

SUMMARY

Identify the factors that interact to module the breeding ecology of birds is very important, due to, given the current global change, biodiversity loss is a growing problem, mainly by anthropic activities, such as livestock and route presence, which are developed at the expense of natural environments. Furthermore, both migratory and insectivore birds are declining. An abundant and poorly group of birds are austral Neotropic migrants that breed in temperate zones of South America. Among Neotropic migrants we found Vermilion Flycatcher (*Pyrocephalus rubinus*, VEFL) and Fork-tailed Flycatcher (*Tyrannus savana*, FTFL). Both are insectivores and Least Concern, although in Argentina occupy habitats under high human pressures, serving as good study models, because they are among the most common species in the region, both are members of the largest family of birds in the New World (Tyrannidae) and their nests are not difficult to monitor.

The general aim of this thesis is to analyze the breeding ecology of VEFL and FTFL in their breeding area in the Espinal of central Argentina. The study has been structured in six chapters related to the following ecological aspects, in sites with presence of different anthropic activities: 1) general introduction and methodologies, 2) biometrics and body condition, 3) food selection and foraging behavior, 4) nest-site selection, 5) breeding biology, and 6) general conclusions.

The study area included the phytogeographic province of Espinal, in La Pampa province, in the Parque Luro provincial Reserve (RPPL), where livestock has been excluded for five decades, two private establishments with mainly livestock activity, Los álamos (ELA) and Giuliani (EG), and the National Route 35 (RN35) that borders them. Both reproductive populations were studied during four breeding seasons, from 2015-16 to 2018-19.

To describe the biometrics, assess the body condition and establish the factors that affect them, all individuals were captured, banded and measured in a standard method. As has been already described along other areas of their distribution, both species did not have a very marked sexual dimorphism, although males were larger than females and also did not present a marked morphometric relationship according to age classes. For VEFL, the body condition index (ICF) obtained from the regression between weight and culmen was the best indicator of body condition. VEFL had a lower ICF through bigger wear and molt feathers and, at one ranch, respect to the reserve. For FTFL we could not evaluate these explanations, given the low number of captured individuals.

To determine food selection, food availability using an entomological network and the diet from the analysis of their feces were described. Principally, both species positively selected hymenopterans, that were more abundant at the reserve, and beetles, and FTFL also ortopterans. To describe their foraging behavior, focal observations were made with binoculars. The foraging success of both species was weakly explained, in the case of the VEFL by the site where the foraging was carried out, which was more successful in the RPPL, compared to the ELA, but did not differed to the RN35. It was also explained by the perch used to hunt, since from the ground they presented greater success than when they started foraging from a fence, grass or tree. Foraging success of FTFL was explained by foraging height, presenting greater success at greater heights than 2 m, compared to forager from the ground to the 1 m.

To describe the nest-site selection of both species, the habitat characteristics of nest-site were quantified at micro and macrohabitat scales, comparing used and nonused sites. VEFL weakly selected nest-sites with greater tree cover, while FTFL weakly selected taller trees but with narrow trunks. Moreover, FTFL weakly selected nest-sites according to beetles availability. Although the areas with and without livestock showed differences in their vegetation features and food availability, nest-sites of both species did not differed according to sites.

To establish the basic breeding parameters we located and monitored all nests. The breeding season for both species in La Pampa goes from the beginning of November to the beginning of February. As it has been reported, the clutch size, brood size, and productivity were 1 - 3 for VEFL and 1 - 4 for FTFL. VEFL breeding success was 10.01% and nest survival was explained weakly and positively by nest height, it was also slightly higher in the RPPL, in two of the evaluated seasons. The FTFL breeding success was 24.01% and nest survival was explained weakly and positively by the east nest location.

In general, the results suggest there is no strong impact by the presence of route and livestock in relation to the evaluated aspects in this thesis, although VEFL showed slightly lower body condition, greater foraging success and breeding success in the protected area, compared to areas with presence of livestock. Probably, in the long term, body condition, food and habitat selection, and breeding performance are modulated by the set of selection pressures that characterize the area, such as inclement weather, characterized by strong winds and heavy rains concentrated in summer, brood parasites and predators, added to anthropic pressures. Finally, the importance of the existence protected areas is highlighted, and also future research is need to fill the gap about impacts of anthropic activities in the Espinal communities in the long term. The results of this thesis provide important basic information about the ecology of VEFL and FTFL that have their role in the ecosystems that habit.

AGRADECIMIENTOS

A cada persona y cada institución que de una u otra manera formaron parte de la realización y finalización de esta tesis. A las universidades, organismos estatales, directores, evaluadores, familiares, amigos, docentes, etcétera, que tal vez sin siquiera saberlo o notarlo, permitieron cumplir mi objetivo de "ser doctora en biología".

Por su apoyo institucional y académico, agradezco a la Universidad Nacional del Comahue, al Instituto de Ciencias de la Tierra y Ambientales de La Pampa, al Centro para el Estudio y Conservación de las Aves Rapaces de Argentina, a la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y a la Universidad Nacional de La Pampa. A la educación pública argentina, de excelente calidad, que me permitió formarme académicamente. Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por otorgarme una Beca Doctoral y acceder al sustento económico e institucional, tan prestigioso, del cual estoy orgullosa de haber formado parte, al igual que del resto de las instituciones antes nombradas.

Por darme la oportunidad de doctorarme, sus explicaciones y correcciones quiero agradecerle a mi director José H. Sarasola. También a mi codirector Alex E. Jahn, por su paciencia, voluntad, explicaciones, correcciones y siempre su buena predisposición, pero fundamentalmente por su confianza en mí para la realización de esta tesis. También gracias a él por la motivación en cada paso que fui dando en mi formación, sobre todo cuando las cosas se me pusieron más difíciles, así como también el incentivo a instruirme y no perder cada oportunidad que se cruzó y se cruza en este hermoso camino de la ornitología. Por su extremada labor y valiosas sugerencias agradezco además a los evaluadores del proyecto de esta tesis doctoral, como así también al jurado: Gustavo Fernández, Facundo Barbar y Pablo Yorio. Igualmente, a J. J. Roper y J. Seoane que me ayudaron en los análisis de datos y a R. A. Sosa que me asistió en la revisión de literatura. Esta tesis también fue posible gracias a los aportes económicos y de material de trabajo adquirido a través del subsidio #2012/17225-2 de la Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, obtenido por mi codirector y del Proyecto de Investigación N° 34 del Departamento de Recursos Naturales de la FCEyN-UNLPam, del cual formé parte como tesista. Asimismo, L. Pérez-Rodríguez donó material para los trabajos de determinación del sexo de las aves en el laboratorio.

Gracias a la Dirección de Recursos Naturales de la provincia de La Pampa y a la Subsecretaria de Ambiente por otorgarme los permisos necesarios para poder trabajar en la

provincia y en la Reserva provincial Parque Luro, respectivamente. A los propietarios de los campos por permitirme trabajar allí, con su amabilidad y voluntad, al igual que los empleados del Parque Luro. Por permitirme el uso del laboratorio agradezco al MHNLPam, en especial a su director, M. Cenizo, que siempre estuvo dispuesto a abrirme las puertas de la institución, y a A. Púgener que me facilitó el uso del microscopio de disección. Además un agradecimiento especial a César, con quien trabajamos a la par en todo lo que respecta a la alimentación de estas aves insectívoras, poniéndose a disposición para cualquier tarea y enseñándome sobre cada bichito o resto presa que encontrábamos juntos.

Infinitas gracias a todos los inmejorables ayudantes de campo, por tantas horas de caminatas, calor, sueño, a sol o sombra, muchos mates y siempre llenos de pajaritos hermosos y puestas de sol increíbles con los cuales deleitarnos. A Fer, Carmencita, David, Pablito, Manu, Agus x 2, Ana x 3, Juli, Migue, Alan, Lauri, Pauli, Sole, Iris, Jimena, Lucho, Mariano, Emi, Cele, César, Eduardo, Franco, Tomás, Espe, Maru, Bea y extraordinariamente fueron tantos que espero no olvidarme ninguno. De hecho, algunas fotografías de esta tesis pertenecen a algunos de ellos. Especialmente un agradecimiento a Joaquín, que más que un ayudante de campo fue mi guía y educador en todos los trabajos de campo, principalmente durante la primera temporada, dónde senté las bases para seguir casi solita tomando las riendas de dicha loca y hermosa aventura, que adoro con pasión. De la misma manera, a Loren, que me transmitió toda su sabiduría y entusiasmo, trabajamos una temporada a la par, se encargó del sexado molecular, pintó los increíbles dibujos de la portada y logró involucrarme a su vez en investigaciones futuras con la fascinante coloración de las aves. También Seba me ayudó con cuestiones de mapas e imágenes satelitales. Por último, en particular también a los vasquitos que año a año fueron llenando las tierras pampeanas de su diversión, cultura y amor por la naturaleza: Santi, Antton, Diego, Mikel, Ibai, Maialen, Maddi, David, Amaia y Haizea. En memoria de Mikel, que nos dejó pronto, pero marcados por su sonrisa, además de su pasión y sencillez fundamentalmente por las aves rapaces, pero también por cada organismo y cada minuto de la vida misma.

Un profundo agradecimiento a todos mis compañeros, los nuevos y los viejos que formamos esta hermosa familia de "pajarólogos", por el apoyo laboral y afectivo, que de una u otra forma me alentaron en este camino de la ciencia. Indudablemente poder disfrutar de su compañía, ayuda, amistad, mates, asados y demás, es algo extraordinario que no todos tienen el privilegio de tener. En especial a mi amiga, más que amiga hermana, Pauli, con la cual

comparto cada ínfimo pasito en esta vida, disfrutando de la dichosa amistad infinita y hasta me ayudó en la corrección de este manuscrito. También quiero destacar a "mamá Laura" que desde el comienzo confió en mí y me incentivó en esta aventura y a Migue, que con su pasión inigualable hace que uno no se olvide lo afortunados que somos de ser biólogos y ornitólogos, ambos mostrándome el camino cuando se transformaba en lo que parecía una odisea. Además a todos los compañeros de oficina y las aledañas, con los cuales charlamos cada dato, cada modelo, cada bicho nuevo visto por ahí o en el "hot-spost" de la ventana, compartimos cada mate y hasta incluso divagamos en cómo haremos para sobrevivir y hacer lo que nos gusta, ir al campo y seguir trabajando, porque investigar es trabajar, con los bolsillos pelados, como siempre. Entre ellos quiero resaltar a Maxi, Cali y Sole que me dieron una mano en la corrección de la escritura. Por otro lado, por todos los momentos compartidos y los que faltan, por permitirme bajar a tierra, olvidarme por un ratito de "los pajaritos" y compartir nuestra maravillosa amistad con todas las letras, gracias a cada una de "las lechonas" y sus lechoncitos, Ale, Jose e Isa, que me llenan de amor infinito.

Mi agradecimiento principal, por su amor eterno sobretodo, que crece día a día, su compañía, ayuda y apoyo total en esta carrera y siempre, va al amor de mi vida, Fer. Porque juntos todo es más lindo y con esfuerzo y amor todo se logra, hasta hicimos casi el campo completo juntos y me corregiste la redacción de esta tesis, trabajamos en la misma oficina, compartimos cursos y estancias afuera, caminando a la par esta locura de ser becarios del CONICET, precarizados y hasta a veces pobres, en esta increíblemente inestable y preciosa Argentina que tanto amamos. Sin embargo, a lo largo de esta gran aventura dimos el "sí" e inclusive formamos una familia impensada y más que perfecta, con nuestro bebé "peludito", Batmitan. No me cabe ninguna duda que sea donde sea, estaremos juntos siempre. "¡Te amooo, ERES!". También ¿Cómo no agradecerle a mi gato por tantos besitos, mordidas y locuras diarias? Si hasta parece que sabía cuándo era fin de semana o tarde a la noche y yo estaba en la "compu", para pedirme que juguemos o durmamos juntos. Llegar a tu casa y que te estén esperando 5 kg de devoción no tiene calificativos. ¡Gracias eternas "peludito" mío! Agradezco también a la familia de Fer, que es también mi familia, por tanto cariño, momentos compartidos y apoyo constante. En especial a mi cuña, Lile, que siempre está pensando en nosotros, buscando posibilidades para seguir creciendo y seguir teniendo hermosos momentos juntos, sumado a ese pequeño porotito Roma, mi segunda sobri, esa belleza que me llena de ternura, la cual increíblemente cuando comencé a escribir esta tesis todavía no estaba entre nuestros brazos.

No me alcanzan las palabras de agradecimiento para mi gran familia, por su amor e incondicionalidad infinitos, que fue aprendiendo con migo el camino del sacrificio, la perseverancia, el amor por lo que hacemos y la pasión por la naturaleza. Por acompañarme y sostenerme ante cada avance que voy dando en esta vida, sufriendo con migo cada traspié y festejando inmensamente cada logro. Primero a mi mami que desde siempre confió y vivió por mí y el resto de este hermoso equipo, "los Rebollitos". A la tía Susy, siendo parte también de cada pasito en esta travesía y a mis tres tesoros que me dio la vida: Marti, Agus y Edu. ¡No dudo que no hay nada más lindo que tener hermanos, aunque tener una sobrina no tiene precio! Visiblemente no puedo dejar de agradecer a quien va principalmente dedicada esta tesis, a mi sobrina Viky, que me derrite de amor cada día más. También a mis cuñados, por su cálido acompañamiento y comprensión, y finalmente porque daría lo que sea por abrazarlos y compartir este logro, porque me guían desde arriba y su indudable orgullo si estuvieran acá físicamente, agradezco a Cris, Lidia, Miky y fundamentalmente a mi Abue y Papá.

Nuevamente a todos, ¡muchísimas gracias!

,			
TAIL	N		T
	,,,	Ι.	. Pa

CAPÍTULO 1: Introducción y metodología generales	13
Introducción general	14
Especies en estudio	
Objetivo general	25
Hipótesis general	25
Metodología general	25
Área de estudio	25
Trabajo general de campo	28
Trabajo general de laboratorio	29
Análisis general de datos	30
tijereta en La Pampa	
Metodología	35
Área de estudio y trabajo de campo	35
Anillado, edad, sexo, biometría y condición corporal	36
Sexado molecular	40
Análisis de datos	40
Resultados	42
Discusión	56
CAPÍTULO 3: Comportamiento de forrajeo y selección de alir durante su época reproductiva: Comparaciones entre ambientes po ganadería	oreservados y con rutas
Introducción	62
Metodología	64
Área de estudio	64
Trabajo de campo	65
Trabajo de laboratorio	66
Análisis de datos	67
Resultados	70
Disponibilidad de alimento v dieta	70

Comparación en la dieta de ambas especies	78
Selección de alimento	78
Comportamiento de forrajeo	79
Éxito de caza	81
Comparación en el comportamiento de forrajeo y éxito de caza de ambas esp	ecies85
Discusión	85
CAPÍTULO 4: Selección de sitio de nidificación de dos migrantes aus	trales del
Neotrópico evaluadas a escalas de micro y macrohábitat: una comparación	entre sitos
con y sin ganadería	90
Introducción	91
Metodología	93
Área de estudio	93
Búsqueda de nidos y descripción del hábitat	94
Análisis de datos	95
Resultados	96
Discusión	103
CAPÍTULO 5: Biología reproductiva del churrinche y la tijereta, tanto en	ambientes
preservados como ganaderos del centro de Argentina	107
Introducción	108
Metodología	112
Área de estudio	112
Trabajo de campo	112
Estimación de parámetros reproductivos	113
Análisis de datos	116
Resultados	119
Nidos, intentos de reproducción y parejas: reutilización, fidelidad y distancia	s119
Temporada reproductiva	122
Periodos y parámetros reproductivos	124
Explicación de la fecha de inicio de puesta sobre los parámetros reproductivo	os126
Parasitismo por Tordo renegrido	128
Explicación del año de la temporada reproductiva y el sitio de estudio sobre	la fecha de
inicio de puesta y la supervivencia del nido	129

Explicación de las características del hábitat sobre la supervivencia del nido	131
Discusión	131
<u>CAPÍTULO 6:</u> Conclusiones generales	137
<u>BIBLIOGRAFÍA</u>	145
ANEXO 1: Artículo de respaldo	170

CAPÍTULO 1

"Introducción y metodología generales"



Introducción general

La ecología, al relacionar las características de la historia de vida de los organismos entre sí y con su ambiente, es un aspecto ampliamente estudiado desde los comienzos de la ciencia, dado que la evolución de las especies es producto de estas relaciones (Stauffer 1957, Odum y Barrett 2005). Dentro de los aspectos importantes en la historia de vida, se pueden mencionar la condición corporal de los individuos, su tipo de alimentación y los hábitats que ocupan, junto con las estrategias de reproducción que presentan. Por un lado, la condición de los individuos limita sus habilidades para desarrollar todas las actividades vitales, ya que el desenvolvimiento de cada una requiere gastos energéticos determinados (Peig et al. 2009). Por otro lado, el hábitat, definido como el conjunto de factores ambientales que permiten la supervivencia y reproducción de los organismos, constituye un factor de selección importante (Harris y Kangas 1988, Block y Brennan 1993). En el caso de las aves, la calidad del hábitat, incluyendo tanto las características en la estructura de la vegetación, las condiciones climáticas y la disponibilidad de alimento, son los principales factores que afectan al desarrollo de sus actividades vitales (Cody 1985, Harris y Kangas 1988, Block y Brennan 1993). Por ejemplo, el fotoperíodo y la disponibilidad de alimento pueden modelar, por medio de procesos evolutivos, la determinación del período reproductivo de las aves en un momento dado (Lack 1950). Por otro lado, la selección de hábitat para nidificar se encuentra influenciada, entre otros factores, por la disponibilidad de sitios adecuados para criar, que resulta uno de los principales condicionantes en la reproducción de las aves (Lack 1968, Newton 1998). La reproducción, la cual permite la perpetuación de las especies en el tiempo y espacio, ha sido el principal tema de estudio en la mayoría de las investigaciones sobre estos animales (Lack 1968, Martin 1987). Además de ser el grupo de vertebrados más estudiado (Bonnet et al. 2002, Titley et al. 2017), numerosos estudios, por no especificar la mayoría, presentan alguna relación de las características propias de los individuos o poblaciones con su ambiente, por lo cual incluyen algún aspecto ecológico.

A su vez, el momento en que ocurren los procesos biológicos que se suceden a lo largo del ciclo de vida de las especies, es decir la fenología, constituye un aspecto clave en las relaciones ecológicas (Leith 1974, Chmura et al. 2019). Por ejemplo, las poblaciones de churrinche (*Pyrocephalus rubinus*) ubicadas más al norte de su distribución en Norteamérica anidan y mudan en fechas posteriores, respecto a poblaciones ubicadas más al sur de la región (Butler et al. 2013). Para algunas aves migratorias se ha demostrado que los individuos con mejor estado corporal y/o capacidad fenotípica y que arriben tempranamente de la migración

respecto de sus pares, podrán escoger los sitios y el momento más adecuados para llevar a cabo sus actividades vitales, como alimentarse, mudar o reproducirse (Clark et al. 2014, Lany et al. 2016, Mizel et al. 2017, Morrison et al. 2019). Los individuos de tijereta (*Tyrannus savana*) y otros migrantes, que arriban antes a los sitios reproductivos, luego de la migración de primavera, experimentan comparativamente mayor éxito reproductivo, respecto a los que llegan luego (Bejarano y Jahn 2018, Morrison et al. 2019). Por otro lado, el éxito reproductivo puede estar relacionado con factores ambientales externos como la densidad estacional del follaje y/o la disponibilidad de alimento en un determinado periodo (Borgmann et al. 2013). De este modo, la sincronía entre los procesos biológicos y los recursos necesarios permite el desarrollo de dichos procesos y en definitiva la supervivencia de las especies (Clark et al. 2014, Lany et al. 2016).

Ante el escenario actual de cambio global, la pérdida de biodiversidad es uno de los problemas más significativos que existen en el planeta, causada fundamentalmente por los cambios en el uso de la tierra, el agua y el aire, que producen desde la degradación a la pérdida de hábitat de las especies (Vitousek et al. 1997, Foley 2005, Macdougall et al. 2013, Lambertucci et al. 2015). Dichos cambios son producidos principalmente por actividades de origen antrópico como la urbanización, la minería, el desarrollo de infraestructuras edilicias, la quema de combustibles fósiles, la agricultura y la ganadería, entre otros (Foley 2005, Lambertucci et al. 2015, Vitousek et al. 2016). Prueba de esta gran pérdida de biodiversidad, es el declive de las comunidades de insectos registrado a lo largo del planeta (Conrad et al. 2006, Lister y Garcia 2018), el cual tiene un impacto directo sobre las poblaciones de aves insectívoras, que también presentan declives poblacionales (Sanderson et al. 2006, Nebel et al. 2010). Además, actualmente el 40% de las aves migrantes presentan declives poblacionales y casi 200 especies se encuentran amenazadas (BirdLife International 2014).

La ganadería, ya sea de tipo vacuno, caprino, ovino, para la producción fundamentalmente de carne, fibras y leche, y también otros productos (McAcalpine et al. 2009, Robinson et al. 2011), es una de las principales actividades antrópicas que promueve la degradación y pérdida de hábitat del planeta (Vitousek et al. 1997, Foley 2005, Robinson et al. 2011, Phelps y Kaplan 2017). De acuerdo a su intensidad, por ejemplo, relacionado al número de individuos y al tiempo que permanecen en cada territorio, la ganadería puede afectar a la ecología de las aves de diferente manera, aunque no están del todo claros los mecanismos por los cuales actúa (Evans et al. 2005, Prior et al. 2011). Entre otros aspectos, esta actividad humana puede incidir negativamente sobre la calidad del hábitat y

consecuentemente sobre la reproducción y abundancia de las aves (Dennis 2003, Martin y Possingham 2005, Evans et al. 2006, 2015, Beja et al. 2013). Los mecanismos son diversos: puede modificar la disponibilidad de alimento para especies insectívoras (Dennis 2003, Wallis De Vries et al. 2007, McMahon et al. 2010) y los sitios adecuados para criar (Evans et al. 2015), puede aumentar la incidencia de la depredación (Beja et al. 2013) o de los parásitos de cría (Gowaty 1994, Goguen y Mathews 2001, Schmiegelow y Monkkonen 2002, Patten et al. 2006). Además, puede influir en la proporción de sexos de los pichones (Prior et al. 2011), en el tamaño de los huevos (Evans et al. 2005) o disminuir el éxito reproductivo de las aves (Beja et al. 2013). Si bien la mayoría de los trabajos de los efectos de la ganadería se han realizado sobre aves que crían en el suelo, también se ha demostrado que esta actividad, de acuerdo a su tipo e intensidad, puede impactar de diferente manera a las distintas comunidades, lo cual es relevante para la conservación de las especies, sus hábitats y sus procesos ecológicos (Bock et al. 1993, Gowaty 1994, Mastrangelo y Gavin 2012, Evans et al. 2015, Hansen et al. 2019)

Otra de las actividades antrópicas que promueve la degradación y pérdida de hábitat e influye sobre la ecología de las aves es la creación de rutas (Vitousek et al. 1997, Foley 2005, Loss et al. 2015). Estas infraestructuras humanas, que permiten la circulación del tránsito para la conectividad entre las personas, además de producir directamente la mortandad de los organismos silvestres que habitan cercanas a ellas (Erritzoe et al. 2003, Alves da Rosa y Bager 2012, Loss et al. 2015), también pueden afectar su ecología. La riqueza, diversidad y disponibilidad de artrópodos, alimento para las especies de aves insectívoras, pueden verse afectadas por estos disturbios (Kotze et al. 2012, Knapp et al. 2013). La presencia de rutas y caminos también promueven la fragmentación de hábitat, provocando por un lado, la disminución de la calidad de los sitios para criar de algunas especies de aves (Burke y Nol 1998, Schmiegelow y Monkkonen 2002), pero por otro afectando directamente a su reproducción (Reijnen et al. 1997, Summers et al. 2011). Se ha comprobado que la fragmentación, por ejemplo, permite el acceso a depredadores y parásitos de cría, los cuales provocan un descenso en el éxito reproductivo de las poblaciones de aves (Schmiegelow y Monkkonen 2002, Griesser et al. 2007, Rodewald y Shustack 2008, Sosa y Casenave 2017). Por lo tanto, la consideración de la presencia y también el tipo de caminos y rutas es relevante a la hora de planificar el desarrollo sustentable e implementar planes de manejo y conservación (Summers et al. 2011, Alves da Rosa y Bager 2012, Loss et al. 2015).

La conservación de las aves migrantes presenta un importante desafío para los gestores de fauna silvestre, ya que a diferencia de las especies residentes, las cuáles transcurren su ciclo vital en un único espacio geográfico o realizando desplazamientos menores dentro de una región, los cambios de hábitats periódicos que realizan las someten a presiones de selección adicionales provenientes de cada ambiente (Martin y Finch 1995, Moore 2000, Newton 2007, Wilcove y Wikelski 2008, Schuster et al. 2019). Sumado a esto, existen numerosos estudios en los cuales se resalta el desconocimiento de este tipo de especies en Sudamérica, sobre todo si se las compara con lo que se conoce con respecto a las distribuidas en Norteamérica y Europa (Martin 1996a, Cueto y Jahn 2008, Cueto et al. 2008, Faaborg et al. 2010). En particular, las aves migrantes australes del Neotrópico, comprenden más de 220 especies que se reproducen en zonas templadas de América del Sur y transcurren su etapa no reproductiva en zonas tropicales o subtropicales del continente (Chesser 1994, Cueto y Jahn 2008). Dentro de éstas, la familia que posee el mayor número de especies es la Tyrannidae, con un 23% del total (Chesser 1994). La familia Tyrannidae es la más numerosa en cuanto a número de especies de aves en Sudamérica, la cual presenta tanto especies residentes como migrantes y es exclusiva del continente americano (Fitzpatrick 2004). En la zona central de Argentina, dos tiránidos migrantes australes del Neotrópico son el churrinche y la tijereta (Fitzpatrick 2004, Ellison et al. 2009, Jahn et al. 2013, Jahn y Tuero 2013, de la Peña 2016, Tuero et al. 2019).

Si bien ambas se encuentran categorizadas como de preocupación menor en cuanto a su conservación, el churrinche (BirdLife International 2017) y la tijereta (BirdLife International 2016) ocupan áreas, a lo largo de su amplia distribución en Argentina, que comprenden hábitats con gran presión humana (Fitzpatrick 2004, Ellison et al. 2009, Jahn y Tuero 2013, de la Peña 2016, Tuero et al. 2019). Además, el churrinche se encuentra en declinación en Estados Unidos, principalmente debido a la pérdida de hábitat de los ambientes ribereños que allí habita (Gaines 2008, Ellison et al. 2009), y se estima que una subespecie de las Islas Galápagos (*P. r. dubius*) ya se ha extinguido (Carmi et al. 2016). Uno de los hábitats que ambas especies comparten en Argentina son los bosques semiáridos del Espinal o el Chaco Húmedo, que constituyen las ecorregiones de dicho país con mayor porcentaje de transformación, con un 37% y 29%, respectivamente durante los últimos cien años (Brown et al. 2006). En el Espinal las actividades humanas incluyen la deforestación y el rápido avance de la frontera agropecuaria, como así también el inapropiado uso de agroquímicos, la alteración de los regímenes de fuego, la introducción de especies exóticas y el sobrepastoreo

por la ganadería (Morris y Ubici 1996, Roberto et al. 1997, Fernández y Busso 1999, Brown et al. 2006, SAyDS 2007, Macchi et al. 2013, Distel 2016). Estos cambios en el uso de la tierra, el agua y el aire resultan fundamentalmente en la arbustización, fragmentación y pérdida de hábitat para las especies de fauna nativa (Brown et al. 2006, SAyDS 2007, Macchi et al. 2013).

A pesar de ser dos especies muy abundantes (Fitzpatrick 2004), no existen trabajos que evalúen factores ecológicos y reproductivos interrelacionados del churrinche y la tijereta en el centro de Argentina. Ambas pueden servir como modelos para comprender los impactos de las actividades humanas sobre la comunidad de aves del Espinal, tales como la presencia de ganadería y rutas, por varias razones. Primero, se encuentran entre las especies más comunes de la región, por lo que colectar suficientes tamaños de muestras es factible. Segundo, sus nidos no son difíciles de encontrar e inspeccionar (e.g. Ellison 2008, Zuria and Rendón-Hernández 2010, Escola et al. 2013, Salvador 2013), lo cual facilita el monitoreo de su biología reproductiva. Por último, ambas pertenecen a la familia Tyrannidae, la familia más amplia del nuevo mundo (Fitzpatrick 2004), de modo que las dos pueden servir como modelo de numerosas especies taxonómicamente similares del Neotrópico. Es importante contar con información de base de la historia de vida de ambas especies y este trabajo pretende poner en evidencia sus principales limitantes ecológicas, evaluando las interacciones de su condición corporal, alimentación, selección de hábitat y reproducción con el ambiente. En este caso particular, se relaciona la ecología reproductiva de ambos migrantes australes del Neotrópico con los posibles impactos de las actividades ganaderas y presencia de rutas, lo cual también es de utilidad a la hora de implementar planes de sustentabilidad y conservación de las aves del Espinal y sus ambientes (Martin y Finch 1995, Reijnen et al. 1997, Ambrosini et al. 2012). Por último, información sobre especies modelo tales como ésta puede resultar relevante cuando se planteen estrategias de manejo y conservación tanto sobre tierras públicas como privadas en el Espinal y alrededores (Lerner 2004, Sarasola et al. 2005, Brown et al. 2006, SAyDS 2007, González-Roglich et al. 2012, Macchi et al. 2013).

Especies en estudio

El churrinche es un tiránido de la subfamilia Fluvicolinae que se distribuye de forma discontinua desde el sudoeste de Estados Unidos, abarcando toda América Central y América del Sur hasta Argentina (Fig. 1, BirdLife International 2017). Presenta 13 subespecies, la mayoría de las poblaciones son residentes sin realizar mayores desplazamientos entre

estaciones, a excepción de las poblaciones localizadas en los extremos de su distribución que presentan hábitos migratorios. Habita bosques, matorrales, sabanas y zonas agrícolas y ribereñas (Fitzpatrick 2004, Capllonch et al. 2009, Ellison et al. 2009, de la Peña 2016). Es insectívoro y cazador al vuelo (Fitzpatrick 1980, 2004, Ellison et al. 2009, de la Peña y Salvador 2010). La subespecie que se encuentra es Argentina es *P. r. rubinus*, que se reproduce en Argentina desde octubre a enero, es monógama, territorial y construye sus nidos abiertos en forma de taza sobre plantas leñosas (Fraga 1977, Mason 1985, Mezquida 2002, de la Peña 2016, Fig. 2).



Figura 1. Distribución mundial del churrinche (modificado de BirdLife International 2017).



Figura 2. Nidos de churrinche en La Pampa, Argentina.

El churrinche presenta un tamaño corporal de 13 a 14 cm (Fig. 3). Los pichones al abandonar el nido presentan un plumaje juvenil similar al de las hembras adultas, pero con las plumas típicas de su edad, con bordes pardos y de menor calidad (Fig. 3a y b). Los inmaduros se diferencian de los adultos en que presentan las plumas cobertoras primarias juveniles retenidas y algunas plumas primarias y secundarias también retenidas, típicas de su plumaje formativo (Fig. 3c y d). Por su parte, el plumaje definitivo de los adultos no presenta plumas retenidas de plumajes anteriores, aunque no está claro pero es probable que presenten un plumaje alterno (Pyle 1997, 1998, Ellison et al. 2009). Tanto los inmaduros como los adultos hembras (Fig. 3e y f) presentan el dorso de color gris a pardo, con un vientre estriado en colores blanco a gris y pardo y la región cloacal de amarilla a anaranjada o salmón, mientras que los inmaduros y adultos machos (Fig. 3g y h) presentan una coloración carmesí llamativa y característica, con las alas y un antifaz de color pardo (Pyle 1997, 1998, Fitzpatrick 2004, Ellison et al. 2009, de la Peña 2016).

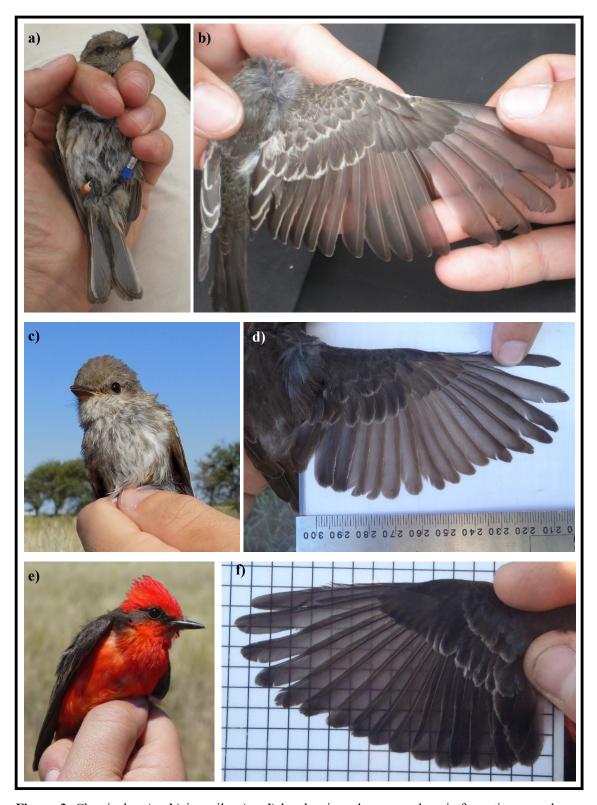


Figura 3. Churrinche a) y b) juvenil, c) y d) hembra inmadura, con plumaje formativo con plumas del vuelo centrales retenidas del ala y e) y f) adulto macho.

La tijereta es un tiránido de la subfamilia Tyranninae que presenta una distribución que abarca desde el sur de Norteamérica hasta el centro de Argentina, representada por cuatro subespecies tanto con poblaciones residentes como migrantes (Fig. 4, Fitzpatrick 2004, BirdLife International 2016). Habita lugares abiertos, fundamentalmente sabanas de pasturas con árboles y arbustos, también áreas residenciales y ambientes ribereños (Fitzpatrick 2004, Jahn y Tuero 2013, de la Peña 2016). Es igualmente insectívora y cazadora al vuelo durante su época reproductiva, aunque en su área de invernada también se alimenta de frutos (Fitzpatrick 1980, 2004, de la Peña y Salvador 2010, Jahn y Tuero 2013). La tijereta que habita en Argentina corresponde a la subespecie *T. s. savana*, la cual se reproduce desde octubre a febrero, es monógama, territorial y construye sus nidos abiertos en forma de taza sobre plantas leñosas (Mason 1985, Mezquida 2002, Salvador 2013, de la Peña 2016, Tuero et al. 2019; Fig. 5).



Figura 4. Distribución mundial de la tijereta (modificado de BirdLife International 2016).



Figura 5. Nidos de tijereta en La Pampa, Argentina.

La tijereta presenta un tamaño corporal de entre 28 a 40,5 cm y una cola alargada en forma ahorquillada característica (Fig. 6). Los pichones abandonan el nido con el plumaje juvenil similar al de los adultos, pero con las plumas típicas de su edad, con bordes pardos y la cola corta, en relación a las otras clases de edades, además de que no poseen corona oculta amarilla (Fig. 6a y b). Tanto los inmaduros como los adultos presentan la cabeza negra con corona oculta amarilla, la cola y alas de color negro a gris y el resto del cuerpo blanco. Los inmaduros se diferencian de los adultos en que presentan las plumas cobertoras primarias juveniles retenidas, típicas de su plumaje formativo (Fig. 6c y d), mientras que los adultos presentan un plumaje definitivo sin plumas retenidas de plumajes anteriores, aunque no está claro pero es probable que presenten un plumaje alterno (Pyle 1997). Las hembras (Fig. 6c y e) se diferencian de los machos (Fig. 6d y e) en que poseen la cola más corta y no poseen "notch", una curvatura particular en la punta de las plumas primarias más externas (Pyle 1997, Fitzpatrick 2004, Jahn y Tuero 2013, de la Peña 2016).



Figura 6. Tijereta **a)** y **b)** juvenil, **c)** inmaduro hembra con plumaje formativo con plumas cobertoras primarias retenidas en el ala, **d)** adulto macho con plumas primarias distales con "notch" y **e)** hembra a la izquierda y macho a la derecha, con su cola más larga.

Objetivo general

Analizar la ecología reproductiva del churrinche y la tijereta en su área de cría en el Espinal del centro de Argentina, a través de la descripción de su condición corporal, alimentación y selección de hábitat en relación a su reproducción, en ambientes con presencia de diferentes actividades antrópicas.

Hipótesis general

La condición corporal, alimentación, selección de hábitat y reproducción del churrinche y la tijereta, en el Espinal del centro de Argentina, varían de acuerdo al momento de la estación reproductiva y a la presencia o ausencia de disturbios antrópicos alrededor del nido.

Metodología general

Área de estudio

Se encuentra dentro de la provincia fitogeográfica del Espinal, más precisamente en el Distrito del Caldén, perteneciente al Dominio Chaqueño de la Región Neotropical (Fig. 7, Cabrera y Willink 1973, Oyarzabal et al. 2018). Dicho distrito ocupa una superficie aproximada de 40.000 km² entre las isohietas 400 y 700 mm del centro de Argentina entre el sur de San Luis, la zona central de La Pampa y el sur de la provincia de Buenos Aires (Cabrera y Willink 1973). El clima es templado y semiárido, con la existencia de un déficit hídrico y precipitaciones estacionales de octubre a marzo y una temperatura media anual que va de 14 a 16° C, pero con grandes amplitudes térmicas a lo largo del año, con temperaturas medias en enero de 24° C y en julio de 8° C (Cabrera y Willink 1973, Belmonte et al. 2017). Las tormentas locales son comunes, con altos niveles de precipitación en pocas horas: hasta 87,88 mm por día durante las temporadas reproductivas estudiadas y con posibilidad de precipitaciones en forma de granizo (Servicio Meteorológico Nacional, reporte interno). La velocidad media del viento a 2 m sobre el nivel del suelo es de 8,1 km/h (Belmonte et al. 2017), alcanzando ráfagas de hasta 70,6 km/h durante el período de estudio evaluado (Servicio Meteorológico Nacional, reporte interno). La velocidad del viento es siempre mayor fuera que dentro del bosque y las direcciones del viento predominantes son NE y SE (Duval y Campo 2017).

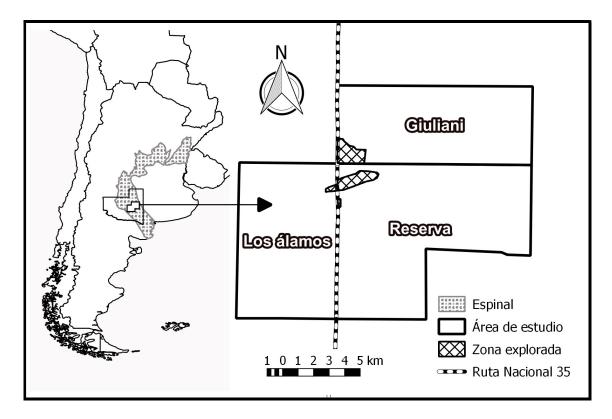


Figura 7. Localización de la Reserva provincial Parque Luro y los dos establecimientos privados, Los álamos y Giuliani, y la zona explorada dentro del área de estudio en el Espinal de La Pampa, Argentina.

El paisaje del área de estudio es típicamente un caldenal abierto (Fig. 8a), un bosque caducifolio de caldén (*Prosopis caldenia*) de tipo sabana casi monoespecífico en su estrato arbóreo, con un estrato herbáceo compuesto de gramíneas y un escaso a ausente estrato arbustivo. También se registran zonas de caldenal cerrado (Fig. 8b), con mayor presencia de vegetación arbustiva. Otras especies de árboles presentes pero mucho menos abundantes son el chañar (*Geoffroea decorticans*), la sombra de toro (*Jodina rhombifolia*) y el algarrobo (*Prosopis flexuosa*). En el estrato más bajo predominan gramíneas como *Nassella* spp., *Jarava* spp. y *Piptochaetium* spp., mientras que cuándo el estrato medio está presente predominan el piquillín (*Condalia microphylla*), el molle (*Schinus fasciculatus*) y los arbustos del género *Lycium* spp. (Cabrera y Willink 1973, Sarasola et al. 2005, Duval et al. 2012, Oyarzabal et al. 2018).

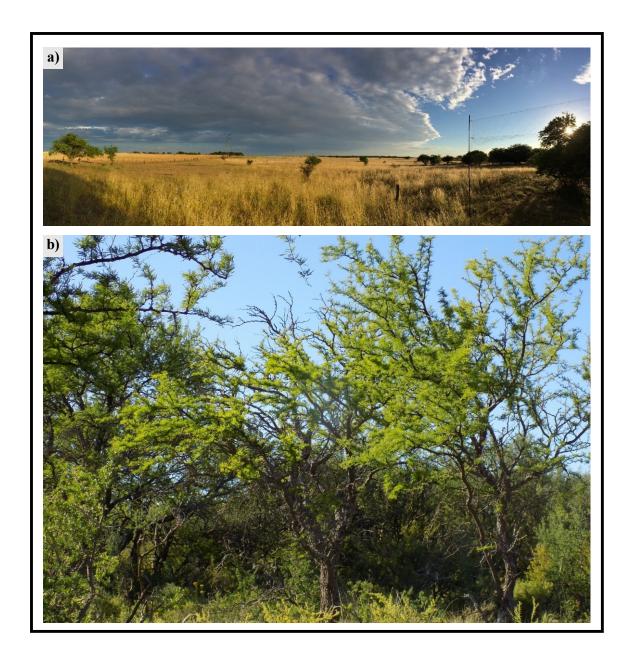


Figura 8. Paisaje típico del área de estudio comprendiendo un a) caldenal abierto y un b) caldenal cerrado, en la Provincia fitogeográfica del Espinal, Distrito del Caldén, del centro de Argentina.

La zona de muestreo se ubica en el departamento Toay, en el centro este de la provincia de La Pampa, Argentina. Los sitios de estudio comprenden la Reserva provincial Parque Luro (RPPL, 36° 56' 00" S y 64° 14' 00" O) y dos establecimientos privados: Los álamos (ELA) y Giuliani (EG), los cuales se ubican de manera aledaña a dicha reserva por su lado oeste y norte respectivamente, y las zonas cercanas a estos sitios de la Ruta Nacional 35

(RN35), ya que los tres están ubicados sobre la misma (Fig. 7). La zona explorada dentro del área de estudio para la realización de esta tesis comprendió 3,22 km² (Fig. 7). La reserva está localizada a 35 km al sur de la ciudad capital de La Pampa, Santa Rosa, representa el único área protegida del bosque xerófilo de caldén y comprende 76,07 km² (Sarasola et al. 2005), además de haber sido categorizada como un Área de Importancia para la Conservación de las Aves (AICA, Maceda 2005). Las actividades agro-ganaderas y la caza están prohibidas en la reserva actualmente, a pesar de que la ganadería estuvo presente desde los 1820s hasta 1967 (González-Roglich et al. 2012). Sin embargo, existen zonas dedicadas al turismo, con áreas perturbadas por la presencia de visitantes, caminos de accesos e infraestructuras edilicias (Sarasola et al. 2005), pero no comprendieron la zona explorada durante este estudio. El ELA comprende 50,80 km² y el EG 49,57 km² y en ambos se practica principalmente ganadería vacuna de cría y mínimamente actividades agrícolas.

Trabajo general de campo

Se realizaron monitoreos de las poblaciones reproductoras de churrinche y tijereta durante cuatro temporadas reproductivas sucesivas, desde 2015-16 a 2018-19, incluyendo el período previo y posterior a la reproducción, el cual comprende desde la llegada hasta la partida de las aves a sus áreas de cría, de septiembre a marzo (primavera-verano). Se procedió a la localización de los nidos y a su seguimiento y monitoreo en forma periódica, en general cada 3 a 5 días, procurando la más cuidadosa inspección posible para no afectar el comportamiento y la reproducción de las especies por la intervención humana (Martin y Geupel 1993, Ralph et al. 1993). Durante las visitas se determinaron los parámetros reproductivos básicos de ambas especies.

Se capturaron tanto individuos reproductores como pichones de ambas especies. Para los reproductores se emplearon redes de niebla, mientras que los pichones fueron capturados directamente de los nidos a los 12-14 días de edad, mantenidos en bolsas de tela hasta su procesamiento (Ralph et al. 1993, Bub 1996). A cada uno de los individuos capturados se los anilló y se les tomaron medidas biométricas, muestras de sangre que se conservaron en alcohol absoluto (sólo a aquellos que no se pudieron sexar a partir de su plumaje), heces y se registraron características relacionadas a su condición corporal, estado reproductivo, muda y desgaste del plumaje (Ralph et al. 1993, Pyle 1997, 1998, NABC 2003, Owen 2011, Pyle et al. 2015). Todos los individuos fueron anillados para su identificación con anillas de metal grabadas con una dirección de remito del Centro Nacional de Anillado de Aves del Instituto

Miguel Lillo (Tucumán), y con anillas plásticas de color formando códigos que permiten la identificación visual de los individuos sin necesidad de recapturarlos.

La disponibilidad de alimento se evaluó mediante la captura de artrópodos con redes entomológicas, contabilizando 35 golpes en 25 m en línea recta, en el rango de alturas de 0,50 y 2,00 m. Las muestras fueron conservadas en frascos herméticos rotulados con alcohol al 70% (Cooper y Whitmore 1990, Hutto 1990, Luna 2005, Darrigran et al. 2007). La dieta de ambas especies se determinó a través de la recolección de heces durante la manipulación y anillamiento de los individuos, las cuales fueron conservadas en alcohol al 70% hasta su posterior análisis en laboratorio (Rosenberg y Cooper 1990, Jahn et al. 2010). La selección de alimento se evaluó comparando la frecuencia de las presas en las muestras de disponibilidad en relación a la frecuencia de las presas en la muestras de heces de cada especie (Manly et al. 2004). Para describir el comportamiento de forrajeo, se realizaron observaciones focales de cada intento de forrajeo, empleando binoculares 10 x 42, registrando la percha a partir de la cual emprendieron su forrajeo, la altura de forrajeo desde el nivel del suelo y el éxito de caza, cuando fue posible (Fitzpatrick 1980, Remsen y Robinson 1990, Jahn et al. 2010).

La selección de sitios de nidificación por parte de ambas especies se evaluó comparando sitios usados y no usados (controles) a dos escalas diferentes: micro y macrohábitat. A escala de microhábitat se determinó la especie, altura, DAP (diámetro a la altura del pecho), diámetro de copa y porcentaje de cobertura de la planta soporte del nido o control (Ralph et al. 1993, Jones 2001, Manly et al. 2004). A su vez, se describió la localización del nido, para lo cual se midieron la altura y dirección cardinal en las cuales se encontraba el nido, la distancia del nido al borde de la copa y al centro de la planta, el número de ramas soporte y el diámetro de cada rama soporte (Ralph et al. 1993). A escala de macrohábitat se midió la vegetación leñosa, alrededor de la planta soporte o control en un radio de 25 m, formando parcelas circulares. Allí se evaluaron la composición vegetal, riqueza, densidad de árboles, renovales y arbustos y porcentaje de suelo desnudo y de cada estrato vegetal (herbáceo, arbustivo y arbóreo). También se comparó la disponibilidad de artrópodos entre sitios de nidificación y controles.

Trabajo general de laboratorio

Para los individuos que no fueron sexados a partir de su plumaje, se determinó su sexo a través de técnicas moleculares estándares, que incluyeron la extracción de ADN (Butler 2009) y el desarrollo de posteriores PCRs (Reacción en Cadena de la Polimerasa, por sus siglas en

inglés; Griffiths et al. 1998). Los artrópodos colectados durante los muestreos de disponibilidad, así como también aquellos provenientes de las heces de ambas especies, fueron analizados con material de referencia propio y guías de identificación empleando un microscopio de disección y clasificados hasta el nivel taxonómico de orden como mínimo (Ralph et al. 1985, Burger et al. 1999, Gibb y Oseto 2006, Manhães et al. 2010, Tvardikova y Sykorova 2011).

Análisis general de datos

Incluyeron fundamentalmente Modelos Lineales (MLs), Modelos Lineales Mixtos (MLMs), Modelos Lineales Generalizados (MLGs) y Modelos Lineales Generalizados Mixtos (MLGMs) de acuerdo a la variable respuesta analizada y a la estructura del diseño de muestreo. La selección de variables de los modelos óptimos finales se realizó utilizando test de hipótesis a través de la metodología de "pasos hacia atrás" (McCullagh y Nelder 1989, Chambers 1992, Zuur et al. 2009, Everitt y Hothorn 2010, Crawley 2015). Todos los análisis estadísticos se realizaron mediante el empleo del software R 3.5.1 (R Core Team 2017), con un nivel de significancia de 0,05.

CAPÍTULO 2

"Características biométricas y condición corporal del churrinche y la tijereta en La Pampa"







Introducción

La condición corporal, que representa el estado fisiológico de un individuo, es una característica fundamental que influye en distintos aspectos de la historia de vida de un ave (Brown 1996, Carey 1996). Operacionalmente, la condición corporal se ve reflejada en algún aspecto morfológico o fisiológico, como puede ser la masa corporal o la misma ajustada a alguna medida de tamaño estructural, la cantidad de grasa acumulada, el nivel de desarrollo muscular pectoral o parámetros sanguíneos u hormonales (Brown 1996, Carey 1996, Peig et al. 2009, Peig y Green 2010, Labocha y Hayes 2012). Diferentes factores pueden condicionar la condición corporal de un ave, incluyendo por ejemplo, su edad, sexo y estado fenológico y de salud. Una mejor condición corporal, relacionada a un mejor estado nutricional y de salud, favorece a un mejor desempeño en la muda, alimentación, reproducción y en definitiva también a una mayor supervivencia (Carey 1996, Machado-Filho et al. 2010, Milenkaya et al. 2013, 2015).

La edad y el sexo de un ave pueden afectar su condición corporal dentro de un mismo estado fenológico, ya que los diferentes procesos fenológicos pueden ser desarrollados diferencialmente entre individuos pertenecientes a estos grupos distintivos (Rosińska 2007, Milenkaya et al. 2013, Pereira y Marini 2015). En el caso particular de los paseriformes, los individuos dentro de su primer ciclo de vida desarrollan un proceso de muda, denominada muda preformativa, que no presentan el resto de los ciclos anuales subsiguientes, la cual demanda comparativamente un gasto energético adicional (Pyle et al. 2015, Johnson y Wolfe 2018). Sumado a que los individuos dentro de su primer ciclo de vida presentan su primer plumaje básico (denominado plumaje juvenil) y el formativo (único en la vida del ave, presente sólo en el primer ciclo de vida anual del ave), ambos de menor calidad respecto a los siguientes plumajes básicos o alternos en caso de que posean estos últimos. Esto conlleva a un mayor desgaste a lo largo del tiempo de los individuos más jóvenes, traducido en un mayor gasto energético para realizar las mismas actividades respecto a individuos de plumajes de mejor calidad (Pyle et al. 2015, Johnson y Wolfe 2018). Se ha demostrado que las plumas de menor calidad provocan efectos negativos en el rendimiento del vuelo (Echeverry-Galvis y Hau 2013, Matyjasiak et al. 2018).

A su vez, los paseriformes migrantes de larga distancia presentan, en su mayoría, una temporalización en su migración, relacionada a los tiempos de partida y arribo de sus individuos dentro de una misma especie, según su edad y/o sexo. En general suelen partir y llegar antes los machos mayores, luego las hembras mayores, seguidos por los individuos de

menor edad, hasta que van llegando a sus últimos años de edad, donde ambos sexos comienzan su período de senescencia y empiezan a migrar más tarde (Ellegren 1993, Woodrey y Chandler 1997, Moller y De Lope 1999, Stewart et al. 2002). Lo mismo se puede reflejar en relación a la reproducción, ya que la mayoría de los paseriformes no se reproducen durante su primer año del ciclo de vida o se reproducen de manera menos eficiente en relación a los individuos mayores, sumado a que su inversión y cuidado parental para la reproducción puede ser diferencial entre sexos, dependiendo las estrategias reproductivas de cada especie (Lack 1968, Cody 1971, Stewart et al. 2002, Milenkaya et al. 2015; ver capítulo 5). Además, las especies migrantes experimentan cambios fisiológicos relacionados con el gran gasto energético que estos cambios de hábitat conllevan, ya que al arribar de la migración presentan menor condición corporal y mayor desarrollo de la musculatura, mientras que al partir para la misma presentan mayor condición y reservas en forma de grasa (Newton 2007, Andersson et al. 2018). Es decir, los diferentes procesos fenológicos conllevan diferentes gastos energéticos a lo largo de su ciclo de vida anual, como pueden ser la muda, la migración o la reproducción, los cuales adicionalmente pueden ser desarrollados de distinta manera según su edad, sexo u otras características propias de cada individuo.

Los múltiples escenarios ambientales y biológicos que enfrentan cíclicamente las aves migrantes determinan particularidades respecto a su condición corporal (Greenber y Marra 2005, Newton 2007). Además de la temporalización general por sexo y edad, antes de cada migración estas aves deben acumular reservas energéticas para enfrentar sus largos viajes y las actividades vitales futuras (Schwilch et al. 2002, Greenber y Marra 2005, Newton 2007). De modo que, a lo largo de su ciclo de vida, su condición corporal está sujeta a las diferentes presiones de selección a lo largo de sus áreas de cría, de invernada y en los sitios de parada intermedios entre ambas (Greenber y Marra 2005, Newton 2007). Ante el escenario actual de cambio global (Vitousek et al. 1997, Foley 2005) las aves migrantes presentan mayor vulnerabilidad fundamentalmente respecto a los factores antrópicos crecientes (Wilcove y Wikelski 2008, BirdLife International 2014, Schuster et al. 2019).

La ganadería, como una de las actividades antrópicas que promueven la pérdida y destrucción de hábitat del planeta (Vitousek et al. 1997, Foley 2005, Robinson et al. 2011, Phelps y Kaplan 2017), puede incidir negativamente sobre la calidad del hábitat y la reproducción de las aves y su abundancia (Dennis 2003, Evans et al. 2006, 2015, Beja et al. 2013, ver capítulo 4 y 5). La ganadería, con su consiguiente impacto sobre el hábitat, podría también afectar negativamente a la condición corporal de las aves, dado que tanto la calidad

del hábitat, incluyendo su disponibilidad de alimento, como el desenvolvimiento reproductivo de dichos individuos, están relacionados con la condición corporal de las parejas reproductoras y la de los descendientes (Moreno 1989, Winkler y Allen 1995, Thomson et al. 2010, Bell y Ian 2014, Milenkaya et al. 2015). A pesar de que no están claros todos los mecanismos por los cuales la actividad humana afecta a la ecología de las aves (Evans et al. 2005, Prior et al. 2011), ésta, por ejemplo, puede modificar la disponibilidad de alimento para especies insectívoras (Dennis 2003, Wallis De Vries et al. 2007, McMahon et al. 2010) o aumentar la incidencia del parasitismo de cría en aves (Gowaty 1994, Goguen y Mathews 2001, Schmiegelow y Monkkonen 2002, Patten et al. 2006; ver capítulo 5). Ambientes de menor calidad, con menor disponibilidad de artrópodos que constituyen la dieta de los organismos, pueden incidir negativamente en la condición corporal de aves insectívoras, ya que las mismas necesitan ingerir presas de menor calidad nutricional o gastar más energía en conseguir las que habitualmente consumen (Kitaysky et al. 1999, Brown y Sherry 2006). Por otro lado, el parasitismo de cría asume un mayor costo energético por parte de las parejas reproductoras hospedadoras y puede influir en la condición corporal de sus crías y/o supervivencia (Ortega 1998, Smith et al. 2000, Mark y Rubenstein 2013, Soler 2017). Por este motivo, comprender los diferentes aspectos que afectan a la condición corporal de las aves, incluyendo las actividades humanas crecientes a nivel global (Vitousek et al. 1997, Foley 2005), es de utilidad para conocer las limitantes ecológicas de las especies y en última instancia, establecer medidas de sustentabilidad y conservación en relación al conocimiento generado (Martin y Finch 1995, Ambrosini et al. 2012).

Particularmente, el churrinche y la tijereta, dos aves migrantes australes del Neotrópico, son especies abundantes que trascurren su etapa reproductiva en las áreas templadas de Sudamérica (Fitzpatrick 2004, Ellison et al. 2009, Jahn y Tuero 2013), habitando ambientes con gran presión humana (Morris y Ubici 1996, Fernández y Busso 1999, Lerner 2004, Brown et al. 2006, Distel 2016). Ambas se reproducen en el Espinal del centro de Argentina, el cual constituye la tercer provincia fitogeográfica del país, según su grado de transformación, con un 37% de sus ambientes modificados, fundamentalmente debido al avance de la frontera agropecuaria y la deforestación (Brown et al. 2006). Para las dos especies se ha reportado datos de su biometría, como el peso y medidas corporales, aunque los trabajos fueron realizados en otras áreas de su distribución e incluso en ocasiones corresponden a otras subespecies (Fitzpatrick 2004, Ellison et al. 2009, Alderete y Capllonch 2010, Jahn y Tuero 2013). Además de la muda básica que presentan todas las aves, ambas

presentan una estrategia de muda compleja, es decir, con presencia de una muda formativa en el primer ciclo de vida del ave, y probablemente una muda alterna en cada ciclo de vida anual, pero esto último necesita confirmación (Pyle 1997, 1998, Ellison et al. 2009, Jahn y Tuero 2013). Sumado al gran desconocimiento general sobre su ecología (Martin 1996a, Cueto et al. 2008, Cueto y Jahn 2008, Faaborg et al. 2010), se desconoce particularmente cómo sus medidas biométricas y su condición corporal se relacionan entre sí, como así también si su condición corporal varía a lo largo de la temporada reproductiva y entre ambientes con presencia o no de ganadería actual, como actividad antrópica presente en el área de estudio.

El *objetivo* particular del capítulo 2 de esta tesis es describir la biometría y evaluar la condición corporal del churrinche y la tijereta durante la época reproductiva en el centro de Argentina y, al mismo tiempo, establecer los factores que los condicionan. Para ello se pusieron a prueba dos hipótesis, con sus predicciones:

Hipótesis 1: La condición corporal de los individuos de ambas especies varía de acuerdo al momento de la estación reproductiva.

O *Predicción 1*: Para los individuos de ambas especies, el índice de condición corporal será menor al principio de la temporada reproductiva respecto al final de la misma temporada, pero no variará entre temporadas reproductivas.

Hipótesis 2: La condición corporal de los individuos de ambas especies varía de acuerdo a la presencia de ganadería en el sitio reproductivo.

o *Predicción 2:* El índice de condición corporal de los individuos de ambas especies durante la temporada reproductiva será menor para individuos ubicados en sitios que presenten actividad ganadera, en comparación a sitios preservados.

Metodología

Área de estudio y trabajo de campo

El área de estudio comprendió tres sitios de estudio, la RPPL, los establecimientos privados ELA y EG, además de sus sitios aledaños de la RN35, durante todas las temporadas reproductivas de este estudio, desde 2015-16 a 2018-19 (ver capítulo 1). Siguiendo los procedimientos y recomendaciones estándares, se procedió al marcaje de individuos de ambas especies para su procesamiento y posterior liberación, ya sea mediante el empleo de redes de niebla para juveniles, inmaduros y adultos y la manipulación desde el nido para pichones (Ralph et al. 1993, Bub 1996, NABC 2003).

Con el fin de identificar y describir las parejas reproductoras de ambas especies (ver capítulo 5) se capturaron individuos mediante el empleo de redes de niebla, los cuales fueron alojados en bolsas de tela hasta su medición y marcaje (Ralph et al. 1993, Bub 1996, NABC 2003). Las redes fueron colocadas cercanas a los nidos, entre los 5 a 50 m de distancia y los esfuerzos de captura fueron variados, siempre durante la época reproductiva de ambas especies. Para atraer a los individuos, en algunas ocasiones se utilizaron grabaciones de cantos de la especie respectiva y en otras la presencia de un carancho (Caracara plancus) vivo amarrado a una percha de 20 cm de altura, por no más de una hora, siguiendo los procedimientos de Jahn et al. (2016). En la temporada reproductiva 2018-19, dónde no se realizó seguimiento de nidos, se procedió a la captura de individuos de ambas especies en los mismos sitios que las temporadas anteriores, cercano a parejas observadas o nidos encontrados en el momento, para complementar las muestras de selección de alimento (ver capítulo 3). El número de redes varió de una a tres por nido y el tiempo en que las redes estuvieron activas también varió, en horarios que comprendieron desde las 4:30 a 14:00 y desde las 17:00 a las 21:00, al igual que el tiempo en el que fueron revisadas, cada 15 a 40 minutos, en relación a las condiciones climáticas y las características del hábitat al momento de captura. Los intentos de captura se realizaron desde finales de octubre a principios de febrero, dado que eran las épocas desde que se encontraban nidos hasta que volaban los pichones (ver Tabla 2 del capítulo 5). A su vez las capturas duraron hasta el momento de captura de los individuos foco, pero sin superar el intento de captura de cinco jornadas de campo. Para identificar y describir a la progenie de ambas especies se marcaron y midieron pichones del nido de entre 12 y 14 días de edad, los cuales fueron inmediatamente devueltos a su nido al finalizar el procedimiento (Ralph et al. 1993, Bub 1996, NABC 2003).

Anillado, edad, sexo, biometría y condición corporal

Todos los individuos fueron anillados para su identificación con anillos de metal con una dirección de remito del Centro Nacional de Anillado de Aves del Instituto Miguel Lillo (Tucumán) y con anillos de plástico de color (Ralph et al. 1993, Bub 1996, NABC 2003). Se formaron códigos únicos para cada individuo, conformados de un anillo de metal y tres anillos de colores para su posterior identificación visual sin necesidad de recapturarlos.

La edad fue clasificada teniendo en cuenta el sistema de fechado basado en el ciclo, a través de las secuencias de muda y plumajes de cada individuo a lo largo de su vida que asigna códigos de edades de tres letras, según Pyle et al. (2015) y Johnson y Wolfe (2018): la

primer letra hace referencia al ciclo de muda (F: "primer ciclo", por su traducción del inglés "first cycle", S: "segundo ciclo", por su traducción del inglés "second cycle", o D: "ciclo definitivo", por su traducción del inglés "definitive cycle"), la segunda letra hace referencia a si está en el ciclo del plumaje (usando la letra C) o si está mudando hacia el plumaje (usando la letra P) y la tercer letra se refiere al plumaje (J: juvenil, F: formativo, A: alterno o B: básico). Contemplando que todavía no está determinado con exactitud la presencia de una muda alterna en ambas especies (Pyle 1997, 1998, Ellison et al. 2009, Jahn y Tuero 2013), siguiendo una nomenclatura similar a Botero-Delgadillo (2010), los individuos fueron categorizados de la siguiente manera:

- O Pichones: individuos del primer ciclo de vida de plumaje juvenil provenientes del nido, es decir FPJ (primer ciclo de muda, en muda prejuvenil) o FCJ (primer ciclo de muda, en plumaje juvenil).
- o Juveniles: individuos del primer ciclo de vida de plumaje juvenil capturados en redes de niebla, es decir, FPJ o FCJ.
- o Inmaduros: individuos del primer ciclo de vida que no poseen plumaje juvenil o individuos que están empezando su segundo ciclo de vida, pero que sólo han realizado un ciclo migratorio, es decir FPF (primer ciclo de muda, en muda preformativa), FCF (primer ciclo de muda, en plumaje formativo), FPA (primer ciclo de muda, en muda prealterna), FCA (primer ciclo de muda, en plumaje alterno) o SPB (segundo ciclo de muda, en muda prebásica).
- O Adultos: individuos del segundo ciclo de vida o de ciclos posteriores pero que han realizado al menos dos ciclos migratorios, es decir DCB (ciclo definitivo, en plumaje básico), DPB (ciclo definitivo, en muda prebásica), SPA (segundo ciclo, en muda prealterna), DCA (ciclo definitivo, en plumaje alterno) o DPA (ciclo definitivo, en muda prealterna).
- O Después de Juveniles: individuos que al menos han pasado un ciclo migratorio, es decir, pueden ser inmaduros o adultos, pero no son pichones ni juveniles.

A aquellos individuos a los cuales no fue posible determinar el sexo a través del plumaje, los pichones y juveniles de ambas especies, se les extrajo una muestra de sangre siguiendo las técnicas y recomendaciones de Owen et al. (2011). Se les extrajo entre 5-20 μL de sangre (contemplando no superar el límite del 1% de su peso corporal) de la vena yugular o braquial, con jeringas 0,50 ml para insulina o utilizando capilares heparinizados, respectivamente. Cada una de las muestras se conservó en un tubo Eppendorf rotulado con

alcohol absoluto para su posterior sexado molecular en el laboratorio (Ellegren 1996, Griffiths et al. 1998).

Para describir su biometría, todos los individuos capturados fueron pesados con una balanza digital (0,10 g) y se midieron el largo del culmen, desde la narina hasta la punta del pico, y el tarso utilizando un calibre digital (0,01 mm). También sólo a juveniles, inmaduros y adultos se les midió la cuerda del ala con su curvatura normal (no aplastada) y el largo de la cola con regla metálica (Ralph et al. 1993, Bub 1996, NABC 2003).

Sólo a los inmaduros y adultos de ambas especies se les categorizó su acúmulo de grasa y desarrollo de la musculatura pectoral, para describir su reserva energética y proteínica respectivamente (Kaiser 1993, Ralph et al. 1993, Dunn 2003, NABC 2003, Labocha y Hayes 2012). A los inmaduros y adultos también se les describió el desarrollo del parche de incubación y de la protuberancia cloacal, para describir su estado reproductivo (Ralph et al. 1993, NABC 2003), y su muda y desgaste de las plumas del vuelo (Ralph et al. 1993, NABC 2003).

Para el nivel subcutáneo de acúmulo de grasa, siguiendo las recomendaciones de Kaiser (1993), Ralph et al. (1993) y Redfern y Clark (2001), se utilizaron las siguientes categorías:

- 0 = Sin grasa.
- 1 = La cavidad furcular con menos del 5% de la capacidad completa.
- 2 = La cavidad furcular completa entre un 5 33%.
- 3 = La cavidad furcular completa hasta la mitad.
- 4 = La cavidad furcular completa, grasa en abdomen y costados.
- 5 = Grasa excediendo la cavidad furcular, en el abdomen y costados.
- 6 = Gran cantidad de grasa en todas las zonas del abdomen.
- 7 = Exceso de grasa en todas las zonas.

Para el músculo, el nivel de desarrollo de la musculatura pectoral se describió siguiendo las recomendaciones Redfern y Clark (2001), se utilizaron las siguientes categorías:

- 1 = Desnutrido, con los lados del pecho muy hundido y el esternón marcado.
- 2 = Esternón marcado con la musculatura lateral formando una figura convexa.
- 3 = La quilla sólo sobresale suavemente por sobre el pecho redondeado.
- 4 = La musculatura no deja marcar la quilla.
- 5 = Con la línea de la quilla como un surco en el pecho.

Para el nivel de desarrollo del parche de incubación, siguiendo las recomendaciones de Ralph et al. (1993) y Redfern y Clark (2001), se utilizaron las siguientes categorías:

- 0 = Sin parche.
- 1 = Alguna vascularización presente, faltan plumas de la parte inferior del pecho y abdomen.
- 2 = Vascularización evidente.
- 3 = Vascularización extrema, densamente arrugado y mucho fluido presente.
- 4 = Vascularización terminada, la mayoría del fluido desaparece, retiene algunas delgadas arrugas.
- 5 = Vascularización, arrugas y fluidos desaparecen, aparecen algunos nuevos cañones de plumas.

Para el nivel de desarrollo de la protuberancia cloacal, siguiendo las recomendaciones de Ralph et al. (1993) y Redfern y Clark (2001), se utilizaron las siguientes categorías:

- 0 = Normal, no inflamada.
- 1 = Levemente inflamada, con forma cónica más estrecha en la punta.
- 2 = Protuberancia evidente, forma cilíndrica.
- 3 = Muy grande con la base menor que el extremo.

Para describir la muda corporal, siguiendo las recomendaciones de Ralph et al. (1993), se utilizaron las siguientes categorías:

- 0 = Ninguna.
- 1 = Indicios, pocas plumas creciendo dispersas por el cuerpo.
- 2 = Leve, algunas plumas creciendo dispersas por el cuerpo.
- 3 = Media, algunas plumas creciendo en varias partes del cuerpo o mayormente en la cabeza.
- 4 = Marcada, más de 2/3 del cuerpo presenta muda.

Para describir la muda del ala y la cola, siguiendo las recomendaciones de Ralph et al. (1993), se utilizaron las siguientes categorías:

- N = Ninguna.
- A = Accidental, asimétrica.
- S = Muda simétrica normal.

Para describir el desgaste de las plumas del ala y de la cola independientemente, siguiendo las recomendaciones de Ralph et al. (1993), se utilizaron las siguientes categorías:

- 0 = Ningún desgaste.
- 1 = Desgaste suave, sin muescas ni melladuras.

- 2 = Desgaste suave, con pocas muescas y melladuras.
- 3 = Desgaste moderado, con muescas y melladuras.
- 4 = Marcado desgaste, los extremos muy mellados o faltan.
- 5 = Desgaste excesivo, extremos cortados o sólo queda el raquis de la pluma.

Sexado molecular

Para la extracción de ADN de las muestras de sangre conservadas en alcohol absoluto, se procedió al seguimiento del protocolo propuesto por Butler (2009), empleando resina Chelex ® 100 (Bio Rad Laboratories, CA, EEUU). Para el sexado se implementó la metodología propuesta por Griffiths et al. (1998), la cual consiste en técnicas moleculares basadas en la amplificación mediante PCR de fragmentos de los genes CHD-Z y CHD-W, localizados en los cromosomas sexuales de aves, los cuales han sido propuestos como de aplicación universal para las aves, con la excepción de las ratites (Ellegren 1996, Griffiths et al. 1998). Fueron utilizados los primers universales (cebadores conservados) P2/P8 y una polimerasa Phusion Blood Master Mix (Thermo Fisher, MA, EEUU). Los fragmentos correspondientes de cada gen son amplificados simultáneamente y los productos obtenidos se resuelven posteriormente mediante electroforesis. En este caso las hembras presentan dos productos provenientes de CHD-Z y CHDW, mientras que los machos presentan únicamente el producto del gen CHD-Z (Ellegren 1996, Griffiths et al. 1998).

Análisis de datos

El peso y largo de tarso (variables respuesta) de los pichones de tijereta se compararon por el sexo (variable explicativa) a través de MLMs, contemplando como variable aleatoria el nido al cual pertenecían dichos pichones, empleando al función "lmer", de la librería "lme4" (Zuur et al. 2009, Barton 2018). El peso y las medidas biométricas de cada especie se compararon por edad (sólo adultos, inmaduros y después de juveniles) y/o sexo a través de MLs, empleando la función "lm" (Chambers 1992, Everitt y Hothorn 2010, Crawley 2015). El desarrollo del parche de incubación y de la protuberancia cloacal del churrinche se comparó por la edad (sólo adultos, inmaduros y después de juveniles) usando MLGs con una distribución de errores poisson y funciones de enlace log, empleando la función "glm" (Everitt y Hothorn 2010, Crawley 2015).

Dada la baja cantidad de adultos de tijereta anillados, sólo para el churrinche se calculó el índice de condición corporal (ICC) para cada individuo capturado por medio de obtención del índice de masa escalada (SMI por sus siglas en inglés: Scaled Mass Index), según Peig et al. (2009). Dicho índice de masa escalada corresponde a:

ICC = índice de masa escalada =
$$M_i = M_i * (L_0/L_1) b_{SMA}$$
.

Correspondientemente, Mi es el peso observado del individuo, L₀ es la media de todos los valores medidos de la variable biométrica, Li es la medida de la variable biométrica de ese individuo, mientras que b_{SMA} es la pendiente de la regresión del eje mayor estandarizado (SMA o RMA, por sus siglas en inglés). Dicho SMA fue obtenido a partir de cada medida biométrica, es decir, el largo del culmen, tarso y cola, y cuerda del ala, empleando la función "sma" de la librería "smatr" (Warton et al. 2012). Asimismo, los ICC se calcularon en relación a las medidas biométricas, tomando en cuenta si el sexo y/o la edad explicaron las medidas biométricas evaluadas, en cuyo caso se calcularon de forma independiente. Para determinar si efectivamente los ICC reflejan la condición corporal del churrinche, la grasa se correlacionó con cada ICC, para ver si explican dicho índice mejor que el peso solo, dado que si no explican mejor que el peso, es conveniente usar sólo el peso antes que un ICC para los análisis relacionados a condición corporal de los individuos (Labocha & Hayes 2012). Se utilizaron correlaciones de Spearman para evaluar las relaciones entre el peso y los ICC con la grasa. Luego, se utilizó la medida mejor correlacionada como variable respuesta para el modelado de la condición corporal en relación a diferentes aspectos del churrinche.

Se utilizaron cuatro diferentes MLs utilizando como variable respuesta la mejor medida explicativa de la condición corporal del churrinche (Everitt & Hothorn 2010, Crawley 2015) y utilizando como variables explicativas: 1) el desarrollo del parche de incubación para las hembras, 2) el desarrollo de la protuberancia cloacal para los machos, 3) la presencia de muda de plumas del cuerpo, del ala y de la cola, así como el desgaste de las plumas del ala y la cola de todos los inmaduros y adultos de churrinches y 4) la fecha, el año de la temporada reproductiva y el sitio y la interacción de los dos últimos (para probar si hay variación temporal en el patrón espacial) correspondientes a todos los inmaduros y adultos de churrinche capturados. La fecha en la cual se capturó el correspondiente individuo se calculó como el número de días transcurridos desde el 31 de octubre del correspondiente año evaluado, dado que dicha fecha correspondió al individuo capturado más temprano en todas las temporadas estudiadas (ver capítulo 1). El sitio de la captura se clasificó en RPPL, ELA o

EG, ya que los churrinches capturados en la R35 fueron excluidos de los análisis por su baja representación.

La normalidad de las variables respuesta y de los residuos de los MLs se probó gráficamente a través de histogramas y/o Q-Q normales. La colinealidad de las variables explicativas de todos los modelos se evaluó mediante correlaciones de Pearson, modelando sólo variables significativamente y no altamente correlacionadas (r < 0,70) en un mismo modelo. La multicolinealidad de las variables explicativas de todos los modelos se evaluó mediante el Factor de inflación de la Varianza (VIF), empleando la función "vif" de la librería "car" (Fox & Weisberg 2011), modelando sólo variables no altamente multicorrelacionadas (VIF < 3,50) en un mismo modelo (James et al. 2013). La selección de variables de los modelos óptimos finales se realizó utilizando test de hipótesis a través de la metodología de "pasos hacia atrás" (Everitt & Hothorn 2010, Crawley 2015). A posteriori, se emplearon Tests de Tukey para realizar las comparaciones múltiples de las variables cualitativas significativas de los modelos, empleando la función "glht" de la librería "multcomp" (Hothorn et al. 2008). A su vez, se calculó la proporción de varianza explicada por los LMs a través del cálculo de R² ajustado, por los MLGs usando la desvianza y la proporción explicada por los factores fijos o tanto los factores fijos como aleatorios de los MLMs, a través del cálculo del R2 marginal o R2 condicional teórico, respectivamente, utilizando la función "r.squaredGLMM" de la librería "MuMIn" (Everitt & Hothorn 2010, Crawley 2015, Barton 2018).

Resultados

Se anillaron en total 155 churrinches y 102 tijeretas (Tabla 1, Tabla 2, Fig.1), sin embargo, no todas las características y medidas fueron tomadas para todos los individuos. Los diferentes tamaños muestrales se reportan para cada descripción o análisis de la variable respectiva. Las características generales medidas de ambas especies en relación a su biometría se reportan en la Tabla 3.

Tabla 1: Número de individuos anillados según su edad y sexo de churrinches y tijeretas del centro de Argentina, durante las temporadas reproductivas de 2015-16 a 2018-19 para el churrinche y 2015-16 a 2017-18 para la tijereta. (SD = sexo desconocido).

	Churrinche				Tijereta			
	Hembra	Macho	SD	Total	Hembra	Macho	SD	Total
Pichón	10	8	4	22	24	22	11	57
Juvenil	13	12	4	29	0	2	0	2
Inmaduro	23	33	0	56	5	4	0	9
Adulto	5	13	0	18	13	15	0	28
Después de juvenil	11	19	0	30	4	2	0	6
Total	62	85	8	155	46	45	11	102

Tabla 2. Número de individuos de churrinches y tijeretas según el año de la temporada reproductiva y el sitio dónde fueron anillados del centro de Argentina. La Reserva provincial Parque Luro (RPPL) actualmente no presenta actividad ganadera, mientras que en los dos establecimientos privados, Los álamos (ELA) y Giuliani (EG), se practica actualmente cría de ganado vacuno. Los tres sitios se encuentran sobre la Ruta Nacional 35 (RN35).

	Churrinche				Tijereta					
	RPPL	ELA	EG	RN35	Total	RPPL	ELA	EG	RN35	Total
2015-16	24	4	37	2	67	9	8	20	6	43
2016-17	9	9	6	0	24	14	15	3	2	34
2017-18	34	8	0	0	42	18	6	0	1	25
2018-19	19	3	0	0	22	0	0	0	0	0
Total	86	24	43	2	155	41	29	23	9	102

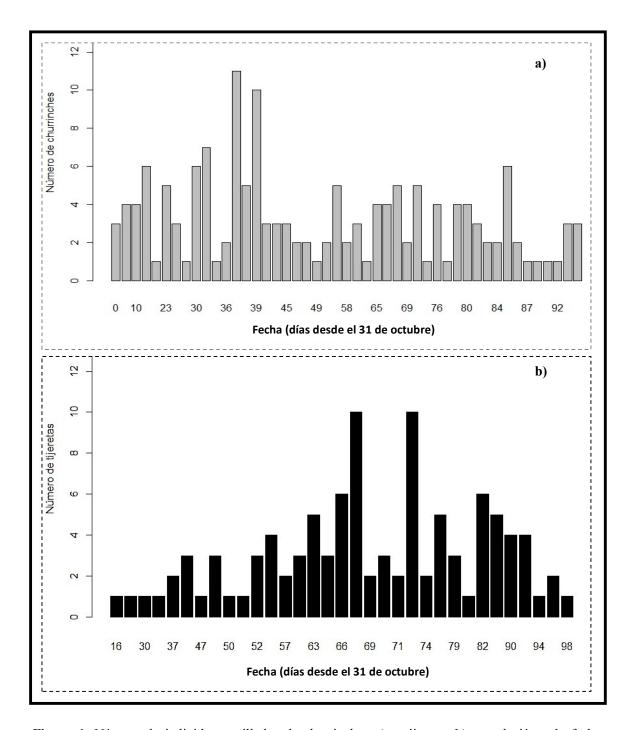


Figura 1. Número de individuos anillados de churrinches **a)** y tijeretas **b)** en relación a la fecha caracterizada como el número de días trascurridos desde el 31 de octubre, provenientes de La Pampa, Argentina durante las épocas reproductivas de 2015-16 a 2018-19 para el churrinche y 2015-16 a 2017-18 para la tijereta.

Tabla 3. Resumen del **a)** peso (g) y **b)-e)** medidas biométricas (mm) de churrinches y tijeretas del centro de Argentina, durante las temporadas reproductivas 2015-16 a 2018-19 y 2015-16 a 2017-18 respectivamente para cada especie. Los valores corresponden a Media ± DE; rango; N.

a)

Peso	Chur	rinche	Tijereta		
resu	Hembra	Macho	Hembra	Macho	
Pichón	11,9 ± 0,7; 10,7 -	$11,47 \pm 0,37; \ 10,2$ -	25,35 ± 2,7; 20,5 -	26,32 ± 2,1; 24,1 -	
richon	12,8; 9	12,3; 7	29,3; 24	31,2; 19	
T21	$12,5 \pm 0,6; 11,7$ -	12,9 ± 0,7; 12,1 -		29,5 ± 2,26; 27,9 -	
Juvenil	13,6; 12	14,4; 12		31,1; 2	
T J	13,6 ± 1; 12,2 -	12,9 ± 0,5; 12,1 -	29,33 ± 1,04; 28,2 -	$31,88 \pm 2,98; 28,8$ -	
Inmaduro	15,7; 23	14,0; 33	30,4; 4	35,2;4	
A 1 1/	$13,9 \pm 1,3; 12,7$ -	13,0 ± 0,5; 12,2 -	30,79 ± 2,14; 27 -	$30,79 \pm 2,14; 28,3$ -	
Adulto	15,9; 5	13,5; 10	35,8; 13	35,5; 11	
Total	$12,92 \pm 0,97; 1$	0,20 - 15,90; 142	27,96 ± 3,40; 20,50 - 35,80; 95		

b)

Cl	Chur	rinche	Tijereta		
Culmen	Hembra	Macho	Hembra	Macho	
D' 1 /	$4,95 \pm 0,29; 4,5$ -	4,6 ± 0,38; 4,1 -	$7,36 \pm 0,59; 6,9 - 8,6;$	$7,5 \pm 0,53; 7,0 - 8,6;$	
Pichón	5,4; 10	5,1; 8	24	7	
·	8,6 ± 0,4; 7,8 -	$8,6 \pm 0,7; 7,1 - 9,3;$		$11,20 \pm 0,71; 10,7$ -	
Juvenil	9,25; 13	12		11,7; 2	
T 1	9,1 ± 0,5; 8,0 -	9,2 ± 0,4; 8,5 -	$12,16 \pm 0,78; 11,2$ -	$12,68 \pm 1,04; 11,4$ -	
Inmaduro	9,9; 23	9,76; 32	13,1; 5	13,91; 4	
A 1 14	9,3 ± 0,4; 8,8 -	$9,4 \pm 0,4; 8,8 - 9,8;$	$12,15 \pm 0,45; 11,5$ -	$12,66 \pm 2,15; 114, -$	
Adulto	9,7; 5	13	13,0; 13	13,30; 15	
Total	$8,53 \pm 1,69;4$,10 - 11,50; 151	$10,95 \pm 2,31;$	6,7 - 14,20; 63	

c)

Tarso	Chur	rinche	Tijereta		
Tarso	Hembra Macho		Hembra	Macho	
Pichón	$15,34 \pm 0,43; 14,7$	$15,04 \pm 0,34; 14,6$ -	$18,66 \pm 0,71; 17,2$ -	$18,58 \pm 0,82; 16,35$ -	
richon	- 16,4; 10	15,5; 8	20,20; 24	20; 22	
T21	$15,9 \pm 0,5; 15,1$ -	16 ± 0,5; 15,10 -		$18,25 \pm 0,8; 17,8$ -	
Juvenil	16,48; 13	17,16; 12		18,7; 2	
In ma duna	$15,7 \pm 0,5; 14,8$ -	15,8 ± 0,5; 14,9 -	$18,43 \pm 0,77; 17,6$ -	$18,65 \pm 0,61; 17,9$ -	
Inmaduro	16,7; 23	16,68; 32	19,34; 5	19,4; 4	
A J14 -	$15,8 \pm 0,5; 15,2$ -	15,8 ± 0,8; 14,6 -	$18,72 \pm 0,69; 17,5$ -	$18,21 \pm 1,68; 17,2$ -	
Adulto	16,5; 5	17,1; 13	19,9; 13	19,4; 15	
Total	$15,72 \pm 0,55; 1$	4,50 - 17,30; 151	$18,57 \pm 0,70; 16,35 - 20,20; 102$		

d)

Ala	Chui	rinche	Tijereta		
Ala	Hembra	Macho	Hembra	Macho	
T	72,8 ± 1,9; 70 - 76;	$73,6 \pm 1,8; 71 - 77;$		$103,5 \pm 0,71; \ 103$ -	
Juvenil	13	12		104; 2	
т 1	$73.8 \pm 1.3; 72 - 76;$	$74,9 \pm 2,0; 70 - 79;$	$102 \pm 1; 101 - 103;$	$108,67 \pm 5,51;\ 105$ -	
Inmaduro	23	33	5	115; 3	
4 1 1/	$75,6 \pm 1,7; 73 - 77;$	$75,9 \pm 1,9; 72 - 79;$	$104,33 \pm 2,02;\ 101$ -	$104,33 \pm 2,02; 104$ -	
Adulto	5	13	107; 12	115; 14	
Total	$73,11 \pm 6,34$	1; 38 - 79; 133	$103,71 \pm 12,08; 99 - 120; 45$		

e)

Cola	Chur	rinche	Tijereta		
Cola	Hembra	Macho	Hembra	Macho	
I	54,6 ± 1,9; 50 - 57;	54,2 ± 2,8; 50 -60;		$140,5 \pm 3,54; \ 138 -$	
Juvenil	13	12		143; 2	
In ma duna	$54,4 \pm 2,6; 50 - 61;$	$55,1 \pm 2,6; 51 - 60;$	$158,25 \pm 14,55; 143$	$217,33 \pm 38,37; 189$	
Inmaduro	23	33	- 178; 4	- 261; 3	
Adulto	$55,6 \pm 2,4; 53 - 59;$	$55,6 \pm 2,7; 52 - 60;$	$178,7 \pm 26,25; 119$ -	$178,7 \pm 26,25; 181$ -	
Aduito	5	13	207; 10	279; 12	
Total	$54,80 \pm 2,44$; 50 - 61; 128	$185,41 \pm 61,43; 26 - 279; 39$		

El peso de los pichones de tijereta contemplando su procedencia de cada nido, fue explicado por el sexo, siendo el peso menor en las hembras respecto a los machos (Estimador \pm SD = -1,09 \pm 0,49; z = -2,22; P = 0,03). La explicación del sexo fue del 6,50%, pero contemplando la procedencia del nido la explicación del modelo, con tanto los factores fijos como aleatorios, fue del 53,75%. En cambio, el tarso de los pichones de tijereta contemplando su procedencia de cada nido, no fue explicado por el sexo (Estimador \pm SD = 0,13 \pm 0,18; z = 0,74; P = 0,46).

La interacción sexo y edad (contemplando sólo inmaduros, adultos y después de juveniles) no fue significativa para las características evaluadas en el churrinche (Tabla 3a). Las hembras de churrinche presentaron mayor peso (Estimador = 0.83 ± 0.16 ; t = 5.13; P < 0.0001) y menor cuerda del ala que los machos (Estimador = 0.97 ± 0.37 ; t = 2.58; P < 0.0001; Tabla 3a). Sin embargo, los inmaduros respecto a los adultos de churrinche no presentaron diferencias en relación a las medidas biométricas (Tabla 3b). La interacción sexo y edad fue sólo significativa en la cuerda del ala de la tijereta (Tabla 3a), siendo en las hembras adultas menor que en los machos adultos y en las hembras inmaduras menor que en tanto los machos adultos e inmaduros (Tabla 3c). Las hembras de tijereta presentaron menor peso (Estimador = -0.79 ± 0.74 ; t = 2.43; P = 0.02), menor cuerda del ala (Estimador = 5.88 ± 1.16 ; t = 5.08; P < 0.0001) y menor largo de cola (Estimador = 61.84 ± 9.55 ; t = 6.48; P < 0.0001) que los machos, pero los individuos de esta especie no difirieron sólo por la edad (Tabla 3a).

Tabla 3. a) Resultados de Modelos Lineales para evaluar la variación de las medidas biométricas de churrinches y tijeretas en relación al sexo y la edad y su interacción. Las capturas fueron realizadas en La Pampa, Argentina, durante las épocas reproductivas de 2015-16 a 2018-19 para la primera y 2015-16 a 2017-18 para la segunda especie. Los valores corresponden a: F; gl; P, para cada variable y su interacción y la explicación del modelo (R² ajustado). En las tablas siguientes **b)** y **c)** se reportan: Estimador ± DE, gl, t, P de las comparaciones *a posteriori* mediante Test de Tukeys. Para la edad: I = Inmaduro, A = Adulto, D = Después de juvenil. Para el sexo: H= Hembra, M = Macho.

a)

	Sexo	Edad	Sexo : Edad	Explicación	
Churrinch	ne				
Peso	1, 91; 26,34; < 0,0001*	2, 89; 0,41; 0,67	2, 87; 0,77; 0,47	21,59%	
Culmen	1, 89; 1,21; 0,27	2, 90; 14,80; < 0,0001*	2, 87; 0,06; 0,95	23,08%	
Tarso	1, 87; 2,13; 0,15	2, 87; 1,25; 0,29	2, 87; 0,17; 0,85	0,30%	
Ala	1, 89; 6,67; 0,01*	2, 89; 3,77; 0,03*	2, 87; 0,40; 0,67	11,14%	
Cola	1, 87; 0,31; 0,58	2, 87; 0,89; 0,42	2, 87; 0,49; 0,62	2,11%	
Tijereta					
Peso	1, 35; 5,90; 0,02*	2, 33; 0,36; 0,70	2, 31; 0,94; 0,40	11,98%	
Culmen	1, 41; 3,02; 0,09	2, 39; 2,99; 0,06	2, 37; 3,09; 0,06	21,44%	
Tarso	1, 39; 0,07; 0,79	2, 40; 0,61; 0,55	2, 37; 2,82; 0,07	4,59%	
Ala	1, 34; 58,28; < 0,0001*	2, 34; 1,62; 0,21	2, 34; 4,79; 0,01*	63,96%	
Cola	1, 32; 41,98; < 0,0001*	2, 30; 0,46; 0,25	2, 28; 0,11; 0,90	55,39%	

b) Churrinche

Edades	Culmen	Ala
I - A	$-0,24 \pm 0,16; 87; -1,47; 0,31$	$-1,20 \pm 0,51; 87; -2,35; 0,05$
I - D	$-0.76 \pm 0.14; 87; -5.44; < 0.0001*$	$0,33 \pm 0,43; 87; 0,76; 0,73$
D - A	$0.51 \pm 0.19; 87; 2.76; 0.02*$	$-1,52 \pm 0,57; 87; -2,65; 0,02*$

c) Tijereta

Edad : Sexo	Ala
A, H - D, H	$2,33 \pm 1,70; 34; 1,37; 0,74$
A, H - I, H	$2,\!33 \pm 1,\!57;34;1,\!49;0,\!67$
A, H - A, M	$\textbf{-5,88} \pm \textbf{1,16;34;-5,08;0,0002*}$
A, H - D, M	$\textbf{-12,}17 \pm 2,\!25;34;\textbf{-5,}42;0,\!0001*$
A, H - I, M	$\textbf{-4,33} \pm \textbf{1,90;34;-2,28;0,23}$
D, H - A, M	$0,\!00\pm1,\!97;34;0,\!00;1,\!00$
D, H - D, M	$\textbf{-8,21} \pm \textbf{1,67;34;-4,93;0,0003*}$
D, H - I, M	$\textbf{-14,50} \pm 2,\!55;34;\textbf{-5,69}; <0,\!0001*$
I, H - A, M	$\textbf{-6,67} \pm \textbf{2,25; 34; -2,97; 0,06*}$
I, H - D, M	$\textbf{-8,21} \pm \textbf{1,53;34;-5,36;0,0001*}$
I, H - I, M	$\textbf{-14,50} \pm 2,\!46;34;\textbf{-5,89}; <0,\!0001*$
A, M - D, M	$\textbf{-6,67} \pm \textbf{2,15;34;-3,10;0,04*}$
A, M - I, M	$\textbf{-6,29} \pm 2,22; 34; \textbf{-2,83}; 0,08$
D, M - I, M	$1,\!55\pm1,\!87;34;0,\!83;0,\!96$

El churrinche presentó mayormente la cavidad furcular completa de grasa entre un 5-33% y el desarrollo de la musculatura pectoral con la quilla sólo sobresaliendo suavemente por sobre el pecho redondeado (Fig. 2). La tijereta en su mayoría igualmente se mostró sin grasa o con la cavidad furcular con menos del 5% de grasa de la capacidad completa y con el desarrollo de la musculatura pectoral formando una figura convexa, con el esternón marcado (Fig. 2).

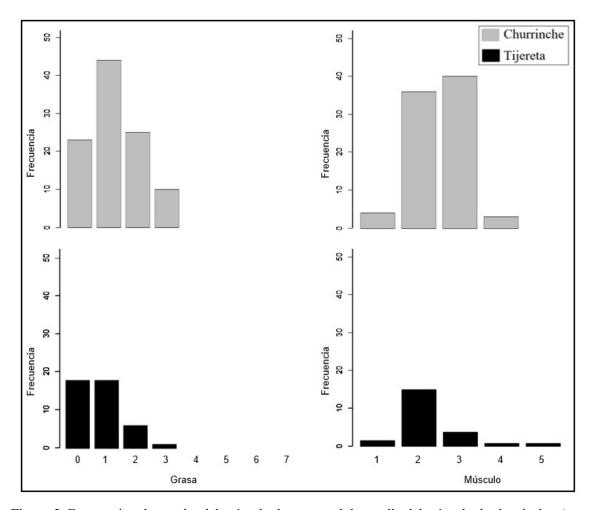


Figura 2. Frecuencias observadas del acúmulo de grasa y el desarrollo del músculo de churrinches (en gris) y tijeretas (en negro) provenientes de La Pampa, Argentina durante las épocas reproductivas de 2015-16 a 2018-19 para la primera y 2015-16 a 2017-18 para la segunda especie.

En general la mayoría de las hembras de churrinche y tijereta presentaron desarrollo del parche de incubación con vascularización extrema y los machos de ambas especies presentaron cloaca levemente inflamada (Fig. 3). El desarrollo del parche de incubación de las hembras (Estimador \pm DE = -0,36 \pm 0,32; z = -1,13; P = 0,49) ni de la protuberancia cloacal de los machos (Estimador \pm DE = 0,06 \pm 0,36; z = 0,17; P = 0,98) variaron entre inmaduros y adultos de churrinche. Además, en ambas especies, la presencia de muda fue baja (Fig.4 y 5) y el desgaste de las plumas del ala y la cola fue levemente elevado para el churrinche y moderado para la tijereta (Fig. 6).

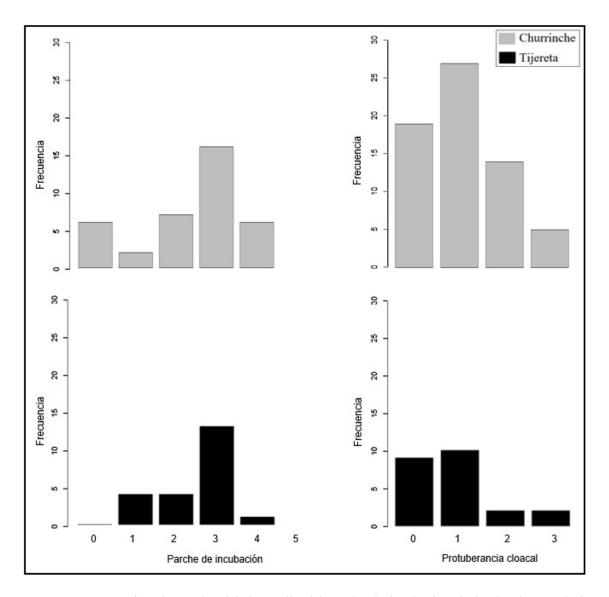


Figura 3. Frecuencias observadas del desarrollo del parche de incubación de las hembras y de la protuberancia cloacal de los machos de churrinches (en gris) y tijeretas (en negro) provenientes de La Pampa, Argentina durante las épocas reproductivas de 2015-16 a 2018-19 para la primera y 2015-16 a 2017-18 para la segunda especie.

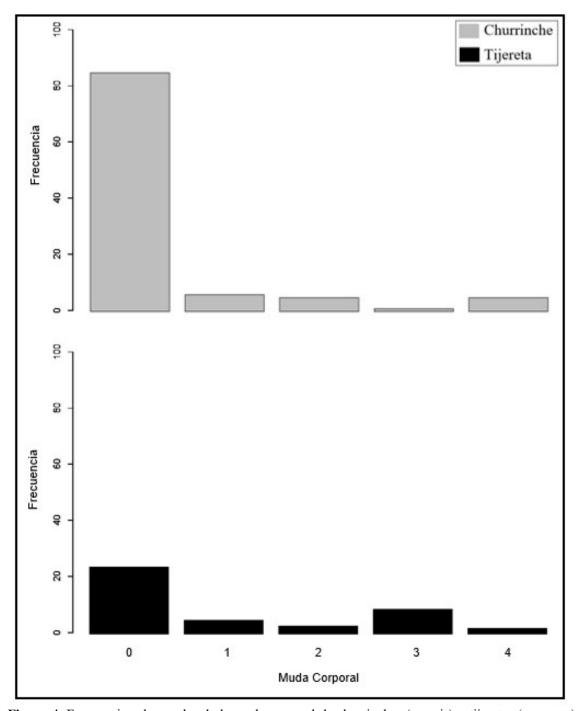


Figura 4. Frecuencias observadas de la muda corporal de churrinches (en gris) y tijeretas (en negro) provenientes de La Pampa, Argentina durante las épocas reproductivas de 2015-16 a 2018-19 para el churrinche y 2015-16 a 2017-18 para la tijereta.

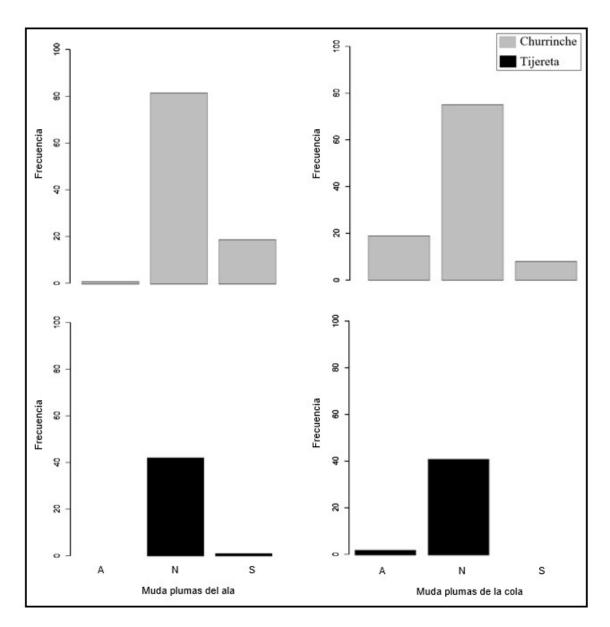


Figura 5. Frecuencias observadas de la muda de las plumas del ala y la cola de churrinches (en gris) y tijeretas (en negro) provenientes de La Pampa, Argentina durante las épocas reproductivas de 2015-16 a 2018-19 para el churrinche y 2015-16 a 2017-18 para la tijereta. A = Accidental, N = Nula, S = Simétrica.

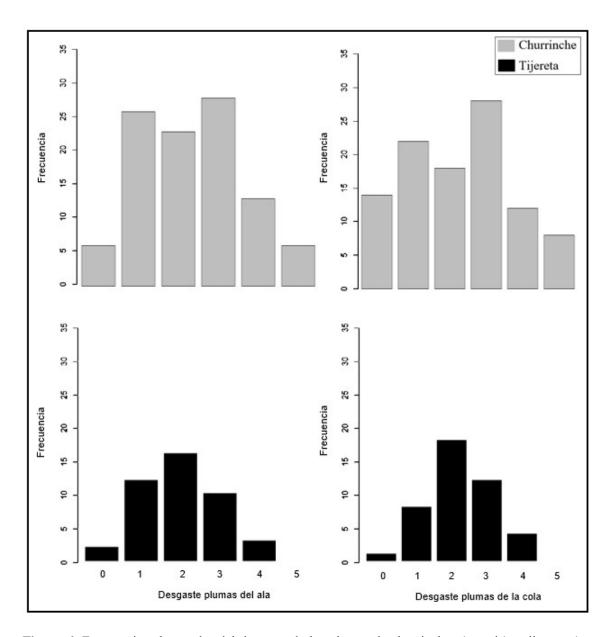


Figura 6. Frecuencias observadas del desgaste de las plumas de churrinches (en gris) y tijeretas (en negro) provenientes de La Pampa, Argentina durante las épocas reproductivas de 2015-16 a 2018-19 para el churrinche y 2015-16 a 2017-18 para la tijereta.

Sólo para el churrinche, para los cálculos de ICC de las medidas biométricas en relación al peso se contempló una pendiente de la SMA diferente según el sexo para el largo del tarso (Pendiente H= 2,25; IC H = 1,6 - 3,16; Pendiente M = 1,33; IC M = 1,02 - 1,73), la cuerda del ala (Pendiente H = 3,39; IC H = 2,39 - 4,80; Pendiente M = 1,76; IC M = 1,36 - 2,29) y el largo de la cola (Pendiente H = 1,61; IC H = 1,15 - 2,26; Pendiente M = 0,97; IC M = 0,75 - 1,26), pero la misma pendiente según las edades (Tabla 4). Para el índice que

relacionó el culmen con el peso se utilizó la misma pendiente (Pendiente = 0,94; IC = 0,77 - 1,16), según el sexo y la edad (Tabla 4). El ICC obtenido a partir del culmen fue el que mejor se correlacionó en forma positiva con el acúmulo de grasa (Tabla 4), explicando mejor que el peso sólo, el cual también se correlacionó en forma positiva con la grasa (rs = 0,31; P < 0,0001).

Tabla 4. Resumen de los índices de condición corporal (ICC) de acuerdo a la medida biométrica de churrinches provenientes de La Pampa, Argentina, durante las épocas reproductivas de 2015-16 a 2018-19. Se reportan los resultados de las regresiones del eje mayor estandarizado en relación al sexo y la edad (razón de verosimilitud; gl; P) y correlación de los índices con el acúmulo de grasa (rs; P).

	Modio + DF: rango	Sexo	Edad	Correlación con
	Media ± DE; rango	Sexu	Euau	la Grasa
ICCculmen	$13,30 \pm 1,26; 16,45 - 9,78$	3,00; 1; 0,08	4,11; 2; 0,13	0,45; < 0,0001*
ICCtarso	$13,30 \pm 1,13; 18,06 - 10,05$	5,77; 1; 0,02*	0,41; 2; 0,81	0,35; < 0,0001*
ICCala	$13,34 \pm 1,24; 17,27 - 11,03$	8,70; 1; < 0,0001*	1,22; 2; 0,54	0,24; 0,02*
ICCcola	$13,28 \pm 1,05; 16,81 - 11,19$	5,54; 1; 0,02*	1,75; 2; 0,42	0,28; < 0,0001*

El desarrollo del parche de incubación no explicó la variación en el ICCculmen de las hembras de churrinche (Estimador \pm DE = -0,19 \pm 0,16; gl = 1, 328; F = 1,39; P = 0,25). Tampoco el desarrollo de la protuberancia cloacal explicó su variación en los machos (Estimador \pm DE = -0,17 \pm 0,15; gl = 1, 56; F = 1,29; P = 0,26). El ICCculmen del churrinche no fue explicado por la presencia de muda de plumas del cuerpo (gl = 1, 86; F = 0.26; P = 0,61) ni del ala (gl = 2, 86; F = 0,35; P = 0,71). Sin embargo, la variación en el ICCculmen fue explicada negativamente por una mayor desgaste de las plumas del ala (Estimador ± DE = -0.20 ± 0.09 ; gl = 1, 89; F = 4,77; P = 0.03) y la presencia de muda de las plumas de la cola explicó la variación en el ICCculmen (gl =2, 89; F = 8,22; P = 0,0005), explicando la muda simétrica de las plumas de la cola menor ICCculmen que la muda accidental (Estimador ± DE = $-2,22 \pm 0,59$; t = -3,75; P = 0,0007) y la ausencia de muda (Estimador \pm DE = $-2,14 \pm 0,53$; t = -4,01; P = 0,0003). Este modelo explicó el 20,8% de la variación en el ICCculmen del churrinche. Finalmente, el ICCculmen del churrinche tampoco fue explicado por la fecha (gl = 1, 86; F = 0.03; P = 0.85), el año de la temporada reproductiva (gl = 3, 86; F = 0.36; P = 0.03)0.78) o la interacción entre la temporada y el sitio (gl = 3, 83; F = 0.03; P = 0.99), pero sí por el sitio (gl = 2, 90; F = 12,21; P < 0,0001) en un 19,59%. De acuerdo a los sitios, el ICCculmen fue significativamente menor en el EG que en relación a la RPPL (Estimador ±

DE = -1,39 \pm 0,36; t = -3,85, P < 0,0001) y en relación al ELA (Estimador \pm DE = -1,21 \pm 0,27; t = -4,55, P < 0,0001), mientras que los valores del ICCculmen en la RPPL y en el ELA no difirieron significativamente (Estimador \pm DE = -0,17 \pm 0,33; t = -0,53, P = 0,85; Fig. 7).

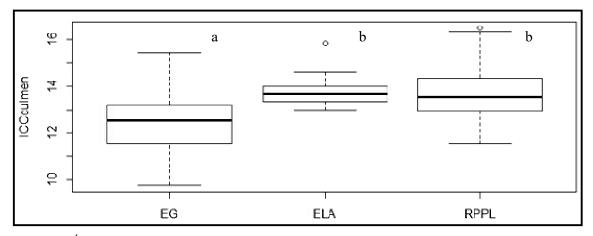


Figura 7. Índices de condición corporal obtenidos a partir de la relación entre el culmen y el peso (ICCculmen) de churrinches capturados en dos establecimientos ganaderos: Los álamos (ELA) y Giuliani (EG), y la Reserva provincial Parque Luro (RPPL), en La Pampa, Argentina, durante las épocas reproductivas de 2015-16 a 2018-19. Letras diferentes indican diferencias significativas entre sitios.

Discusión

En el centro de Argentina, ambas especies de aves difirieron según el sexo en alguna de sus medidas biométricas, las cuales en su mayoría coincide con los resultados obtenidos en otras regiones de su amplia distribución (Pyle 1997, Ellison et al. 2009, Alderete y Capllonch 2010, Jahn y Tuero 2013, de la Peña 2016). Además, se reportan por primera vez aspectos de su condición corporal y estado reproductivo. La variación en la condición corporal del churrinche fue explicada negativamente por un mayor desgaste de las plumas del ala y la muda simétrica de las plumas de la cola explicó menor condición corporal que su muda ausente o accidental. A su vez, la condición corporal de esta especie no varió de acuerdo al momento de la temporada reproductiva. Sin embargo, como se esperaba, la condición corporal tampoco fue variable entre temporadas reproductivas. Así mismo, la condición corporal fue explicada por la presencia de ganadería en el área de estudio, al comparar uno de los establecimientos privadas (EG) con la reserva. Para la tijereta, no se pudieron poner a prueba las hipótesis, debido a la baja cantidad de individuos capturados.

La mayoría de las medidas biométricas de ambas especies, incluyendo el peso, cuerda del ala, largo de cola, tarso y culmen, coinciden con lo descripto en otras áreas de su distribución (Ellison et al. 2009, Alderete y Capllonch 2010, Jahn y Tuero 2013, de la Peña 2016). Sin embargo, se amplía la información disponible con el peso de las hembras de churrinche, que llegan a pesar hasta 15,9 g en su época reproductiva (Ellison et al. 2009, Alderete y Capllonch 2010, de la Peña 2016). El largo de la cola obtenido para churrinches de ambos sexos es menor (puede medir desde 50 mm), comparado con el descripto para Norteamérica (Ellison et al. 2009). El largo del culmen del churrinche obtenido en este trabajo no es comparable con el descripto para Norteamérica (Ellison et al. 2009), dado que en ese trabajo se reporta el culmen expuesto, y en el presente trabajo el culmen es medido desde las narinas. También se amplía la información disponible con el peso de la tijereta hasta 35,8 g y la cuerda del ala hasta 120 mm, mientras se reporta por primera vez su largo de tarso y culmen.

Los pichones de tijereta hembras presentaron un peso levemente menor que el de los machos y no difirieron según el tarso, como sucede con los adultos de la especie evaluados en este estudio. Dado el bajo número de pichones de churrinche anillados, estas comparaciones no se llevaron a cabo para la especie. Las hembras de churrinche presentaron mayor peso y los machos mayor cuerda del ala, tal como sucede con la especie en Norteamérica, a pesar de que se trata de otra subespecie (Ellison et al. 2009), pero el largo del culmen, tarso y cola no variaron entre sexos. Las hembras de tijereta presentaron menor peso y largo de cola que los machos, al igual que en Buenos Aires, Argentina (Jahn y Tuero 2013), correspondiente a la misma subespecie reportada en este estudio. La cuerda del ala de las tijeretas hembras adultas fue menor que en los machos adultos y en las hembras inmaduras menor que en los machos adultos e inmaduros. En relación a la edad, las variables biométricas de ambas especies no difirieron entre inmaduros y adultos, aunque para el churrinche en Norteamérica se han reportado diferencias, siendo los adultos mayores a los inmaduros (Ellison et al. 2009). En ambas especies, como mayormente sucede en el resto de los paseriformes, se puede observar que los machos generalmente son mayores a las hembras y los inmaduros menores que los adultos (Pyle 1997, Mulvihill et al. 2004). Para una mejor aproximación de la biometría de la tijereta, sin embargo, sería necesario un mayor número de individuo capturados, sobretodo de inmaduros, dado su bajo tamaño muestral en esta tesis, el cual podría estar sesgando los resultados obtenidos por estocasticidad.

Tanto las características de condición corporal como de estado reproductivo y del plumaje se reportan por primera vez para ambas especies y se relacionan con la época reproductiva en la cual se llevó a cabo este estudio. Para ambas especies, el acúmulo de grasa varió desde la ausencia de grasa, hasta la cavidad furcular completa hasta la mitad y el desarrollo de la musculatura fue mayoritariamente intermedio, lo cual se relaciona a que las especies se encuentran en época reproductiva, con menor contenido de grasa y desarrollo muscular respecto a los períodos migratorios (Newton 2007, Andersson et al. 2018). La mayoría de las hembras de ambas especies mostraron un alto grado de desarrollo del parche de incubación, con vascularización extrema, reflejando nuevamente la época reproductiva en la cual se llevó a cabo esta tesis. Los machos presentaron un desarrollo de la cloaca no muy elevado, generalmente cloaca levemente inflamada, dado que en los tiránidos no desarrollan este órgano muy prominentemente, a comparación de otros paseriformes (Pyle 1997). Además, las características reproductivas del churrinche no difirieron entre inmaduros y adultos, concordante con la capacidad de reproducirse en su primer año de vida, reportado en esta tesis (ver capítulo 5). Dada la baja cantidad de capturas de tijeretas, esto no pudo ser evaluado en la especie. Por otro lado, también concordantes con el momento reproductivo evaluado, mayormente la presencia de muda fue baja para ambas especies, esto ya reportado para la tijereta en el área de estudio (Jahn et al. 2016, Jahn et al. 2017, Tuero et al. 2019) y el desgaste de las plumas del ala y la cola fueron levemente elevados para el churrinche y moderados para la tijereta.

La mejor medida explicativa de la condición corporal del churrinche, explicando el acúmulo de grasa, fue el índice de masa escalada obtenido a partir del largo del culmen. El desarrollo del parche de incubación no explicó la variación en la condición corporal de las hembras, ni el desarrollo de la protuberancia cloacal explicó su variación en los machos, a pesar de que el mayor desarrollo de las estructuras reproductivas puede suponer una menor condición corporal relacionado al gasto energético que involucra la reproducción (Williams 1966, Lack 1968, Mitchell et al. 2012). La condición corporal del churrinche no fue explicada por la presencia de muda corporal ni alar, aunque ante la presencia de muda de las plumas de la cola simétricamente, los individuos mostraron menor condición corporal respecto a la ausencia de muda o a la presencia de muda accidental. La presencia de muda simétrica, factiblemente conlleva un gasto energético considerable, que se ve reflejado en su condición corporal (Pyle et al. 2015, Johnson y Wolfe 2018). También, su condición física disminuyó ante un mayor desgaste de las plumas del ala, el cual podría relacionarse con un plumaje de

menor calidad que provocaría un mayor gasto energético para volar (Merila y Hemborg 2000, Vágási et al. 2011), aunque esa condición del plumaje puede reflejar, por ejemplo, una migración más rápida y un arribo anterior de los organismos de mejor condición al sitio reproductivo, como se ha documentado en otra especie migrante, la Golondrina tijerita (Hyrundo rustica; Moller et al. 2003, Saino et al. 2013). La condición corporal del churrinche no fue explicada por la fecha ni el año de la temporada reproductiva, aunque algunas hembras de otras especies regulan su peso durante la reproducción para que los vuelos en la búsqueda de alimento para los pichones requieran menos gasto energético (Hillstrom 1995, Merila y Wiggins 1997, Blem y Blem 2006). Por otra parte, en algunas especies ambos sexos aumentan su condición corporal hacia el final de la época reproductiva en preparación para la migración de otoño (Newton 2007, Andersson et al. 2018). Por último, la condición corporal de este migrante varió de acuerdo al sitio, siendo menor en uno de los establecimientos con actividad ganadera (EG), respecto al otro establecimiento evaluado (ELA) y la reserva donde no hay ganado (RPPL). Por lo tanto, se evidencia que la condición corporal del churrinche varió con la presencia de un factor antrópico en uno de los establecimientos, la ganadería de cría. Dado el bajo número de tijeretas capturadas, futuros estudios son necesarios para poner a prueba las hipótesis planteadas sobre dicha especie.

La ganadería como actividad antrópica presente en el área de estudio tiene el potencial de afectar diferencialmente al churrinche y por ende a la tijereta y otras especies de aves similares. Los sitios sin ganadería podrían estar constituyendo sitios reproductivos más favorables para el churrinche, los cuales pueden estar siendo seleccionados por los individuos de mejor condición corporal, que llegaron antes de la migración o pudieron competir por el sitio una vez en el área reproductiva. Por otra parte, aspectos como la carga y las intensidades ganaderas (Morris y Ubici 1996), particulares de esta actividad antrópica y no evaluadas en este estudio, pueden estar influyendo en la condición corporal de la especie. Por último, también el bajo tamaño muestral, fundamentalmente de la ELA que presentó churrinches de condición física similar a la reserva y mayor al otro establecimiento ganadero, podría estar sesgando los resultados obtenidos en este trabajo por estocasticidad. En conclusión, la RPPL, como área protegida parece favorecer a las especies migratorias australes del Neotrópico, como el churrinche, pero estudios futuros son necesarios para comprender los mecanismos por los cuales la condición corporal de las aves es modulada. De este modo se podrían determinar las prácticas de manejo ganadero más adecuadas en pos de no influir sobre la ecología de las aves nativas en el centro de Argentina.

Diferentes factores, tanto propios de cada individuo como de la población, pueden modelar la condición corporal de las aves (Carey 1996, Machado-Filho et al. 2010, Milenkaya et al. 2013, Milenkaya et al. 2015). Entre los factores se encuentran la presencia de enfermedades (Gunderson et al. 2009, van Dijk et al. 2016), así como la calidad del hábitat, incluyendo sitios adecuados para criar y alimento disponible (Latta y Faaborg 2002, Johnson 2009), no evaluados en esta tesis, que también podrían modular la condición corporal específicamente del churrinche. Además, muchos taxones a nivel mundial experimentan actualmente un reducción en su masa y tamaño corporal, atribuido fundamentalmente al calentamiento global (Van Buskirk et al. 2010, Gardner et al. 2011, Kovács et al. 2012, Rioux Paquette et al. 2014). Entonces, junto con el cambio climático, las crecientes actividades humanas en el Espinal del centro de Argentina, como la ganadería, la deforestación, la creación de rutas y la urbanización (Morris y Ubici 1996, Fernández y Busso 1999, Lerner 2004, Brown et al. 2006, Distel 2016), podrían afectar a las especies en el largo plazo. Por lo tanto, resulta fundamental la realización de estudios futuros para comprender los mecanismos que modulan la condición corporal de las aves del Espinal, para llevar a cabo prácticas sostenibles y asegurar la conservación de las mismas y sus ambientes.

CAPÍTULO 3

"Comportamiento de forrajeo y selección de alimento de dos tiránidos durante su época reproductiva: comparaciones entre ambientes preservados y con rutas o ganadería"



Introducción

La selección de alimento es una estrategia energética vital directamente relacionada a la disponibilidad de alimento y a los hábitos tróficos, la cual puede influir en diferentes aspectos de la historia de vida de las aves. A través de la alimentación los organismos pueden cubrir sus requerimientos nutricionales y energéticos para poder desarrollar todas sus actividades vitales (Bairlein 1990, Carey 1996, Newton 1998). Por un lado, la disponibilidad de alimento puede ser un factor cambiante en el tiempo y el espacio, dependiente de aspectos biológicos de las presas particulares y los hábitats (Majer et al. 1988, Durst et al. 2008, Zermoglio et al. 2016), además de climáticos (Jahn et al. 2010, Studds y Marra 2011) y antrópicos (Benton et al. 2002). Por otro lado, la dieta de las especies es un carácter fijado evolutivamente, el cual puede ser variable en especificidad, desde especies generalistas a especialistas (Recher 1988, Sherry 1988, Manhães et al. 2010). Esta selección de alimento puede afectar a otros aspectos ecológicos de las aves, como la condición corporal (Rioux Paquette et al. 2014), la reproducción (Martin 1987, Zermoglio et al. 2016), como así también los patrones espaciales y temporales, incluyendo el uso del hábitat (Moorcroft et al. 2002, Durst et al. 2008) y la migración (Bairlein y Gwinner 1994, Studds y Marra 2011).

Los comportamientos de alimentación, es decir, los mecanismos por los cuales los organismos obtienen su alimento, constituyen uno de los aspectos esenciales para las especies. Esto es debido a que los comportamientos de alimentación, que pueden ser más o menos específicos, determinan las presas que consumen los individuos (Davies 1977, Robinson y Holmes 1982, Wunderle 1991, Studds y Marra 2011). En el caso particular de las aves insectívoras, la velocidad del salto y del vuelo de forrajeo, junto con las tasas y estrategias de búsqueda y ataque de presas, caracterizan a las especies de acuerdo a sus comportamientos de alimentación, los cuales son determinados evolutivamente (Robinson y Holmes 1982, Remsen y Robinson 1990, Lovette y Holmes 1995, Studds y Marra 2011). Un grupo de aves que presenta fundamentalmente hábitos insectívoros por medio de la obtención de alimento de caza al vuelo son los integrantes de la familia Tyrannidae (Robinson y Holmes 1982, Remsen y Robinson 1990, Fitzpatrick 2004), la mayoría también migrantes australes del Neotrópico (Chesser 1994).

Ante el escenario actual de cambio global, la pérdida de biodiversidad (Vitousek et al. 1997, Macdougall et al. 2013), incluyendo la creciente pérdida de insectos

registrada a lo largo del planeta (Conrad et al. 2006, Lister y Garcia 2018), resulta una amenaza constante para las aves que de ellos se alimentan. De hecho, actualmente existe un declive a nivel global de las especies de aves insectívoras (Sanderson et al. 2006, Nebel et al. 2010). Las actividades antrópicas como la presencia de rutas y ganadería pueden afectar de diferente manera a la alimentación de las especies insectívoras, ya que pueden afectar la riqueza, diversidad y la disponibilidad de alimento para dichas especies (Dennis 2003, Wallis De Vries et al. 2007, McMahon et al. 2010, Kotze et al. 2012, Knapp et al. 2013). Además, la ganadería puede afectar a la composición de especies de aves según su estrategia de comportamiento de forrajeo (Martin y Possingham 2005) y las rutas afectan directamente a la supervivencia de las poblaciones que allí habitan, dado las mortandades que producen (Erritzoe et al. 2003, Alves da Rosa y Bager 2012, Loss et al. 2015). Sumado a esto, las especies migrantes poseen presiones adicionales de selección provenientes de cada ambiente que habitan, debido a los cambios de hábitats periódicos que enfrentan anualmente si se las compara con especies residentes (Newton 2007, Wilcove y Wikelski 2008, Schuster et al. 2019).

Dos especies de aves migrantes australes del Neotrópico son el churrinche y la tijereta, que habitan para su reproducción ambientes con gran presión humana, como es el Espinal del centro de Argentina (Chesser 1994, Fitzpatrick 2004, Brown et al. 2006). Durante su época reproductiva, ambas especies son insectívoras y cazadoras al vuelo (Fitzpatrick 1980, 2004, Ellison et al. 2009, de la Peña y Salvador 2010, Jahn y Tuero 2013). A lo largo de su distribución, las presas del churrinche incluyen mayormente insectos como himenópteros, hemípteros, dípteros, coleópteros, ortópteros y lepidópteros, entre otros insectos, además de arañas e isópodos, mientras que la tijereta consume presas similares, aunque también consumen frutos durante su época no reproductiva (Ellison et al. 2009, de la Peña 2010, Jahn y Tuero 2013). La altura de forrajeo de ambas especies es variable, desde menos de 1 m hasta los 10 m para el churrinche (Fitzpatrick 1980) o 9 m para la tijereta (de la Peña 2006), generalmente desde la vegetación pero también desde el suelo en áreas abiertas (Ellison et al. 2009, de la Peña y Salvador 2010, Jahn y Tuero 2013). Sin embargo, sumado al gran desconocimiento general sobre la ecología de estas especies (Martin 1996a, Cueto y Jahn 2008, Cueto et al. 2008, Faaborg et al. 2010), se desconoce cómo es la selección de alimento de ambas especies, como así también su comportamiento de forrajeo,

particularmente en ambientes influenciados con actividades humanas como la presencia de rutas y actividades ganaderas.

En este capítulo el *objetivo* es describir la selección de alimento, a través de la determinación de la disponibilidad de alimento y de la dieta, y el comportamiento de forrajeo, del churrinche y la tijereta. Específicamente se describe la dieta según el sexo y la edad de los individuos en relación a la disponibilidad de alimento. Además se describe el comportamiento de forrajeo según el sexo y la edad de los individuos, la percha empleada para emprender el forrajeo y la altura y éxito de caza del mismo. A su vez, los aspectos (disponibilidad de alimento, dieta y comportamiento de forrajeo) se comparan según el sitio del área de estudio, correspondientes a ambientes con presencia de ruta, con actividades ganaderas o preservados del centro de Argentina. Para esto, se pusieron a prueba las siguientes hipótesis con sus respectivas predicciones:

Hipótesis 1. La disponibilidad de alimento está influenciada por la ganadería, como actividad antrópica presente en el área de estudio.

- o *Predicción 1*. Habrá mayor disponibilidad de artrópodos, en términos de frecuencia relativa, para la alimentación del churrinche y la tijereta en el sitio preservado (RPPL), respecto a los sitios con actividad ganadera (ELA y EG).
- Hipótesis 2. El éxito de caza de ambas especies es diferencial según el sitio, considerando presencia o ausencia de disturbios antrópicos.
 - o *Predicción 2*. Tanto los churrinches como las tijeretas presentarán mayor éxito de caza en sitios preservados (RPPL), respecto a sitios con presencia de ganadería (ELA y EG) y alto tránsito de vehículos (RN35).
- Hipótesis 3: Ambas especies presentarán similares características de uso de recursos para su alimentación.
 - o *Predicción 3:* El consumo de presas y las características de comportamiento de forrajeo de ambas especies no presentarán diferencias entre ellas.

Metodología

Área de estudio

Como se detalla en el capítulo 1, el área de estudio comprendió la RPPL, dos establecimientos privados con actividad principalmente ganadera, ELA y EG y la RN35. Sin embargo, para los muestreos particulares para poner a prueba las diferentes

hipótesis planteadas en este capítulo, los sitios muestreados dentro del área de estudio y las temporadas reproductivas en las cuales se llevaron a cabo difirieron, por lo cual se especifican a continuación, junto con las metodologías específicas empleadas.

Trabajo de campo

La disponibilidad de alimento se evaluó mediante la captura de artrópodos con una red entomológica de 45 cm de diámetro, un mango de 91 cm de largo y una bolsa aérea blanca (BioQuip 7318NA). Cada muestreo consistió en la realización de 35 golpes en 25 m en línea recta, en el rango de alturas de 0,50 y 2,00 m, comenzando desde un punto al azar y en dirección aleatoria (Cooper y Whitmore 1990, Hutto 1990, Luna 2005, Darrigran et al. 2007). Dichas muestras fueron conservadas en frascos herméticos rotulados con alcohol al 70%, registrándose el sitio y fecha, hasta su posterior procesamiento en laboratorio. Para describir si la disponibilidad de alimento varía entre la fecha de la temporada reproductiva, la temporada reproductiva y los sitios en relación a la presencia o no de ganadería como actividad antrópica en el área de estudio, se tomaron muestras independientes a lo largo de la temporada 2016-17. Además se contemplaron para este análisis todas las muestras de disponibilidad obtenidas para describir tanto selección de alimentación, como para probar si las especies seleccionan sus sitios de nidificación en relación a la disponibilidad de alimento (ver capítulo 4). Para analizar la selección de alimento por parte de ambas especies se llevó a cabo el muestreo de disponibilidad descripto por cada día en que se concretaba la toma de muestras de heces en las temporadas 2017-18 y 2018-19 (ver párrafo siguiente). Se procuró a la toma de cada muestra en sitios aledaños, de entre 10 a 200 m de cercanía a donde se realizaron las obtenciones de muestras de heces, que no hayan sido transitados mientras se procedía a la colocación y chequeo de las redes de niebla para captura de juveniles, inmaduros o adultos y/o acceso al nido para el procesamiento de pichones. Además, dichos sitios presentaban siempre la misma estructura de la vegetación en la cual se capturaron los individuos y a no más de 200 m, para asegurar que sean sitios frecuentados por los mismos, dado que durante los trabajos de campo se observó de manera aproximada que el churrinche caza hasta 350 m y la tijereta hasta 500 m alrededor del nido.

Para determinar la dieta de ambas especies en su área de cría en el centro de Argentina se colectaron todas las muestras posibles de heces al momento de la captura y anillado de los individuos (ver capítulo 2). Por otra parte, y como se detalló en el

capítulo 2, se determinó el sexo de los individuos que no fueron determinados a través de su plumaje utilizando métodos moleculares (Griffiths et al. 1998). Las heces fueron colectadas directamente del cuerpo del individuo o de las bolsas en los que fueron depositados hasta su procesamiento y liberación. Las heces fueron almacenadas en tubos rotulados con alcohol al 70% hasta su posterior análisis en laboratorio (Rosenberg y Cooper 1990).

Para describir el comportamiento de forrajeo de los individuos de ambas especies durante su época reproductiva, se procedió a hacer observaciones con binoculares 10 x 42. Los muestreos se realizaron durante las temporadas reproductivas 2017-18 y 2018-19, particularmente en la RPPL, ELA y RN35 para el churrinche, mientras que para la tijereta sólo se realizaron observaciones en la RPPL y RN35. Al ser identificado un individuo de una de las especies estudiadas, se lo clasificó de acuerdo a la edad y sexo, discriminados como en juvenil o inmaduro/adulto y macho o hembra (ver capítulo 2) y se describió cada intento de forrajeo realizado por los individuos, hasta máximo contabilizar 20 intentos por individuo. A su vez, se determinó la percha a partir de la cual emprendieron su forrajeo, la altura de forrajeo desde el nivel del suelo clasificada como a) hasta 1 m, b) de 1,01m - 2 m o c) mayor a 2 m y el éxito de caza, en caso de poder identificarlo (Fitzpatrick 1980, Remsen y Robinson 1990, Jahn et al. 2010).

Trabajo de laboratorio

En el laboratorio del Museo de Historia Natural de la provincia de La Pampa (MHNLPam) se identificaron hasta el nivel taxonómico de orden los artrópodos colectados durante los muestreos de disponibilidad y los restos de artrópodos en heces. Los insectos holometábolos, como lepidópteros y coleópteros fueron a su vez clasificados en "larvas" y "adultos" (Burger et al. 1999). Para las determinaciones se emplearon material de referencia presente en el MHNLPam y bibliografía disponible (Ralph et al. 1985, Burger et al. 1999, Gibb y Oseto 2006, Manhães et al. 2010, Tvardikova y Sykorova 2011). Adicionalmente, para la identificación de presas, se emplearon también algunos de los artrópodos colectados en los muestreos de disponibilidad, los cuales fueron diseccionados para compararlos con fragmentos presentes en los restos presa (Burger et al. 1999). Las heces fueron examinadas directamente, mediante su disección sin tratamiento previo para no desarmar los restos

presa, al igual que los artrópodos colectados, utilizando un microscopio de disección (Olympus SZ2-ILST, Jahn et al. 2010).

Por cada muestra fecal fueron estimados los números mínimos de ejemplares sumando grupos de partes del cuerpo coincidentes (por ejemplo par de ojos, mandíbulas o antenas o 6 fémures de determinado insecto) y contando partes del cuerpo únicas para cada ejemplar dado (por ejemplo cabeza, estilete o rostro; Burger et al. 1999, Manhães et al. 2010). Cuando se encontraron restos particulares que no pudieron asociarse a un orden determinado de artrópodo, se los consideró presa no identificada (Burger et al. 1999, Manhães et al. 2010). Mientras que los restos demasiado pequeños o indescriptibles como para asociarlos a un grupo de artrópodos determinado, no se tuvieron en cuenta para el análisis de dieta de ambas especies (Burger et al. 1999, Manhães et al. 2010).

Posteriormente, todos los artrópodos colectados e items presas fueron clasificados en función de sus frecuencias relativas de cada tipo de ítem, calculada como el número de ítems de cada categoría sobre el número total de ítems. También fueron clasificados según sus ocurrencias, calculadas como el número de muestras en las que aparece una presa sobre el número total de muestras (Cooper et al. 1990, Rosenberg y Cooper 1990, Manhães et al. 2010). Finalmente, tanto las muestras de disponibilidad de artrópodos como de heces fueron depositadas en la colección entomológica del MHNLPam.

Análisis de datos

Para modelar la proporción de frecuencias relativas de los coleópteros, himenópteros y heterópteros presentes en la dieta de ambas especies, además de ortópteros en la dieta de la tijereta, y en su disponibilidad de alimento, se construyeron por separado MLGs (Everitt y Hothorn 2010, Crawley 2015). Se modelaron dichos taxones dado que fueron los más frecuentes en su dieta (ver tabla 1, en sección resultados de este capítulo). Se utilizó una distribución de errores binomial o quasibinomial (en los casos de parámetro de dispersión > 1,3) y funciones de enlace logit, empleando la función "glm" (Everitt y Hothorn 2010, Crawley 2015). La variable respuesta en todos los casos consistió en la frecuencia relativa de cada tipo de ítem en particular registrado en cada muestra. Como variables explicativas se utilizaron las siguientes variables factoriales: edad (pichón, juvenil, inmaduro, adulto o después de juvenil para el churrinche y pichón o después de

juvenil para la tijereta, ver capítulo 2), sexo sólo para el churrinche (hembra o macho), dado que para la tijereta pocos individuos habían sido identificados según su sexo, año de la temporada reproductiva (2015-16, 2016-17, 2017-18 y 2018-19 para el churrinche, para la tijereta las primeras tres temporadas y para disponibilidad las últimas tres) y el sitio (RPPL, ELA o EG para el churrinche y disponibilidad y RPPL, ELA, EG o RN35 para la tijereta). También se incluyó en todos los modelos como variable explicativa la fecha, considerada como el número de días transcurridos desde el 31 de octubre del correspondiente año de la temporada reproductiva, dado que dicha fecha correspondió al individuo capturado más temprano en todas las temporadas estudiadas. En todos los modelos de disponibilidad de alimento se consideró multicolinealidad de la fecha con respecto a las otras variables evaluadas (VIFs > 3,5; James et al. 2013), por lo cual dicha variable fue modelada aparte para cada ítem de artrópodos evaluados. A su vez, en todos estos modelos de disponibilidad hubo sobredispersión (parámetro de dispersión > 1,3), por lo cual se emplearon distribuciones de errores quasibinomiales (Crawley 2015). En los modelos de churrinche y tijereta no se consideró multicolinealidad, dado que los VIFs, calculados con la función "vif" de la librería "car" (Fox y Weisberg 2011) fueron < 1,96 (James et al. 2013). En todos los modelos de dieta, los parámetros de dispersión, calculados a partir de los correspondientes estadísticos Chi-cuadrado de Pearson por los grados de libertad, fueron < 1,30, sugiriendo un bajo nivel de sobredispersión, por lo cual se empleó para cada uno de ellos distribución de errores binomial (Everitt y Hothorn 2010, Crawley 2015). La excepción fue el modelo de los himenópteros en la dieta de tijereta, dónde el parámetro de dispersión fue mayor, empleando entonces una distribución de error quasibinomial (Everitt y Hothorn 2010, Crawley 2015).

Para determinar la selección de alimento de ambas especies, por separado, se construyeron MLGs (Manly et al. 2004, Everitt y Hothorn 2010, Crawley 2015). Se empleó una distribución de errores quasibinomial (para corregir la sobredispersión > 1,3) y funciones de enlace logit considerando la variable respuesta 1 (dieta) o 0 (disponibilidad) empleando la función "glm" (Everitt y Hothorn 2010, Crawley 2015). Como variables explicativas se utilizaron para ambas especies la frecuencia de himenópteros, coleópteros y hemípteros, además de la frecuencia de ortópteros sólo para la tijereta, dado que fueron las presas más consumidas por dichas especies (ver sección resultados, tabla 1). No se consideró colinealidad entre las variables dado que

las Correlaciones de Pearson arrojaron valores de r < 0,7 (Crawley 2015), ni multicolinealidad entre las variables dado que los VIFs de los modelos fueron VIFs < 2, calculados con la función "vif" de la librería "car" (Fox y Weisberg 2011, James et al. 2013).

Para comparar las perchas y las categorías de alturas de forrajeo según el sexo/edad de los individuos de cada especie se emplearon Tests de Contingencia. Para comparar entre el churrinche y la tijereta la dieta, las perchas, las categorías de alturas de forrajeo y el éxito de caza se emplearon Pruebas Chi-cuadrado.

Para modelar el éxito de caza de ambas especies, por separado, se construyeron MLGM (Bolker et al. 2008, Zuur et al. 2009). Se utilizó una distribución de errores binomial y funciones de enlace logit considerando la variable respuesta 1 (exitoso) o 0 (no exitoso) empleando la función "glmer" de la librería "lme4" (Bates et al. 2015). Como variables explicativas se utilizaron las siguientes cuatro variables factoriales: edad y sexo (juvenil, inmaduro/adulto hembra o inmaduro/adulto macho), percha (alambrado, árbol, arbusto, hierba, suelo, cable o poste), altura de forrajeo (hasta 1 m, de 1,01 m - 2 m o mayor a 2 m) y el sitio (RPPL, ELA o RN35 para el churrinche, RPPL o RN35 para la tijereta). La identificación del individuo (ID) fue incluida como factor aleatorio, para controlar la falta de independencia por las medidas repetidas sobre la misma unidad de muestreo (individuo) en sucesivos intentos de forrajeo. No se consideró multicolinealidad, dado que los VIFs de los modelos, calculados con la función "vif" de la librería "car" (Fox y Weisberg 2011) fueron < 3,98 (Zuur et al. 2009). El parámetro de dispersión, calculado a partir de la fórmula sugerida por Bolker et al. (2008), en ambos modelos fue < 1,30, sugiriendo un bajo nivel de sobredispersión (Zuur et al. 2009).

Se calculó la proporción de varianza explicada por los factores fijos en los MLGs a través del cálculo de la desvianza (Everitt y Hothorn 2010, Crawley 2015) y la proporción explicada por los factores fijos o tanto los factores fijos como aleatorios de los MLGMs, a través del cálculo del R² marginal o R² condicional teórico utilizando la función "r.squaredGLMM" de la librería "MuMIn" (Barton 2018). Para las comparaciones posteriores de las variables categóricas seleccionadas se emplearon Test Simultáneos para Hipótesis Lineares Generales usando Contrastes de Tukey de la librería "multcomp" (Hothorn et al. 2008).

Resultados

Disponibilidad de alimento y dieta

En los muestreos con red entomológica se colectaron 6.788 ejemplares, correspondientes a 11 órdenes de insectos y dos de arácnido (Tabla 1). En cuanto a la disponibilidad de alimento prevalecieron en términos de frecuencia relativa los hemípteros, seguidas de las arañas y dípteros, y en términos de ocurrencia los hemípteros seguidos de los dípteros y arañas (Tabla 1, Fig.1 y 2).

El churrinche consumió ocho órdenes de insectos y dos de arácnidos, mientras que la tijereta consumió ocho órdenes de insectos y uno de gastrópodo (Tabla 1). En total, 347 y 209 ítems presa fueron consumidos por el churrinche y la tijereta, respectivamente (Tabla 1). El churrinche consumió mayoritariamente himenópteros, seguidos de coleópteros y hemípteros en términos de frecuencia y coleópteros, seguidos de himenópteros y hemípteros en términos de ocurrencia (Tabla 1, Fig.1 y 2). Por otro lado, la tijereta consumió mayoritariamente himenópteros, seguidos de coleópteros y ortópteros en términos de frecuencia y en términos de ocurrencia coleópteros seguidos de ortópteros y de igual manera himenópteros y hemípteros (Tabla 1, Fig.1 y 2). En las heces de churrinche se registraron 30 piedras, cuatro semillas y un resto vegetal no identificado, mientras que en las de tijereta 43 piedras, tres semillas, cinco restos vegetales no identificados y una hebra de plástico.

Tabla 1. Número de ítems presa (N), su frecuencia relativa (F%) y su ocurrencia (O%) obtenidos de 108 muestras de disponibilidad de alimento y de 81 y 52 muestras fecales de churrinche y tijereta respectivamente. Las muestras fueron obtenidas en La Pampa, Argentina, durante las temporadas reproductivas 2015-16 a 2018-19 para la disponibilidad y el churrinche y 2015-16 a 2017-18 para la tijereta.

		Disponibilidad		Churrinche			Tijereta			
Item presa	Taxón	N	F%	Ο%	\mathbf{N}	F%	0%	N	F%	Ο%
Odonata	Zygoptera	5	0,07	4,63	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00
Psocoptera	TOTAL	1	0,01	0,93	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00
Tysanoptera	TOTAL	36	0,53	19,44	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00
Hemiptera	Sternorincha	95	1,40	15,74	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00
	Auchenorincha	1.112	16,38	94,44	0	0,00	0,00	1	0,48	1,92
	Heteroptera	1.842	27,14	97,22	53	15,27	50,62	26	12,44	38,46
	TOTAL	3.049	44,92	100	53	15,27	50,62	27	12,92	40,38

Neuroptera	Mantispidae	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00
_	Myrmeliontidae	9	0,13	6,48	0	0,00	0,00	1	0,48	1,92
	Ascalaphidae	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00
	Hemerobiidae	0	0,00	0,00	1	0,29	1,23	1	0,48	1,92
	Crisopidae	7	0,10	4,63	1	0,29	1,23	0	0,00	0,00
	TOTAL	16	0,24	11,11	2	0,58	2,47	2	0,96	3,85
Coleoptera	Larva	0	0,00	0,00	7	2,02	6,17	13	6,22	21,15
	Adulto	230	3,39	66,67	100	28,82	85,19	53	25,36	73,08
	TOTAL	230	3,39	66,67	107	30,84	86,42	55	26,32	80,77
Diptera	TOTAL	1.012	14,91	94,44	16	4,61	19,75	5	2,39	9,62
Lepidoptera	Larva	72	1,06	29,63	4	1,15	4,94	0	0,00	0,00
	Adulto	35	0,52	25,00	10	2,88	12,35	9	4,31	17,31
	TOTAL	107	1,58	45,37	14	4,03	17,28	9	4,31	17,31
Hymenoptera	Formicidae	213	3,14	45,37	27	7,78	19,75	35	16,75	21,15
	No formicidae	355	5,23	85,19	86	24,78	53,09	17	8,13	17,31
	Indeterminado	0	0,00	0,00	11	3,17	4,94	3	1,44	3,85
	TOTAL	568	8,37	88,89	124	35,73	60,49	59	28,23	40,38
Orthoptera	Grillidae	1	0,01	0,93	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00
	Tettigoniidae	31	0,46	20,37	1	0,29	1,23	0	0,00	0,00
	Proscopiidae	4	0,06	3,70	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00
	Acrididae	268	3,95	73,15	9	2,59	9,88	24	11,48	34,62
	Indeterminado	0	0,00	0,00	3	0,86	2,47	14	6,70	26,92
	TOTAL	304	4,48	78,70	13	3,75	11,11	39	18,66	65,38
Diptioptera	Mantoidea	137	2,02	49,07	1	0,29	1,23	1	0,48	1,92
Araneae	Araneomorphae	1.320	19,45	93,52	7	2,02	8,64	0	0,00	0,00
Acarina	Oribatidae	0	0,00	0,00	3	0,86	1,23	0	0,00	0,00
	Ixodidae	1	0,01	0,93	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00
	TOTAL	1	0,01	0,93	3	0,86	0,86	0	0,00	0,00
Artropoda indeterminado		2	0,03	1,85	2	0,58	0,58	1	0,48	1,92
Gasteropoda		0	0,00	0,00	0	0,00	0,00	3	1,44	1,92
# ITEMS TOTAL		6.782	100	100	342	100	100	201	100	100

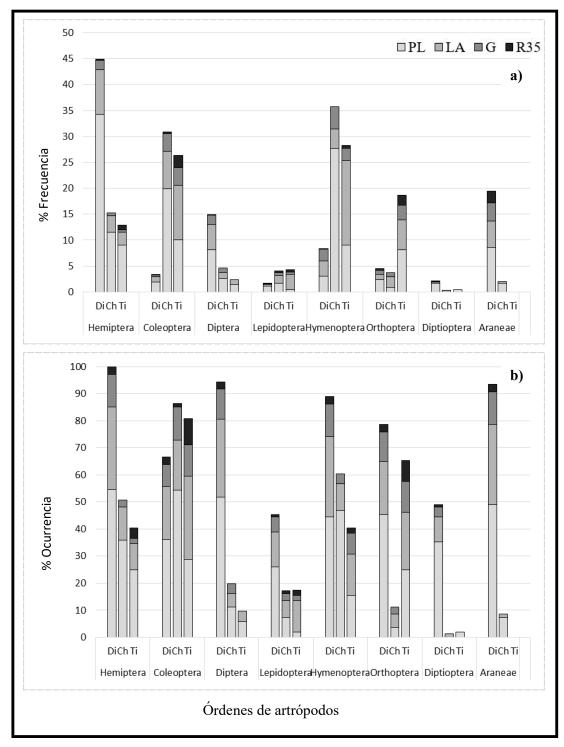


Figura 1. a) Frecuencia y **b)** ocurrencia de la disponibilidad de alimento (Di) y los principales artrópodos de la dieta del churrinche (Ch) y la tijereta (Ti), discriminadas según el sitio del área de estudio en La Pampa, Argentina. Las muestras se colectaron durante las temporadas reproductivas 2015-16 a 2018-19 para la disponibilidad y el churrinche y 2015-16 a 2017-18 para la tijereta. RPPL: Reserva provincial Parque Luro, ELA: Establecimiento Los álamos, EG: Establecimiento Giuliani, RN35: Ruta Nacional 35.

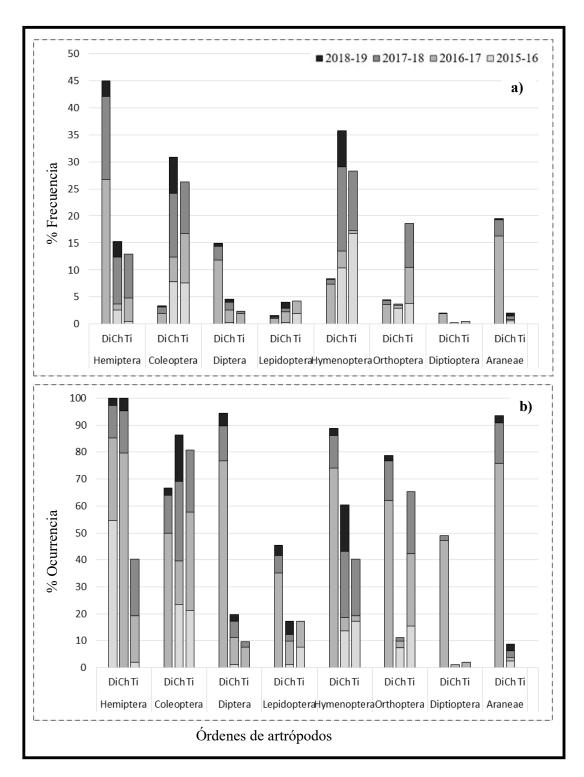


Figura 2. a) Frecuencia y **b)** ocurrencia de la disponibilidad de alimento (Di) y los principales artrópodos de la dieta del churrinche (Ch) y la tijereta (Ti), discriminadas según el año de la temporada reporductiva en La Pampa, Argentina.

La frecuencia relativa de coleópteros en la disponibilidad de alimento no difirió según el año ni el sitio, pero se relacionó negativamente con la fecha de la temporada reproductiva (Estimador \pm DE = -0,01 \pm 0,004), explicando un 14,83% (Tabla 2, Fig. 3). La frecuencia relativa de himenópteros difirió en cuanto al año de la temporada reproductiva, siendo menor en 2017-18 respecto a 2016-17 (Estimador \pm DE = -0.92 \pm 0,21; z = -4,41; P < 0,0001) y al sitio, siendo RPPL mayor a la ELA (Estimador \pm DE = 0.90 ± 0.15 ; z = 6.08; P < 0.0001) y EG (Estimador \pm DE = 1.34 ± 0.17 ; z = 8.03; P < 0,0001) y ELA menor a EG (Estimador ± DE = -0.44 ± 0.17 ; z = -2.60; P = 0.03, Tabla 2), explicando un 55,07% de su variación. La frecuencia relativa de himenópteros disponibles se relacionó positivamente con la fecha de la temporada reproductiva (Estimador \pm DE = 0,01 \pm 0,004; Tabla 2; Fig. 3), explicando un 9,08%. La frecuencia relativa de hemípteros difirió en cuanto al año de la temporada reproductiva, siendo mayor en 2017-18 respecto a 2016-17 (Estimador \pm DE = 0,93 \pm 0,18; z = 5,30; P < 0,0001) y al sitio, siendo RPPL menor a la ELA (Estimador \pm DE = -0.90 \pm 0.15; z = -6.08; P < 0.0001) y EG (Estimador \pm DE = -1.34 ± 0.17 ; z = -8.03; P < 0.0001) y ELA menor a EG (Estimador \pm DE = -0,44 0,17; z = -2,60; P = 0,02, Tabla 2), explicando un 47,58%. La frecuencia relativa de hemípteros disponibles se relacionó negativamente con la fecha de la temporada reproductiva (Estimador \pm DE = -0.02 \pm 0.003; Tabla 2; Fig. 3), explicando un 19,62%. La frecuencia relativa de ortópteros en la disponibilidad de alimento no difirió según el año ni el sitio, pero se relacionó positivamente con la fecha de la temporada reproductiva (Estimador \pm DE = 0,01 \pm 0,005), explicando un 9,76% (Tabla 2, Fig. 3).

La frecuencia relativa de coleópteros en las heces de churrinche estuvo relacionada negativamente con el avance en la fecha de la temporada reproductiva (Estimador \pm DE = -0,01 \pm 0,004; Fig. 3), explicando un 8,10% de su variabilidad, y no difirió según la edad y sexo de los individuos, el año de la temporada reproductiva ni el sitio (Tabla 2). En cuanto a la frecuencia relativa de himenópteros, ésta no difirió según la edad y sexo de los individuos, pero sí se relacionó positivamente con la fecha de la temporada reproductiva (Estimador \pm DE = 0,03 \pm 0,004; Fig. 3) y difirió en cuanto al año de la temporada reproductiva, siendo mayor en 2017-18 respecto a 2016-17 (Estimador \pm DE = 1,17 \pm 0,43; z = 2,71; P = 0,03) y al sitio, siendo ELA menor a la RPPL (Estimador \pm DE = -0,85 \pm 0,36; z = -2,35; P = 0,04) y a EG (Estimador \pm DE = -1,23 \pm 0.52; z = -2.36; P = 0,04; Tabla 2), explicando un 29,29%. La frecuencia relativa

de hemípteros estuvo relacionada negativamente con el avance en la fecha de la temporada reproductiva (Estimador \pm DE = -0,02 \pm 0,006; Fig. 3), explicando un 18,19%, y no difirió según la edad y sexo de los individuos, el año de la temporada reproductiva ni el sitio (Tabla 2).

La frecuencia relativa de coleópteros y ortópteros en las heces de tijereta no difirió según la edad de los individuos, la fecha y el año de la temporada reproductiva ni el sitio (Tabla 2; Fig. 3). La frecuencia relativa de himenópteros tampoco difirió según la edad de los individuos, la fecha de la temporada reproductiva ni el sitio (Fig. 3), pero sí en cuanto al año de la temporada reproductiva, siendo mayor en 2015-16 respecto a 2016-17 (Estimador \pm DE = 4,23 \pm 1,28; z = 3,30; P = 0,002) y 2017-18 (Estimador \pm DE = 1,20 \pm 0,43; z = 2,78; P = 0,01) y mayor en 2017-18 respecto a 2016-17 (Estimador \pm DE = 3,04 \pm 1,28; z = 2,38; P = 0,04; Tabla 2), explicando un 41,53%. La frecuencia relativa de hemípteros estuvo relacionada negativamente con el avance en la fecha de la temporada reproductiva (Estimador \pm DE = -0,03 \pm 0,01; Fig. 3) y fue mayor en la temporada reproductiva 2017-18 respecto a la 2015-16 (Estimador \pm DE = 2,56 \pm 1,05; z = 2,43; P = 0,04), explicando un 36,82%, aunque no difirió según la edad de los individuos ni el sitio (Tabla 2).

Tabla 2. Resultados de los Modelos Lineales Generalizados para evaluar la variación en la proporción de la frecuencia de los ítems (%F) en la disponibilidad de alimento y la dieta del churrinche y la tijereta, en La Pampa, Argentina. Los valores corresponden a χ 2; gl; P.

	Disponibilidad	Churrinche	Tijereta
Coleópteros			
Edad		2,16; 4; 0,71	0,85; 1; 0,36
Sexo		0,34; 1; 0,56	
Fecha	10,72; 1; 0,001*	6,07; 1; 0,01*	0,01; 1; 0,91
Año	5,87; 2; 0,05	0,67; 3; 0,88	2,31; 2; 0,32
Sitio	3,17; 2; 0,21	2,13; 2; 0,35	2,18; 3; 0,54
Himenópteros			
Edad		7,44; 4; 0,11	0,05; 1; 0,82
Sexo		2,92; 1; 0,09	
Fecha	9,61; 1; 0,002*	30,87; 1; < 0,0001*	0,69; 1; 0,41
Año	24,75; 2; < 0,0001*	8,02; 3; 0,04*	32,93; 2; < 0,0001*
Sitio	9,61; 1; 0,002*	7,50; 2; 0,02*	2,90; 3; 0,41
Hemípteros			
Edad		6,27; 4; 0,18	0,49; 1; 0,48
Sexo		0,36; 1; 0,55	
Fecha	27,07; 1; < 0,0001*	14,78; 1; < 0,0001*	8,91; 1; 0,003*
Año	31,22; 2; < 0,0001*	5,91; 3; 0,12	12,36; 2; 0,002*
Sitio	44,10; 2; < 0,0001*	2,42; 2; 0,30	2,02; 3; 0,57
Ortópteros			
Edad			1,59; 1; 0,21
Fecha	9,12; 1; 0,003*		0,66; 1; 0,42
Año	2,17; 2; 0,34		4,79; 2; 0,09
Sitio	3,23; 2; 0,2		4,97; 3; 0,17

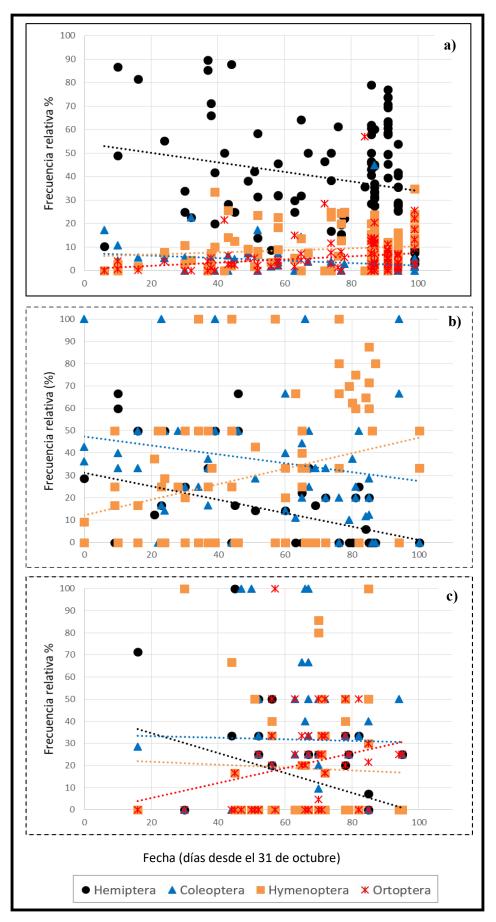


Figura 3. Relación entre la frecuencia de los principales artrópodos (%F) con la fecha (días transcurridos desde el 31 de octubre del correspondiente año de la temporada reproductiva) en la **a)** disponibilidad de alimento y la dieta del **b)** churrinche y la **c)** tijereta en La Pampa, Argentina. Las muestras se colectaron durante las temporadas reproductivas 2015-16 a 2018-19 para la disponibilidad y el churrinche y 2015-16 a 2017-18 para la tijereta.

Comparación en la dieta de ambas especies

El churrinche y la tijereta consumen los mismos órdenes de insectos para su alimentación, aunque el churrinche consumió también arañas y ácaros y la tijereta gastrópodos (Tabla 1). Ambas especies consumen fundamentalmente insectos como himenópteros, coleópteros y hemípteros, aunque también los ortópteros forman parte importante de la dieta de la tijereta (Tabla 1). La frecuencia en la que ambas especies consumieron himenópteros ($\chi 2 = 0.57$; gl = 1; P = 0.45), coleópteros ($\chi 2 = 0.46$; gl = 1; P = 0.5), hemípteros ($\chi 2 = 1.11$; gl = 1; P = 0.29) y dípteros ($\chi 2 = 1.48$; gl = 1; P = 0.22) no difirió, pero la tijereta consumió más ortópteros que el churrinche ($\chi 2 = 26.03$; gl = 1; P < 0.0001).

Selección de alimento

La selección de alimento del churrinche fue explicada en forma positiva por la frecuencia de himenópteros y coleópteros (Tabla 3), explicando este modelo un 76,41% de su variación. La selección de alimento de la tijereta fue explicada en forma positiva por la frecuencia de himenópteros, coleópteros y ortópteros (Tabla 3), explicando este modelo un 66,68% de su variación. La selección de alimento de ambas especies no fue explicada por la frecuencia de himenópteros (Tabla 3).

Tabla 3. Resultados de Modelos Lineales Generalizados para describir la selección de alimentación del churrinche y la tijereta en La Pampa, Argentina.. Los valores corresponden al Estimador \pm DE; gl; χ 2; P.

	Churrinche	Tijereta
Himenoptera	10,63 ± 4,91; 22,81; 1; < 0,0001*	8,46 ± 3,79; 10,3; 1; 0,001*
Coleoptera	$18,89 \pm 5,15; 57,48; 1; < 0,0001*$	$17,84 \pm 6,13; 24,69; 1; < 0,0001*$
Hemiptera	$-0.13 \pm 3.03; \ 0.002; \ 1; \ 0.96$	$1,44 \pm 3,65; 0,16; 1; 0,69$
Orthoptera		$9,86 \pm 4,1; 8,42; 1; 0,004*$

Comportamiento de forrajeo

Se registraron un total de 456 intentos de forrajeo de 69 churrinches y 159 de 34 tijeretas, describiendo hasta 15 o 16 intentos por individuo identificado, respectivamente de cada especie. Los intentos de forrajeo fueron correspondientes a 143 y 83 hembras, 272 y 54 machos y 41 y 22 juveniles, respectivamente para churrinches y tijeretas. Los juveniles de churrinche emplearon más árboles como percha de la cual emprendieron su forrajeo, mientras que los inmaduros/adultos de ambos sexos emplearon más arbustos ($\chi 2 = 338,61$; gl = 5; P < 0,0001; Fig. 4). Los juveniles de tijeretas emplearon más arbustos como percha, mientras que las inmaduras/adultas hembras emplearon arbustos o hierbas por igual como mayor percha, mientras que los inmaduros/adultos machos utilizaron más arbustos ($\chi 2 = 177,4$; gl = 8; P < 0,0001; Fig. 4).

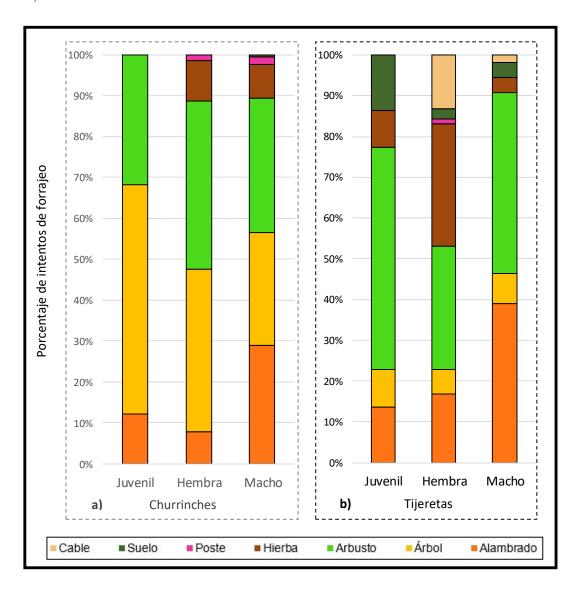


Figura 4. Porcentajes de intentos de forrajeo del **a)** churrinche y la **b)** tijereta categorizados por su edad y sexo (juvenil e inmaduro/adulto hembra o macho), según las perchas de inicio de forrajeo empleadas en La Pampa, Argentina, durante las temporadas reproductivas 2017-18 y 2018-19.

Ambas especies forrajean mayoritariamente por debajo de los 2 metros sobre el nivel del suelo, encontrándose en este rango de altura el 69,52% de los intentos de forrajeo de churrinche y el 79,25% de los intentos de tijereta. La altura de forrajeo desde el nivel del suelo que más se registró para churrinches juveniles fue de mayor a 2 m, mientras que los inmaduros/adultos de ambos sexos forrajearon mayormente a la altura del suelo hasta 1 m (χ 2 = 93,41; gl = 2; P < 0,0001; Fig. 5). Las tijeretas juveniles forrajearon mayormente a la altura del suelo de entre 1,01 y 2 m, mientras que los machos adultos desde el nivel del suelo hasta el metro de altura y las hembras adultas forrajean mayormente desde los dos metros de altura hacia arriba (χ 2 = 94,68; gl = 2; P < 0,0001; Fig. 5).

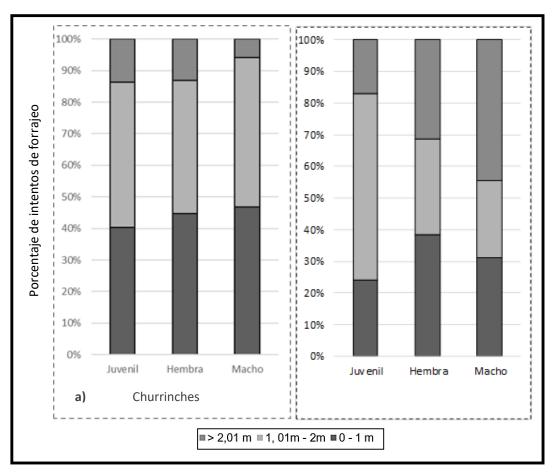


Figura 5. Porcentaje de intentos de forrajeo de **a)** churrinches y **b)** tijeretas categorizados por su edad y sexo (juvenil e inmaduro/adulto hembra o macho), según las alturas de forrajeo empleadas en La Pampa, Argentina, durante las temporadas reproductivas 2017-18 y 2018-19.

Éxito de caza

La determinación del éxito de caza pudo ser registrado en 409 intentos de forrajeo de churrinches y 134 de tijeretas, siendo el mismo de 23,47% y 48,51%, respectivamente para cada especie (Fig. 6). El éxito de caza del churrinche fue explicado en un 9,67% por el sitio dónde se realizó el forrajeo como por la percha empleada para emprender el forrajeo, pero al incluir la falta de independencia de los intentos de un mismo individuo la explicación fue de un 13,67%. En lo que concierne al sitio (Fig. 7), el éxito de caza fue positivamente explicado en la RPPL, respecto a la ELA (Estimador \pm SD = 0.88 \pm 0.34; z = 2.57; P = 0.03). En lo que concierne a la percha (Fig. 8), el éxito de caza fue positivamente explicado por el suelo respecto al alambrado (Estimador ± SD = 3,87 ± 1,19; z = 3,25; P = 0,008), al árbol (Estimador \pm SD = 3,26 \pm 1,15; z = 2,83; P = 0,03) y la hierba (Estimador \pm SD = 4,24 \pm 1,28; z = 3,33; P = 0,007). El éxito de caza de la tijereta fue explicado sólo por la altura de forrajeo (Fig. 9) en un 10,53%, pero al incluir la falta de independencia de los intentos de un mismo individuo la explicación fue del 19,03%, siendo el éxito menor en la altura de forrajeo desde el nivel del suelo clasificada como hasta 1 m respecto a la de la altura mayor a 2 m (Estimador \pm SD = - $1,53 \pm 0,61; z = -2,49; P = 0,03).$

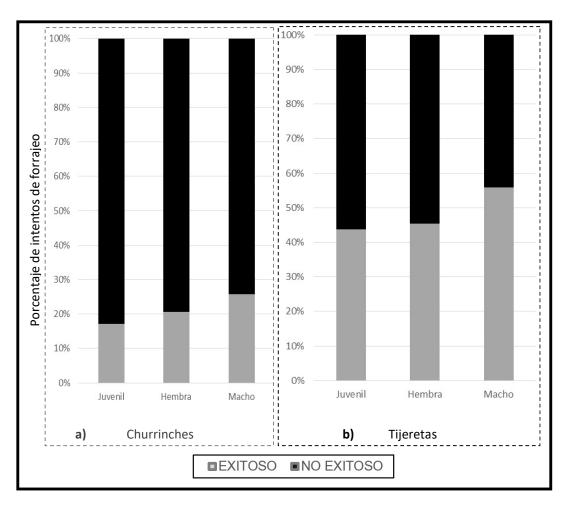


Figura 6. Porcentaje de intentos de forrajeo del **a)** churrinche y la **b)** tijereta categorizados por su edad y sexo (juvenil e inmaduro/adulto hembra o macho), según su éxito de caza evaluados durante las temporadas reproductivas 2017-18 y 2018-19 en La Pampa, Argentina.

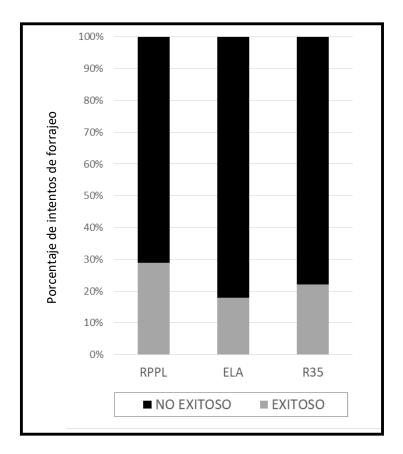


Figura 7. Porcentaje de intentos de forrajeo del churrinche categorizados por el sitio del área de estudio en el cual se realizaron y según su éxito de caza evaluados durante las temporadas reproductivas 2017-18 y 2018-19 en La Pampa, Argentina.

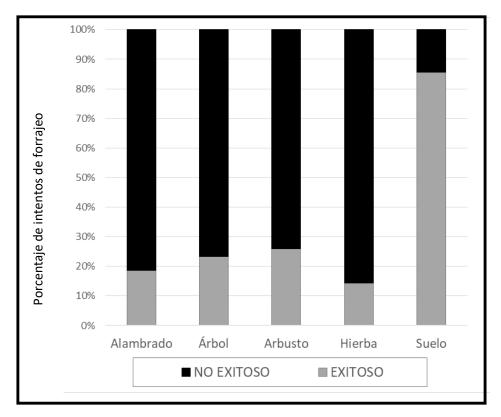


Figura 8. Porcentaje de intentos de forrajeo del churrinche categorizados por la percha empleada para el inicio del forrajeo y según su éxito de caza evaluados durante las temporadas reproductivas 2017-18 y 2018-19 en La Pampa, Argentina.

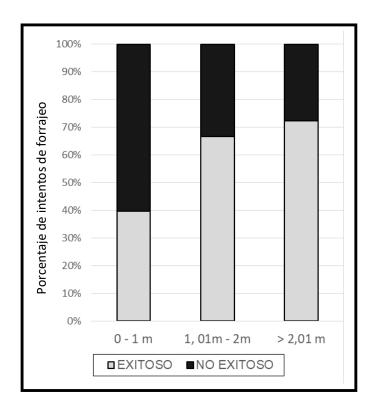


Figura 9. Porcentaje de intentos de forrajeo de la tijereta categorizados por su altura de forrajeo y según su éxito de caza evaluados durante las temporadas reproductivas 2017-18 y 2018-19 en La Pampa, Argentina.

Comparación en el comportamiento de forrajeo y éxito de caza de ambas especies Tanto el churrinche como la tijereta utilizan las mismas perchas para emprender su forrajeo, incluyendo el suelo, cables, hierbas, arbustos, árboles y alambrados, aunque sólo la tijereta también empleó un poste (Fig. 4). Sin embargo, respecto a las perchas más empleadas, ambas especies emplearon en la misma proporción arbustos ($\chi 2 = 0.15$; gl = 1; P = 0,7) y alambrados ($\chi 2 = 27.26$; gl = 1; P = 0,59), pero el churrinche empleó en proporción más árboles ($\chi 2 = 0.29$; gl = 1; P < 0,0001) y menos cables ($\chi 2 = 8.87$; gl = 1; P = 0,003) que la tijereta. Ambas especies forrajean a todas las categorías de altura evaluadas, desde el suelo hasta alturas mayores a 2 m (Fig. 5) y en la misma proporción (0 - 1 m: $\chi 2 = 2.98$; gl = 1; P = 0,08. 1,01 - 2 m: $\chi 2 = 2.48$; gl = 1; P = 0,12. > 2,01 m: $\chi 2 = 2.89$; gl = 1; P = 0,09). Por último, el éxito de caza del churrinche fue significativamente menor que el de la tijereta ($\chi 2 = 14.32$; gl = 1; P = 0,0002).

Discusión

En el centro de Argentina, la disponibilidad de las principales presas del churrinche y la tijereta fue variable según los sitios de estudio, una reserva y dos estancias ganaderas. Además, ambos migrantes australes del Neotrópico consumieron fundamentalmente insectos, aunque en proporciones variables y sin diferenciarse por clases de edades o sexo. Si bien en su mayoría existió una relación positiva entre la disponibilidad y el consumo de presas, ambas especies seleccionaron para su alimentación positivamente himenópteros y coleópteros, sumado a que la tijereta seleccionó también positivamente ortópteros. Por último, el éxito de caza de ambas especies fue explicado débilmente por las variables consideradas, en el caso del churrinche por el sitio dónde se realizó el forrajeo y por la percha empleada para emprender el forrajeo, y en el caso de la tijereta, por la altura de forrajeo. Por lo tanto, la ganadería influyó en la disponibilidad de alimento para ambas especies y el éxito de caza del churrinche. Además, en su mayoría ambas especies consumen las mismas presas y empleando comportamientos de forrajeo similares, pero el churrinche presentó menor éxito de caza que la tijereta.

La disponibilidad de alimento de las principales presas para los dos tiránidos difirió de acuerdo al momento (fechas) y los años de las temporadas reproductivas, y al sitio. Consistentemente, los himenópteros fueron más frecuentes en la reserva respecto a los establecimientos privados, dónde también difirieron y fueron aumentando a lo largo de las temporadas reproductivas, mientras que los hemípteros se comportaron también de manera consistente y de forma contraria a los himenópteros. También los coleópteros fueron disminuyendo y los ortópteros aumentando su frecuencia a lo largo de las fechas de las temporadas reproductivas, pero no difirieron entre temporadas o sitios. Los resultados sugieren que tanto el churrinche como la tijereta dispusieron de mayor frecuencia de himenópteros para su alimentación, en el área protegida, como se esperaba, según la primera predicción planteada. Esto es importante, dado que los himenópteros constituyeron el orden presa más seleccionado positivamente por ambas aves. Sin embargo, los coleópteros y ortópteros no difirieron según el sitio, mientras que los hemípteros, que se encuentran en menor frecuencia en la dieta de ambos, fueron menores en la reserva. Estos resultados sugieren que la ganadería podría afectar negativamente a la abundancia de himenópteros y positivamente a la de hemípteros. Se destaca entonces la importancia de la RPPL como área protegida para asegurar la disponibilidad de alimento de alguna de las principales presas en términos de frecuencia de ambas especies, al mismo tiempo que se demuestra que la ganadería afecta a la comunidad de artrópodos, esto último ya comprobado en otros sistemas de producción ganadera (Dennis 2003, Wallis De Vries et al. 2007, McMahon et al. 2010).

Las presas de ambas especies durante su época reproductiva coinciden con lo ya reportado previamente (Fitzpatrick 2004, Ellison et al. 2009, de la Peña y Salvador 2010, Jahn y Tuero 2013), consistiendo principalmente en himenópteros, coleópteros, ortópteros, heterópteros y dípteros. Ambas consumen proporcionalmente el mismo tipo de presas principales, aunque la tijereta consumió más ortópteros. También en otros estudios ya han sido identificados piedras y restos vegetales como elementos que pueden consumir accidentalmente durante su época reproductiva (Ellison et al. 2009, de la Peña 2010, Jahn y Tuero 2013). Sin embargo, el consumo accidental de la hebra de plástico por parte de la tijereta es novedoso. Los resultados sugieren que las especies estudiadas consumen las presas indistintamente de la edad y sexo, en el caso del churrinche, y de la edad en el caso de la tijereta, dado que pocos individuos pichones o juveniles de esta última especie pudieron ser determinados según su sexo. Estos

resultados contradicen a lo reportado para otros paseriformes, dado que la dieta de pichones con respecto a las otras clases de edades puede diferir, ya que los primeros requieren un crecimiento muy acelerado (Greenberg 1995, Drost et al. 2003, Wiesenborn y Heydon 2007, Durst et al. 2008). La similitud en la dieta del churrinche de acuerdo al sexo es consistente con lo reportado para otras especies de la familia (Drost et al. 2003, Wiesenborn y Heydon 2007, Durst et al. 2008). Sin embargo, debe considerarse el nivel taxonómico alcanzado en la identificación de presas. Realizando un análisis a niveles taxonómicos inferiores, como por ejemplo a nivel de especie, la dieta podría ser diferencial, tanto por edad o sexo, contemplando los aportes nutricionales que ofrecen las diferentes presas (Bairlein 1990, Bairlein y Simons 1995, Carey 1996). Por lo tanto, estudios futuros más detallados son necesarios para comprobar si la dieta de las especies podría diferir de acuerdo a la edad o sexo de los individuos.

La comparación entre las presas disponibles y las consumidas evidencian hábitos selectivos por parte de ambas especies, mostrando una consistente selección positiva por los himenópteros y coleópteros y la tijereta de forma positiva también por los ortópteros. Las dos especies consumieron hemípteros de acuerdo a su disponibilidad. El churrinche consumió más coleópteros y hemípteros al principio de la temporada reproductiva y más himenópteros hacia el final de la misma, en coincidencia a cómo los tres órdenes se encontraban proporcionalmente disponibles a lo largo de la temporada reproductiva. La tijereta consumió más hemípteros al principio de la temporada reproductiva, cuando también se encontraban más disponibles. Si bien ambas especies consumen mayormente las presas cuando también están más disponibles, los consistentes hábitos selectivos evidencian que los requerimientos nutricionales de ambas especies varían a lo largo de su temporada reproductiva, como se ha comprobado por ejemplo en otro tiránido, Ficedula parva, dónde los pichones son alimentados con mayor proporción de larvas de lepidóptero al principio de la crianza y la frecuencia de insectos voladores en su dieta se incrementa con el transcurso de la crianza (Mitrus et al. 2010). También el tamaño de las presas, no evaluado en este estudio, que según los artrópodos colectados en los muestreos de disponibilidad variaron desde los pocos milímetros hasta los aproximadamente 7 cm, relacionado con la biomasa que aportan, como se ha observado para otras especies (Ramos et al. 1998, Krupa 2004, Wiesenborn y Heydon 2007), podría explicar la selección de alimento por parte del churrinche y la tijereta en el centro de Argentina.

Se comprobó un comportamiento de forrajeo de cada especie diferencial según las perchas de las que emprendieron el forrajeo y la altura de forrajeo, aunque la edad no explicó el éxito de forrajeo de cada uno de los tiránidos estudiados. Sin embargo, los juveniles de churrinche, utilizando como percha árboles, parecen cazar más alto que los inmaduros o adultos, utilizando más arbustos. Sumado a que los juveniles e inmaduros/adultos machos de tijereta emplearon más arbustos y las inmaduras/adultas hembras emplearon más arbustos o hierbas para emprender su forrajeo. En comparación entre ambas especies, el churrinche empleó más árboles y la tijereta más cables para emprender su forrajeo, pero ambos usaron en las mismas proporciones arbustos y alambrados y las distintas alturas de forrajeo desde en nivel del suelo. Sólo en el churrinche los intentos de forrajeo emprendidos desde el suelo fueron más exitosos que los emprendidos desde otras perchas. La altura a la cual forrajean explicó positivamente el éxito de caza de la tijereta cuando lo hacen a más de 2 metros, respecto a cuándo cazan cercanas al suelo, hasta un metro de altura, pero la altura no explicó el éxito de caza del churrinche. Además el churrinche presentó menor éxito de caza que la tijereta. Por último, si bien la ruta no afectó el éxito de caza de los dos tiránidos, como se esperaba, el churrinche presentó mayor éxito de caza en la reserva respecto a uno de los establecimientos privados y la tijereta no presentó respuesta a la ganadería. A pesar de que ambas tienen estrategias de caza y de uso de recursos similares, en cuanto a las categorías de presas que consumen y el uso del espacio que realizan, se evidencian diferentes características que favorecen su éxito de caza. Lo mismo sucede con otras especies afines que conviven en otros ambientes (Robinson y Holmes 1982, Cueto y Lopez de Casenave 2002, Guaraldo et al. 2018). Además, nuevamente se destaca entonces la importancia de la RPPL como área protegida para favorecer al éxito de caza de una de las especies en estudio, el churrinche. Sin embargo, los mecanismos por los cuales la ganadería influye en el comportamiento de alimentación de esta especie requiere de investigaciones futuras, pero podría estar relacionado con las modificaciones en la disponibilidad de presas que genera (demostrado en esta tesis) o en la estructura de la vegetación (ver capítulo 4).

Aportando al conocimiento general de las especies sudamericanas (Martin 1996a, Cueto et al. 2008, Cueto y Jahn 2008, Faaborg et al. 2010), se concluye que

ambas especies migrantes australes del Neotrópico, el churrinche y la tijereta, seleccionan su alimento en el centro de Argentina, y presentan comportamiento de forrajeo similar, pero diferencial en cuanto a las características que determinan su éxito. Asimismo, a pesar de que las dos especies en estudio están catalogadas como de preocupación menor (BirdLife International 2016, 2017), habitan ambientes con gran presión humana (Brown et al. 2006, Macchi et al. 2013), por lo cual comprender sus requerimientos y limitantes ecológicas permiten tener información de base para la toma de decisiones. Dado que la disponibilidad de su principal alimento fue diferencial según los sitios del área de estudio y el churrinche presentó mayor éxito de caza en la reserva, este área protegida podría estar siendo de importancia para la conservación del Espinal y sus especies, especialmente las migrantes e insectívoras, que se encuentran en declive mundial (Sanderson et al. 2006, Nebel et al. 2010, BirdLife International 2014).

A pesar de que la RPPL ha sufrido grandes transformaciones, todavía conserva vegetación nativa (González-Roglich et al. 2012) y la diversidad de artrópodos que alberga, más himenópteros y menos hemípteros respecto a áreas ganaderas, resultó beneficiosa para las aves insectívoras estudiadas. Sin embargo, sería necesario evaluar qué aspectos particulares de las actividades ganaderas afectan a las especies y cómo se podrían mejorar las prácticas para mantener la sustentabilidad de los ambientes, dado que la intensidad y tipo de ganadería pueden influir en la diversidad de las comunidades intervenidas (Dennis 2003, Adams et al. 2014, Phelps y Kaplan 2017). De igual modo, estudios futuros son necesarios para comprender cómo éstas y otras especies son afectadas a largo plazo por las actividades humanas crecientes en el centro de Argentina (Morris y Ubici 1996, Fernández y Busso 1999, Lerner 2004, Brown et al. 2006, Mastrangelo y Gavin 2012, Macchi et al. 2013, Distel 2016).

CAPÍTULO 4

"Selección de sitio de nidificación de dos migrantes australes del Neotrópico evaluadas a escalas de micro y macrohábitat: una comparación entre sitos con y sin ganadería"



Introducción

La selección del sitio de nidificación puede jugar un rol central en la determinación del éxito reproductivo de las aves (Martin 1995). Esta selección puede afectar la tasa de depredación (Martin 1993, 1995, Filliater et al. 1994, Mezquida y Marone 2001, Verdolin 2006, Sosa y Casenave 2017), la tasa del parasitismo de cría (Pease y Grzybowski 1995, Larison et al. 1998, Ellison 1999), la disponibilidad y consumo de alimento (Martin 1995, Verdolin 2006), la competencia (Alerstam y Högstedt 1982, Martin 1988, Goldshtein et al. 2018) y la atracción conespecífica (Stamps 1988, Ward y Schlossberg 2004). Cuando deciden dónde colocar su nido, las aves seleccionan características del hábitat a diferentes escalas espaciales. Por lo tanto, entender las características que están seleccionando, como así también las escalas espaciales a la cual las aves están evaluando las diferentes características, puede proporcionar información sobre los mecanismos conductuales y ecológicos subyacentes a la selección del sitio de nidificación (Orians y Wittenberger 1991, Cueto 2006, Citta y Lindberg 2007, Crampton y Sedinger 2011, Mcgarigal et al. 2016, Acker et al. 2017). A nivel de microhábitat, por ejemplo, la selección del tipo de rama o la especie de planta soporte del nido puede estar más relacionada con el éxito reproductivo (por ejemplo reduciendo la depredación o el parasitismo de cría), mientras que la selección de hábitat a mayores escalas puede estar relacionada más con reducir la competencia o incrementar el acceso al alimento, con múltiples factores operando a múltiples escalas (Martin 1988, 1995, Dearborn y Sanchez 2001, Crampton y Sedinger 2011). Considerar la selección de sitio de nidificación a diferentes escalas puede entonces proveer información novedosa sobre las diferentes fuerzas selectivas que modelan la ecología reproductiva de las aves y proporcionar información sobre la escala a la cual los planes de conservación deben ser implementados, tanto para aves en reproducción o que ocupan ambientes amenazados (Orians y Wittenberger 1991, Guyot et al. 2017).

Dos especies de tiránidos (familia Tyraniidae) que se reproducen en el Neotrópico son el churrinche y la tijereta. Ambos se distribuyen desde Norteamérica hasta Argentina, ocupan mayoritariamente ambientes abiertos, como bosques, sabanas y áreas ribereñas y residenciales y son principalmente insectívoras (Fitzpatrick 2004, Ellison et al. 2009, de la Peña y Salvador 2010, Jahn y Tuero 2013, de la Peña 2016, ver capítulo 3). Las dos especies son también socialmente monógamas y altamente territoriales durante su época reproductiva, y construyen sus propios nidos abiertos en

forma de copa sobre árboles o arbustos (Fitzpatrick 2004, Ellison et al. 2009, Jahn y Tuero 2013, de la Peña 2016). Su sitios de nidificación han sido descriptos (Mason 1985, Mezquida 2002, Teul et al. 2007, Ellison 2008, Zuria y Rendón-Hernández 2010, Escola et al. 2013, Salvador 2013), aunque la selección de hábitat, tanto a micro como macro escala, teniendo en cuenta la disponibilidad de alimento y sus implicancias en el éxito reproductivo (ver capítulo 5), permanecen inexplorados para ambas especies.

Globalmente, el 40% de las aves migrantes presentan declives poblacionales (BirdLife International 2014), de manera similar a lo que actualmente sucede con las insectívoras (Nebel et al. 2010). Adicionalmente, ambas se reproducen en hábitat con gran presión de actividades humanas (Fitzpatrick 2004, Brown et al. 2006, SAyDS 2007, Ellison et al. 2009, Jahn y Tuero 2013, Macchi et al. 2013, Oyarzabal et al. 2018). En el Espinal del centro de Argentina el churrinche y la tijereta se reproducen desde noviembre a enero (Fitzpatrick 2004, Capllonch et al. 2007, Ellison et al. 2009, Jahn y Tuero 2013, Tuero et al. 2019), dónde aproximadamente el 37% del hábitat ha sido impactado, siendo éste el tercero de lo hábitats más transformados del país (Brown et al. 2006). Las actividades humanas en la región incluyen la deforestación y el rápido avance de la frontera agropecuaria, como así también el inapropiado uso de agroquímicos, la alteración de los regímenes de fuego, la introducción de especies exóticas y el sobrepastoreo por la ganadería (Brown et al. 2006, SAyDS 2007, Macchi et al. 2013). En consecuencia se produjo una arbustización de los ambientes originales, además de la fragmentación y pérdida de hábitat para las especies de fauna nativa (Brown et al. 2006, SAyDS 2007, Macchi et al. 2013). La selección de sitios de nidificación por parte de aves migrantes, relacionado también con su disponibilidad de alimento, permanecen inexploradas en el Espinal, a pesar de ser un componente esencial en los planes de conservación tanto de las especies como de sus hábitat, ya que las mismas ocupan hábitat bajo gran presión humana (Orians y Wittenberger 1991, Martin y Finch 1995, Guyot et al. 2017).

Dada su amplia distribución y que ambas pertenecen a la familia de aves más numerosa del Nuevo mundo (Fitzpatrick 2004), estas especies pueden contribuir a la generación de conocimiento sobre los mecanismos que modelan la selección de sitios de nidificación en los paseriformes, así como también para complementar el conocimiento relacionado a cómo las actividades humanas impactan sus ecosistemas. Una actividad relevante en el Espinal es la ganadería, la cual tiene el potencial de impactar sobre el

comportamiento reproductivo de las aves, a través de la modificación de los hábitats de reproducción y alimentación, y de las alteraciones y cambios que generan en la abundancia de depredadores y/o parásitos de cría (Bock et al. 1993, Goguen y Mathews 2001, Dennis et al. 2008, Beja et al. 2013, Evans et al. 2015, Hansen et al. 2019). Por lo tanto, información sobre especies tales como el churrinche y la tijereta podría ser relevante para el planteamiento de estrategias de manejo tanto sobre tierras públicas o privadas en el Espinal y alrededores (Fernández y Busso 1999, Lerner 2004, Sarasola et al. 2005, Brown et al. 2006, SAyDS 2007, Hooper et al. 2012, Macchi et al. 2013).

El *objetivo* de este capítulo es examinar la selección de hábitat de nidificación y su relación en cuanto a la disponibilidad de alimento del churrinche y la tijereta en el Espinal del centro de Argentina (el primer aspecto publicado como artículo de respaldo, Rebollo et al. 2020). Para esto se pusieron a prueba las siguientes hipótesis y predicciones:

Hipótesis 1: La selección del sitio de nidificación de ambas especies dentro del área de estudio depende de las características vegetales de micro y macrohábitat y la disponibilidad de alimento.

- O Predicción 1a: Las dos especies de aves dispondrán de características de micro y macrohábitat para nidificar diferentes entre sitios con o sin presencia de ganadería, que afectarán su selección de sitio de nidificación.
- Predicción 1b: Las dos especies de aves seleccionarán sitios de nidificación con mayor disponibilidad de alimento para colocar sus nidos.

Hipótesis 2: Ambas especies presentarán similares características de uso y selección de recursos para colocar sus nidos.

o *Predicción 2:* Las características de los sitios de nidificación evaluados a escala de micro y macrohábitat de ambas especies no presentarán diferencias entre ellas.

Metodología

Área de estudio

El área de estudio, como se detalla en el capítulo 1, comprendió la RPPL y los dos establecimientos privados adyacentes, ELA y EG. Todos se encuentran localizados sobre la RN35, en la provincia fitogeográfica del Espinal, en La Pampa, Argentina (Oyarzabal et al. 2018). La ganadería de cría es la principal actividad llevada a cabo en

los dos establecimientos privados, mientras que en la RPPL dicha actividad no se desarrolla desde la década del 70′ (González-Roglich et al. 2012). El área explorada dentro de los tres sitios de estudio comprendió 3,22 km².

Búsqueda de nidos y descripción del hábitat

Como se describe en el capítulo 1 y en el siguiente capítulo, se buscaron y georeferenciaron nidos activos, con huevos o pichones, de churrinches y tijeretas a través del área de estudio durante las temporadas reproductivas de 2016-17 y 2017-18, con el fin de establecer la ubicación de plantas soporte de sus nidos. Por otra parte, se seleccionaron 81 plantas control, 52 controles en la temporada reproductiva 2015-16 (16 en la RPPL, 2 en ELA y 34 en EG) y 29 en la 2016-17 (15 controles correspondieron a la RPPL, 11 en ELA y 3 en EG). Los controles estuvieron ubicados a una distancia de al menos 50 m del nido más cercano de ambas especies, en dirección aleatoria de la planta soporte del nido y dentro del área explorada de los sitios de estudio. Todos los controles fueron plantas vivas, dado que no se encontraron nidos de ambas especies en plantas muertas. Se midieron características de hábitat de las plantas soporte del nido y controles a las escalas espaciales de micro y macrohábitat, siguiendo procedimientos estándares (Martin y Geupel 1993, Ralph et al. 1993). La escala de microhábitat consistió en características vegetales evaluadas respecto a la localización del nido en la planta y de la propia planta soporte del nido o control. La escala de macrohábitat consistió en características respecto a la estructura y composición vegetal alrededor de 25 m de radio, en torno a la planta soporte del nido o control. Para prevenir disturbar nidos activos, todas las medidas se tomaron uno o dos días después de que los pichones abandonaron el nido o de que el nido haya fracasado en aquellos intentos reproductivos no exitosos.

A escala de microhábitat se clasificó la orientación cardinal del nido relativa al eje vertical central de la planta soporte del nido, tomando en cuenta ocho direcciones cardinales (Ralph et al. 1993), mediante el empleo de una brújula. Utilizando una cinta métrica se midió la altura del nido al nivel del suelo y la distancia del nido al centro de la planta y al borde de la planta. Para cada nido se contabilizó el número de ramas soporte del nido y se midió su diámetro empleando un calibre. Se clasificó cada planta soporte del nido o control de acuerdo a la especie. Para todas las plantas también se

midió la altura, usando un tubo telescópico escalado, y el diámetro de copa y diámetro a la altura del pecho (DAP) usando una cinta métrica (Ralph et al. 1993, SAyDS 2007).

A escala de macrohábitat, empleando parcelas circulares con centro en cada planta, se calculó la riqueza y densidad (el número de plantas por hm²) de arbustos, renovales y árboles y se estimó el porcentaje por estimación visual de suelo desnudo y cobertura de cada estrato vegetal, incluyendo hierbas, arbustos y renovales combinados y árboles (Ralph et al. 1993). Se consideró a un arbusto a una planta leñosa con DAP < 10 cm y altura < 130 cm, a un renoval como a una planta leñosa con DAP < 10 cm y altura ≥ 130 cm y a un árbol a una planta leñosa con DAP ≥ 10 cm (SAyDS 2007). A su vez, se determinó la disponibilidad de alimento de cada parcela, para comprobar si las especies seleccionan o no sus sitios de nidificación de acuerdo a la frecuencia de ocurrencia de sus principales presas (ver capítulo 3).

Análisis de datos

Para determinar las características de hábitat que mejor explicaron la selección de sitios de nidificación de ambas especies y para evaluar si éstas seleccionan los sitios de acuerdo a la disponibilidad de alimento (ver capítulo 3), se emplearon MLGs (McCullagh y Nelder 1989, Hosmer y Lemeshow 2000, Manly et al. 2004, Everitt y Hothorn 2010). Se utilizó el sito usado/no usado como variable respuesta, distribución binomial y función de enlace "logit". Para mantener la independencia de las observaciones, cuando se observó más de un intento de nidificación por pareja, se consideró una única planta soporte de nido seleccionada aleatoriamente entre las utilizadas por dicha pareja (ver capítulo 5). Se estandarizaron todas las variables continuas para facilitar la convergencia y estabilizar los estimadores (Schielzeth 2010). Se evaluó la colinealidad de las variables numéricas usando Correlaciones de Pearson y multicolinearidad usando los VIFs de cada variable del modelo, empleando la función "vif" de la librería "car" (Fox y Weisberg 2011). Se removieron secuencialmente las variables más significativamente correlacionadas (r > 0,7) y multicorrelacionadas (VIF > 3,5; James et al. 2013). Cada parámetro de dispersión fue < 1,4, sugiriendo bajo nivel de sobredispersión (Crawley 2015). Para cada modelo de hábitat, evaluando las escalas de micro y macrohábitat combinadas, por especie de ave, se emplearon las siguientes variables explicativas: altura de la planta, DAP, diámetro de copa, riqueza, densidad de arbustos, densidad de renovales, densidad de árboles, porcentaje de suelo desnudo,

porcentaje de cobertura de hierbas, porcentaje de cobertura de arbustos y renovales y porcentaje de cobertura de árboles, el sitio (RPPL, ELA o EG) y el año de la temporada reproductiva, con la interacción de éstas dos últimas, para probar la variación temporal en el patrón espacial. No se incluyó la especie de planta como covariable, dado que > 90% de las plantas fueron caldenes, seguidas sólo por chañares (ver sección resultados). Sin embargo, por alta colinealidad, no se incluyó diámetro de copa para los modelos de ambas especies y densidad de renovales en el modelo de tijereta. Para cada modelo de hábitat por especie se utilizaron como variables explicativas la frecuencia relativa de coleópteros, himenópteros y hemípteros para ambas especies, además de los ortópteros para la tijereta, dado que fueron las presas más importantes respectivamente (ver capítulo 3). Se emplearon Comparaciones de Tukey posteriores para la comparación de los factores de las variables categóricas, usando la librería "multcomp" (Hothorn et al. 2008). A su vez se calculó la proporción de varianza explicada por los factores fijos en los MLGs a través del cálculo de la devianza (Everitt y Hothorn 2010, Crawley 2015).

Para comparar los sitios de nidificación por especies de aves se emplearon correspondientemente Test de Contingencia o de Fisher para variables categóricas y Test de Student para variables numéricas. Se compararon las variables de hábitat a ambas escalas espaciales entre los tres sitios de estudio usando Test de Contingencia para variables categóricas o Test Exactos de Fisher (si los valores esperados fueron ≥ 5 o < 5 respectivamente) y Análisis de la Varianza (ANOVA) para variables numéricas. Se obtuvieron las comparaciones posteriores usando Test de Tukey (Everitt y Hothorn 2010, Crawley 2015).

Resultados

Se evaluó el hábitat en torno a 54 nidos de churrinche, 43 de tijereta y 81 sitios control (Tablas 1 y 2). Se midieron 38 plantas soporte del nido de churrinche durante la temporada reproductiva 2015-16 (nueve en la RPPL, 25 en ELA y cuatro en EG) y 16 durante la temporada 2016-17 (siete, seis y tres, respectivamente en cada sitio del área de estudio). Las plantas soporte del nido de tijereta totalizaron 25 durante la primera temporada reproductiva (respectivamente nueve, cuatro y 12, por sitio) y 18 durante la segunda temporada (nueve, siete y dos respectivamente). Todas las plantas controles fueron caldenes.

Tabla 1. Características de los nidos de churrinche (N = 54) y tijereta (N = 43) durante dos temporadas reproductivas (2015-16 y 2016-17) en el Espinal del centro de Argentina. Los valores representan las medias \pm DE (rangos).

Características	Churrinche	Tijereta	Compara		paración
			t	gl	P
Altura del nido (m)	$2,49 \pm 0,87$	$3,97 \pm 1,75$	-5,4	95	< 0,0001*
	(1,35-6,10)	(1,50-8,50)			
Distancia del nido al	2,28 ± 1,29 (0-	$1,50 \pm 1,21$ (0-	3,1	95	0,003*
centro (m)	4,50)	5,50)			
Distancia del nido al	$1,\!76\pm0,\!67$	$2,\!21\pm1,\!21$	-2,4	95	0,02*
borde (m)	(0,50-3,50)	(0,50-6,00)			
Número de ramas soporte	$1,9 \pm 0,5 \ (1-3)$	$2,6 \pm 1,2 \ (1-5)$	-4,2	95	< 0,0001*
Media del diámetro de	$3,\!40\pm1,\!29$	$4,\!26\pm6,\!69$	-0,9	95	0,36
las ramas soporte (cm)	(1,45-7,80)	(0,61-38,24)			

Tabla 2. Características de las plantas leñosas a escala de microhábitat y de las parcelas circulares a la escala de macrohábitat para 54 sitios de nidificación de churrinche, 43 de tijereta y 81 sitios control durante dos temporadas reproductivas (2015-16 y 2016-17) en el centro de Argentina. Los valores representan las medias ± DE (rangos).

	Churrinche	Tijereta	Control	Comparación entre ave		ón entre aves
				t	gl	P
Microhábit	at					
Altura de	5,43 ±	5,52 ±	$5,\!17\pm1,\!69$	-0,3	95	0,80
la planta	1,55 (2,70-	1,92 (2,45-	(2,20-11,00)			
(m)	9,50)	10,00)				
Diámetro a	41,92 ±	34,64 ±	$44{,}19 \pm$	1,3	95	0,20
la altura	27,13 (6-	27,99 (4-	30,84 (3-			
del pecho	105)	103)	142)			
(cm)						
Diámetro	7,27 ±	7,11 ±	$6,62 \pm 2,94$	0,2	95	0,82
de la copa	2,92 (1,90-	3,76 (2,00-	(2,00-16,00)			
(m)	13,00)	16,25)				

Macrohábi	tat					
Riqueza	2,22 ±	1,77 ±	$1,\!47\pm0,\!98$	1,2	95	0,22
	1,97 (1-9)	1,56 (1-9)	(1-7)			
Densidad	$73,3 \pm 96,2$	262,4 \pm	$54,6\pm46,3$	-1,0	95	0,30
de arbustos	(0-478,9)	1341,1, (0-	(0-224,2)			
(hm^2)		8842,0)				
Densidad	72,36 ±	$160,\!17 \pm$	$60,\!00 \pm$	-0,9	95	0,37
de	80,23 (0 -	705,81 (0 -	58,64 (0-			
renovales	341,31)	4666,58)	310,75)			
(hm^2)						
Densidad	$39{,}15~\pm$	19,54 ±	$14{,}72 \pm$	2,7	95	0,009*
de árboles	44,30 (5,09-	20,13 (0-	29,69 (0-			
(hm^2)	244,52)	106,95)	244,52)			
% de suelo	$5,6 \pm 8,2 (0$ -	$6,6 \pm 8,5 \ (0$ -	$4,9 \pm 8,8 (0$ -	-0,6	95	0,57
desnudo	40)	30)	45)			
% de	$88,3 \pm 24,5$	89,2 ±	$93,6 \pm 13,0$	-0,2	95	0,83
cobertura	(2-100)	20,7 (2-100)	(25-100)			
de hierbas						
% de	$17,7\pm19,3$	$12,5\pm17,8$	$10,5\pm12,2$	1,4	95	0,17
cobertura	(0-93)	(0-93)	(0-80)			
de arbustos						
y						
renovales						
% de	$29,5\pm19,2$	16,8 ±	$14,6 \pm 12,0$	3,6	95	< 0,0001*
cobertura	(2-85)	14,6 (0-60)	(0-75)			
de árboles						

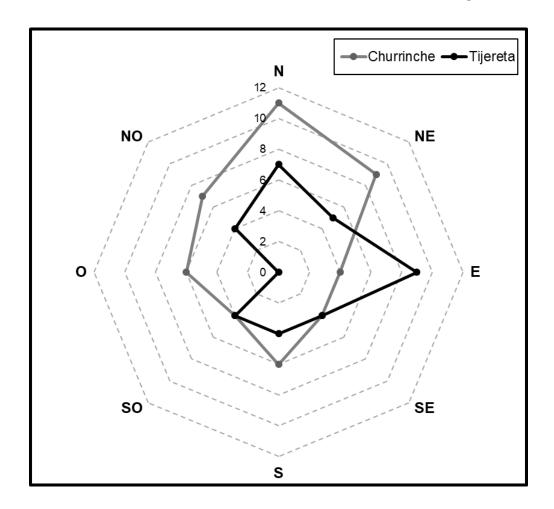


Figura 1. Número de nidos de churrinche y tijereta basados en su orientación cardinal respecto al centro de la planta soporte del nido, durante dos temporadas reproductivas (2015-16 y 2016-17), en La Pampa, Argentina.

La mayoría de los nidos de churrinche estuvieron ubicados en la orientación norte de la planta, pero los nidos fueron colocados en todas las orientaciones (Fig. 1, Tabla 1). La mayoría de sus plantas nido fueron caldenes (N = 51), seguidos por chañares (N = 3, Tabla 1). La mayoría de los nidos de tijereta estuvieron ubicados al este de la planta, pero los nidos fueron colocados en todas las orientaciones cardinales a excepción del oeste (Fig. 1, Tabla 1). La mayoría de los nidos de tijereta fueron colocados en caldenes (N = 39), seguido de chañares (N = 4, Tabla 2).

A escala de microhábitat, sólo la tijereta seleccionó positivamente plantas de mayor altura como soporte del nido (Estimador \pm DE = 0,86 \pm 0,30; χ 2= 9,52; gl = 1; P = 0,002) y negativamente plantas soporte del nido con menor DAP (Estimador \pm DE = -1,07 \pm 0,37; χ 2 = 11,42; gl = 1; P < 0,0001), explicando un 7,8% de la variación en la

selección del sitio de nidificación de esta especie. A la escala de macrohábitat sólo el churrinche reportó un efecto positivo del porcentaje de cobertura de los árboles (Estimador \pm DE = 1,17 \pm 0,27; χ 2 = 27,6; gl = 1; P < 0,0001), explicando el 18,3% de la variación en su selección de sitio de nidificación.

Sobre la comparación de la selección de sitios de nidificación de ambas aves, a la escala de microhábitat la orientación del nido (P = 0,19) y la especie de planta (P = 0,7) no fueron diferentes. La altura del nido y su distancia al borde de la planta fueron menores para el churrinche respecto a la tijereta. Los nidos de churrinche estuvieron más lejos del centro de la planta y presentaron menor número de ramas soporte que los de tijereta (Tabla 1). A la escala de macrohábitat, la densidad de árboles y el porcentaje de cobertura de árboles alrededor de los nidos fueron mayores para el churrinche que para la tijereta (Tabla 2).

En cuanto a la comparación entre sitios dentro del área de estudio, las especies de plantas fueron caldenes, correspondiendo a un 90,77% en RPPL, 100% en ELA y 98,73% en EG, seguida sólo por chañares. Las proporciones de especies de plantas difirieron a escala de microhábitat, teniendo el EG menor proporción de la relación chañares/caldenes que la RPPL (P = 0,046), pero el ELA no difirió de EG (P = 1) ni de la RPPL (P = 0,09). Por otra parte, las alturas de las plantas, los DAP y los diámetros de la copa fueron mayores en el EG con respecto al ELA y la RPPL (Tabla 3). A la escala de macrohábitat, la riqueza y el porcentaje de cobertura de arbustos y renovales fueron mayores en la RPPL que en los dos establecimientos privados, mientras que el porcentaje de suelo desnudo fue mayor en el ELA respecto al EG y el porcentaje de cobertura de hierbas fue mayor en el EG respecto a la RPPL (Tabla 3).

Tabla 3. a) Características de las 178 plantas leñosas a escala de microhábitat y de las parcelas circulares a la escala de macrohábitat, durante dos temporadas reproductivas (2015-16 y 2016-17), en un sitio sin ganadería actual, la Reserva provincial Parque Luro (RPPL) y dos establecimientos privados con actividad ganadera, Los álamos (ELA) y Giuliani (EG) en el centro de Argentina y sus comparaciones. Los valores representan las medias ± DE (rangos). **b)** Valores P de las comparaciones significativas *a posteriori* mediante Test de Tukey entre los sitios del área de estudio.

a)

	RPPL	ELA	EG	Comparación de sit		de sitios
				F	gl	P
Microhábita	nt					
Altura de la	5,11 ±	$4,59 \pm$	5,84 ±	7,8	2;	< 0,0001*
planta (m)	1,75 (2,20-	1,30	1,68		175	
	10,00)	(2,60-	(2,90-			
		7,00)	11,00)			
Diámetro a	34,71 \pm	27,21 \pm	52,55 ±	13,1	2;	< 0,0001*
la altura del	24,72	17,82	32,31		175	
pecho (cm)	(3,00-103)	(7,50-	(6,00-			
		70,00)	142,00)			
Diámetro	6,29 ±	$6,00 \pm$	7,86 ±	6,7	2;	< 0,0001*
de la copa	3,15 (2,00-	2,77	3,07		175	
(m)	16,00)	(1,90-	(2,05-			
		11,70)	16,25)			
Macrohábit	at					
Riqueza	2,35 ±	1,62 ±	1,35 ±	8,8	2;	< 0,0001*
	2,19 (1-9)	0,78 (1-3)	0,70 (1-5)		175	
Densidad	$242{,}53 \pm$	$23,\!37 \pm$	39,27 ±	2,1	2;	0,13
de arbustos	1086,80	22,33 (0-	39,48 (0-		175	
(hm^2)	(5,09-	112,05)	208,86)			
	8841,95)					
Densidad	164,42 \pm	$26,\!82 \pm$	51,33 ±	2,5	2	0,08
de	572,97 (0-	16,79 (0-	51,50 (0-			
renovales	4666,58)	61,13)	234,35)			
(hm^2)						
Densidad	19,12 ±	$24{,}42 \pm$	$26,\!24\pm$	0,8	2;	0,46
de árboles	36,58 (0-	18,59	38,03		175	
(hm^2)	244,52)	(5,09-	(5,09-			
		76,41)	244,52)			
% de suelo	6,18 ±	$9,66 \pm$	3,18 ±	7,7	2;	< 0,0001*
desnudo	7,48 (0-40)	10,66 (0-	7,57 (0-		175	

		45,00)	30)			
% de	$83{,}79 \pm$	90,78 \pm	96,82 ±	9,1	2;	< 0,0001*
cobertura	28,03 (2-	10,59 (55-	7,50 (70-		175	
de hierbas	100)	100)	100)			
% de	20,29 \pm	$6,77 \pm$	10,06 ±	11,6	2;	< 0,0001*
cobertura	22,41 (1-	5,82 (0-	10,02 (0-		175	
de arbustos	93)	20)	50)			
y renovales						
% de	18,65 \pm	$15{,}18 \pm$	$22,\!43\pm$	2,6	2;	0,08
cobertura	18,59 (0-	10,56 (0-	16,24 (0-		175	
de árboles	85)	35)	75)			

b)

2)			
	RPPL vs	RPPL vs	ELA vs EG
	ELA	EG	
Microhábitat			
Altura de la planta (m)	0,30	0,02*	0,008
Diámetro a la altura del pecho (cm)	0,40	< 0,0001*	< 0,0001*
Diámetro de la copa (m)	0,90	0,007*	0,009
Macrohábitat			
Riqueza	0,04*	< 0,0001*	0,65
% de suelo desnudo	0,12	0,08	< 0,0001*
% de cobertura de hierbas	0,17	< 0,0001*	0,24
% de cobertura de arbustos y renovales	< 0,0001*	< 0,0001*	0,55

El churrinche no mostró selección de los sitios de nidificación de acuerdo a la disponibilidad de artrópodos (Tabla 4). La tijereta seleccionó positivamente los sitios de nidificación de acuerdo a la disponibilidad de coleópteros (Estimador \pm DE = 25,64 \pm 12,07; Tabla 4). Este modelo explicó un 17,17% de su selección de hábitat.

Tabla 4. Resultados de los Modelos Lineales Generalizados para evaluar la selección del sitio de nidificación del churrinche y la tijereta según la disponibilidad de alimento, en La Pampa, Argentina. Los valores corresponden a $\chi 2$; gl; P.

	Churrinche	Tijereta
Coleópteros	0,63; 1; 0,43	7,4; 1; 0,01*
Hymenópteros	0,34; 1; 0,56	0,65; 1; 0,42
Hemípteros	2,04; 1; 0,15	0,03; 1; 0,88
Ortópteros		1,88; 1; 0,17

Discusión

Los dos migrantes australes del Neotrópico exhibieron débiles preferencias en su selección de hábitat de nidificación, pero específicas, de acuerdo a las características del hábitat, y la tijereta también de acuerdo a la disponibilidad de artrópodos para su alimentación. El churrinche seleccionó características de la vegetación a la escala de macrohábitat. Por su parte, la tijereta lo hizo a la escala de microhábitat y con mayor frecuencia de coleópteros. En general, los resultados sugieren que ambas especies usan sitios de nidificación con una gran variedad de tipos de hábitat con diferente disponibilidad de alimento. Probablemente su selección del sitio de nidificación ha sido modelada por un amplio conjunto de presiones selectivas, tales como las condiciones climáticas adversas y la presencia de depredadores y parásitos de cría que caracterizan el área de estudio.

A la escala de microhabitat, la mayoría de los nidos de ambos tiránidos fueron ubicados en las especies de plantas más comunes, el caldén y algunos chañares, reflejando la composición de la comunidad de plantas local (Cabrera y Willink 1973, Sarasola et al. 2005, Oyarzabal et al. 2018). Además, los resultados fueron similares a estudios previos realizados para ambas especies con respecto a la altura del nido (Ellison et al. 2009, Escola et al. 2013, Salvador 2013, de la Peña 2016), el número y el diámetro de las ramas soporte del nido (Gaines 2008, de la Peña 2016) y la altura de las plantas soporte del nido (Mezquida 2002, Teul et al. 2007, Zuria y Rendón-Hernández 2010). Sin embargo, comparado con estos estudios previos, la distancia del nido al centro de la planta fue mayor para las dos especies (Mezquida 2002, Escola et al. 2013). Además, para el churrinche se extendió la altura de la planta soporte del nido, el diámetro de copa y el DAP, respecto a Mezquida (2002) y Zuria y Rendón-Hernández (2010). Todos estos estudios fueron caracterizados por bajos tamaños de muestra (no más de 6 nidos de cada especie), lo cual potencialmente puede explicar las diferencias encontradas por estocasticidad. Adicionalmente, los estudios previos fueron realizados

en otros ambientes que pueden diferir de acuerdo a su fisonomía vegetal con respecto al Espinal, potencialmente modelando la selección del sitio de nidificación de las poblaciones específicas.

El churrinche seleccionó sitios de nidificación con mayor cobertura de árboles para nidificar, mientras que la tijereta prefirió establecer sus nidos en plantas más altas y con troncos más estrechos. La selección del sitio de nidificación es generalmente modelada a través la necesidad de evitar depredadores (Best y Stauffer 1980, Martin 1993, Filliater et al. 1994), como así también las inclemencias del clima (Murphy 1983), mientras que los comportamientos agresivos se relacionan con evitar parásitos de cría (Clotfelter 1998, Strausberger 1998), al tiempo que también pueden contribuir a evitar depredadores (Cresswell 1997, Murphy et al. 1997). Por lo tanto, la selección del churrinche de sitios con mayor cobertura arbórea puede estar relacionada a reducir la detección de los depredadores aéreos que son comunes en la región, como por ejemplo el carancho, el chimango (Milvago chimango) y el Cacholote castaño (Pseudoseisura lophotes; Maceda et al. 2001, Siegenthaler et al. 2004, Sosa y Casenave 2017). Estas características permitirían también evitar las fuertes lluvias y vientos que ocurren mayoritariamente en el área durante su época reproductiva (Cabrera y Willink 1973), contemplando que en el área la velocidad del viento es siempre mayor en el exterior del bosque, respecto al interior de la masa boscosa (Duval y Campo 2017). La selección de hábitat de la tijereta puede estar más relacionada a evitar los depredadores terrestres comunes en el área, como el Gato montés (Leopardus geoffroyi) y la Comadrejita enana (Thylamys pallidior, Maceda et al. 2001, Siegenthaler et al. 2004, Sosa y Casenave 2017), dado que presentan un comportamiento agresivo característico para defender sus nidos, principalmente de los depredadores aéreos y parásitos de cría, fundamentalmente el Tordo renegrido (Molothrus bonariensis, Jahn y Tuero 2013, Tuero et al. 2019).

La mayoría de las características del hábitat difirieron tanto a micro como macro escala, incluyendo los dos sitios con presencia de ganadería actual, aunque la selección de hábitat de las especies no difirió entre las áreas con o sin actividad ganadera actual. Además los sitios presentaron diferentes proporciones de insectos disponibles para la alimentación de las aves, ya que la reserva presentó mayor proporción de himenópteros y menor de heterópteros que las áreas ganaderas (ver capítulo 3). La ausencia de la incidencia de la ganadería sobre las especies podría deberse a que las dos especies son fundamentalmente generalistas en cuanto al tipo de hábitat que ocupan. En general, la

cobertura vegetal es mantenida relativamente abierta cuando el ganado está presente, pero la actividad ganadera puede contribuir al engrosamiento de las plantas leñosas. Esto ocurre en el centro de Argentina, dado que la ganadería promueve el establecimiento del caldén, a través de su dispersión de semillas (Morris y Ubici 1996, Fernández y Busso 1999, Lerner 2004, González-Roglich et al. 2015, Distel 2016). De hecho, la RPPL tuvo ganadería vacuna desde los 1920s hasta 1967 y actualmente posee una importante cantidad de Ciervo colorado (Cervus elaphus), el cual fue introducido desde allí en Argentina, en 1907 para su caza (Amieva 1993, González-Roglich et al. 2012). Adicionalmente, el Ciervo colorado está presente también en ambos establecimientos ganaderos evaluados. De esta manera, y a pesar de que los diferentes sitios poseen diferentes características de hábitat, la vegetación en la RPPL pudo no haberse regenerado al punto de generar impactos fuertes sobre la selección de sitios de nidificación de ambas especies. Sin embargo, puesto que la ganadería puede modificar las características del hábitat y la presencia de depredadores y parásitos de cría (Bock et al. 1993, Goguen y Mathews 2001, Dennis et al. 2008, Beja et al. 2013, Evans et al. 2015, Hansen et al. 2019) no evaluados en esta tesis, estudios futuros son necesarios para determinar si la ganadería podría afectar a ambas especies a largo plazo.

La disponibilidad de alimento, precisamente la disponibilidad de coleópteros, explicó levemente y de manera positiva la selección de sitios de nidificación de la tijereta. Por otro lado, los coleópteros fueron la segunda principal presa de la tijereta en términos de frecuencia, después de los himenópteros, a pesar de que este grupo de artrópodos se posicionó en el sexto lugar en términos de disponibilidad de toda el área (ver capítulo 3). De esta manera, la selección se sitios de nidificación de la tijereta podría estar relacionada con la disponibilidad de alimento, como se ha reportado para otras especies de aves (Martin 1995, Verdolin 2006). Sin embargo, el churrinche no seleccionó sus sitios de acuerdo a la disponibilidad de sus principales presas. Probablemente, la selección del sitio de nidificación de esta especie ha sido modulada por características de macrohábitat y otros factores no evaluados en esta tesis, como se discute posteriormente.

El churrinche y la tijereta utilizan fundamentalmente los recursos de acuerdo a su disponibilidad y son generalistas a escalas de micro y macrohábitat, dado que los modelos explicaron en todos los casos menos del 22% de la variación en la selección del sitio de nidificación de ambas especies. A pesar de que como se predijo, presentan

características específicas para seleccionar sus sitios de nidificación, pero de manera débil. También, es posible que ambas especies puedan seleccionar características de hábitat no evaluadas en este trabajo, dado que, efectos aditivos e interactivos de las características del hábitat pueden derivar en la selección de sitios de nidificación, como la cobertura del dosel, el ocultamiento del nido, la cobertura total del sustrato del nido (Ralph et al. 1993) y la presencia de depredadores (Martin 1993, 1995, Filliater et al. 1994, Mezquida y Marone 2001, Mezquida 2004, Verdolin 2006, Lima 2009, Sosa y Casenave 2017), competidores (Alerstam y Högstedt 1982, Martin 1988, Goldshtein et al. 2018) y parásitos de cría (Larison et al. 1998).

La disponibilidad de las características de hábitat evaluadas que ambas especies seleccionan, no parecen ser limitantes en el área de estudio y la mayoría de las características de hábitat y alimentación no difieren significativamente entre las dos especies. Por tanto, los resultados sugieren la presencia de baja o nula competencia interespecífica. Sin embargo, el churrinche y la tijereta seleccionaron débilmente diferentes características para nidificar, que podrían haber sido el resultado de la competencia entre ellas. Además, estudios futuros son necesarios para determinar si existe competencia entre las especies por otros aspectos no evaluados de la selección del sitio de nidificación en este trabajo, como se ha mencionado anteriormente. Martin (1996b), por ejemplo, observó que especies coexistentes con sitios de nidificación similares experimentan mayor depredación, resultando en un decrecimiento de su aptitud (fitness en inglés). Similarmente, no existe conocimiento sobre si los diversos cambios actuales en ambientes naturales del centro de Argentina afectan o afectarán los procesos que determinan el desenvolvimiento reproductivo de las especies estudiadas. Por este motivo, el mantenimiento de áreas protegidas como la RPPL, así como también futuras investigaciones son necesarias para asegurar la conservación de las especies en general (Geldmann et al. 2013, Gray et al. 2016) y en particular las relativamente poco conocidas aves migrantes australes del Neotrópico.

CAPÍTULO 5

"Biología reproductiva del churrinche y la tijereta, tanto en ambientes preservados como ganaderos del centro de Argentina"





Introducción

La reproducción es un aspecto importante de la historia de vida de las aves debido a que permite su persistencia en el tiempo y espacio (Lack 1968, Cody 1971, Newton 1998). Las aves presentan distintas estrategias reproductivas, que de una u otra manera han evolucionado permitiendo la perpetuación de las especies (Ricklefs 1977, Clutton-Brock 1991). Entre los principales parámetros reproductivos que influyen sobre la historia de vida de las aves se encuentran la frecuencia de los intentos de reproducción, la fecha y el tamaño de puesta, el tamaño de nidada, la proporción de sexos, el período de la incubación y de permanencia de pichones en el nido, el éxito reproductivo y la productividad (Cody 1971, Newton 1998, Martin et al. 2000). Estas características reproductivas propias de cada especie se interrelacionan entre sí y a su vez con variados aspectos de su historia de vida.

Por un lado, ante fechas de puesta más tardías, en general el desenvolvimiento reproductivo de las aves disminuye (Verhulst et al. 1995, Svensson 1997, Dubiec et al. 2005, Borgmann et al. 2013), ya sea porque las parejas que se reproducen primero presentan mejor calidad fenotípica o se reproducen más eficientemente (Verhulst y Tinbergen 1991) y/o porque la calidad ambiental disminuye a lo largo del tiempo (Verhulst y Nilsson 2008, Harriman et al. 2017). También se ha determinado que generalmente, las especies tropicales y del hemisferio sur presentan menores tamaños de puesta respecto a las del hemisferio norte y lo mismo ocurre para las tropicales en comparación con las del hemisferio sur. Por consiguiente, estas diferencias también se expresan en menores tamaños de nidada y productividad, sumados a períodos reproductivos más largos, incluyendo la incubación y permanencia de pichones en el nido (Martin 1996a, Geffen y Yom-Tov 2000, Martin et al. 2000, Jetz et al. 2008). Fundamentalmente estos aspectos estarían modelados por las estrategias de historia de vida que caracterizan a las especies en cuanto a su mortalidad, ya sea por sexo y edad (Martin 2015, Lloyd y Martin 2016, Martin et al. 2018), aunque otros numerosos aspectos como las tasas de depredación y la disponibilidad de alimento (Martin 1996a, Martin et al. 2000, Jetz et al. 2008), el tamaño corporal, la migración o las condiciones ambientales pueden afectar la reproducción de las aves (Cody 1971, Yom-tov et al. 1994, Newton 2007, Borgmann et al. 2013, Hayes 2014). Entonces, las características reproductivas de las aves se relacionan con otros aspectos como pueden ser también la incidencia de los parásitos de cría, la selección de hábitat de nidificación o las prácticas antrópicas como la ganadería.

El parasitismo de cría es una interacción interespecífica, que implica la puesta de huevos de un parásito en un nido hospedador, la cual puede tener diferentes impactos en el desenvolvimiento reproductivo de dicho hospedador (Ortega 1998, Rothstein y Robinson 1998, Smith et al. 2000, Soler 2017). Por un lado, el criar descendencia ajena supone un costo energético, pero también supone un costo reproductivo, ya que por ejemplo, los parásitos pueden picar los huevos de su hospedador y las crías parásitas pueden expulsar del nido a las crías de la otra especie (Ortega 1998, Rothstein y Robinson 1998, Smith et al. 2000). Sin embargo, la incidencia del parasitismo sobre la reproducción de las especies hospedadoras puede ser variable en relación a los parámetros evaluados (Ellison 1999, De Mársico y Reboreda 2014, Avilés 2018). Dentro de los parásitos de cría se destacan los tordos (familia Icteridae), dónde los del género Molothrus son muy comunes en el centro de Argentina (Fraga y Bonan 2011, de la Peña 2016, Fiorini et al. 2019). Específicamente el Tordo renegrido, puede provocar disminuciones en el éxito de eclosión y supervivencia de pichones en algunas especies (Reboreda et al. 2003, Lowther 2011), pero por ejemplo se ha reportado que no provoca disminución en la supervivencia del nido de otras especies como la Calandria común (Mimus saturninus) y el Zorzal colorado (Turdus rufiventris, Sackmann y Reboreda 2003). Más allá de estos efectos contrapuestos en las especies hospedadoras, no hay que descartar posibles efectos negativos de la reproducción sobre los hospedadores, dado que se ha comprobado que la fragmentación y los cambios actuales en el uso de hábitat a nivel global (Vitousek et al. 1997, Foley 2005) han favorecido a la expansión de las especies de parásitos generalistas (Gowaty 1994, Schmiegelow y Monkkonen 2002, Patten et al. 2006), como es el caso nombrado Tordo renegrido (Lowther 2011).

Otro de los condicionantes de la reproducción de las aves es la selección de hábitat para nidificar, que se encuentra influenciada por la disponibilidad de sitios adecuados para criar (Newton 1998, Wiens 1989). De esta manera, la selección del sitio para nidificar en un determinado hábitat, a través de las condiciones que provee para esa especie, influyen directamente en la supervivencia de los individuos y en su capacidad para reproducirse. Como destacamos en el capítulo 4 de esta tesis, la selección de sitios de nidificación se puede evaluar a diferentes escalas espaciales y temporales (Cody 1985, Blok y Bernnan 1993), teniendo en cuenta los factores ambientales que la

determinan, como por ejemplo la composición y estructura de la vegetación y la presencia de actividades antrópicas como la ganadería evaluados en este trabajo. Los sitios adecuados para criar pueden reducir la incidencia de la depredación (Martin 1993, 1995, Filliater et al. 1994, Mezquida y Marone 2001, Verdolin 2006, Sosa y Casenave 2017), el parasitismo de cría (Pease y Grzybowski 1995, Larison et al. 1998, Ellison 1999), la competencia (Alerstam y Högstedt 1982, Martin 1988, Goldshtein et al. 2018) o incidir sobre la disponibilidad de alimento (ver capítulo 3), afectando el desempeño reproductivo de las aves, por medio de influir en su comportamiento o éxito reproductivo. A su vez, prácticas antrópicas como la ganadería puede afectar estos sitios adecuados para criar, e influir también en el desenvolvimiento reproductivo de las aves (Bock et al. 1993, Goguen y Mathews 2001, Dennis et al. 2008, Beja et al. 2013, Evans et al. 2015, Hansen et al. 2019).

La ganadería puede afectar a la reproducción de las aves de diferente manera: puede influir en la proporción de sexos de los pichones (Prior et al. 2011), disminuir el éxito reproductivo (Beja et al. 2013), influir en el tamaño de los huevos (Evans et al. 2005) o modificar la abundancia de depredadores (Beja et al. 2013) o parásitos de cría (Gowaty 1994, Goguen y Mathews 2001, Schmiegelow y Monkkonen 2002, Patten et al. 2006). A su vez, puede modificar la disponibilidad de alimento (Dennis 2003, Dennis et al. 2008) y los sitios adecuados para criar (Evans et al. 2015), como se evaluó en los capítulos 3 y 4 de esta tesis. Si bien la mayoría de los trabajos engloban a especies de aves que crían en el suelo, también se ha demostrado que la ganadería, puede impactar de diferente manera a las distintas comunidades de aves reproductoras, hasta afectar la abundancia, tanto las aves que crían en el suelo como sobre plantas, lo cual es relevante para la conservación de las especies y sus ambientes (Bock et al. 1993, Gowaty 1994, Mastrangelo y Gavin 2012, Evans et al. 2015, Hansen et al. 2019).

Como ya se ha mencionado, el Espinal ha sufrido un fuerte proceso de cambio debido al desarrollo de actividades antrópicas. Sin embargo poco se conoce sobre los efectos de estas transformaciones en especies de hábitos migratorios. Dos especies de tiránidos migrantes australes del Neotrópico que se reproducen en el Espinal del centro de Argentina son el churrinche y la tijereta. Las dos especies son monógamas y territoriales, construyen nidos abiertos en forma de taza colocados sobre plantas leñosas, comprendiendo la reproducción en Argentina del churrinche de octubre a enero y de la tijereta de octubre a febrero, y ambas son parasitadas por el Tordo renegrido (Fitzpatrick

2004, Ellison et al. 2009, Lowther 2011, de la Peña 2016). Si bien ambas se encuentran categorizados como de preocupación menor en cuanto a su conservación (BirdLife International 2016, 2017), el churrinche a lo largo de su distribución presenta problemas locales de conservación en Ecuador (Carmi et al. 2016) y Estados Unidos (Gaines 2008, Ellison et al. 2009). Conjuntamente, el 40% de las aves migrantes del planeta presentan declives poblacionales (BirdLife International 2014) y existen numerosos trabajos en los cuales se resalta el desconocimiento sobre la biología de las aves de Sudamérica (Jahn et al. 2002, 2006, Cueto y López de Casenave 2006, Dingle 2008) y en particular sobre su biología reproductiva (Martin 1996a, 2004, Geffen y Yom-Tov 2000, Russell et al. 2004). A pesar de los avances científicos de los últimos años, fundamentalmente este desconocimiento resalta al comparar el conocimiento de las aves de América del Norte y Europa, teniendo en cuenta que los migrantes australes del Neotrópico constituyen más del 30% de las aves del planeta. Además, como se mencionó, sus áreas de distribución en Argentina comprenden hábitats con gran presión humana como el Espinal (Fitzpatrick 2004, Brown et al. 2006, Ellison et al. 2009, Macchi et al. 2013, de la Peña 2016) y su reproducción ha sido descripta en la mayoría de los casos de manera anecdótica o descriptiva. Incluso existe información sobre su reproducción más detallada en otras áreas de distribución que comprenden a otras subespecies respectivas a las que habitan el centro de Argentina (e. g. Mason 1985, Mezquida 2002, Fitzpatrick 2004, Teul et al. 2007, Ellison et al. 2009, Salvador 2013, de la Peña 2016). A pesar de lo mencionado, no existen trabajos que evalúen factores reproductivos y ambientales interrelacionados en el centro de Argentina, lo cual es importante para conocer sus principales limitantes ecológicas, de utilidad a la hora de implementar planes de conservación de estas y otras especies y sus hábitats (Martin y Finch 1995).

El *objetivo* particular del capítulo 5 de esta tesis es determinar los parámetros reproductivos básicos del churrinche y la tijereta en el Espinal del centro de Argentina y establecer los factores que condicionan directamente su desenvolvimiento reproductivo. Se comprobó si la tasa de supervivencia del nido, como una forma de evaluar el desenvolvimiento reproductivo de ambas especies, es afectada por los siguientes factores: el parasitismo de cría del Tordo renegrido, las características de la vegetación (ver capítulo 4) favorables para su reproducción y la ganadería como actividad antrópica presente en el área de estudio (estos dos últimos tópicos publicados como artículo de

respaldo, Rebollo et al. 2020). Para ello se puso a prueba la siguiente hipótesis con sus respectivas predicciones:

Hipótesis: El desenvolvimiento reproductivo de las parejas de ambas especies dentro del área de estudio varía de acuerdo al momento de la estación reproductiva, la presencia de parasitismo de Tordo renegrido, y la presencia de ganadería alrededor del nido.

- O Predicción 1: El tamaño de puesta, el tamaño de nidada, la productividad y la tasa de supervivencia de los nidos serán mayores en intentos reproductivos que se inicien más temprano.
- o *Predicción 2:* Las fechas de puesta y las tasas de supervivencia del nido de ambas especies no variarán con la presencia de parasitismo de cría por Tordo renegrido, pero la incidencia del parasitismo será mayor en nidos ubicados en hábitats reproductivos que presenten actividad ganadera.
- o *Predicción 3:* La puesta de huevos se iniciará más tarde y las tasas de supervivencia del nido de ambas especies serán menores en nidos ubicados en hábitats que presenten actividad ganadera.

Metodología

Área de estudio

El área de estudio comprendió tres sitios de estudio, la RPPL, los establecimientos privados ELA y EG, además de sus sitios aledaños de la RN35, durante las primeras tres temporadas reproductivas de este estudio, desde 2015-16 a 2017-18 (ver capítulo 1).

Trabajo de campo

Siguiendo los procedimientos estándares, se procedió a la búsqueda de nidos, los cuales luego fueron visitados periódicamente a fin de establecer la fenología reproductiva de ambas especies (Martin y Geupel 1993, Ralph et al. 1993). Los nidos fueron hallados por medio de la búsqueda sistemática de potenciales territorios de nidificación, observando el comportamiento de las parejas detectadas, ya sea a través de su canto u observación visual. Luego se procedió a la localización de nidos sobre plantas leñosas por medio del seguimiento de individuos que estuvieran llevando material para la construcción del nido o alimento para pichones, o en el caso de machos que estén alimentando a la hembra. Todos los procedimientos fueron realizados contemplando

siempre minimizar el disturbio hacia las parejas (Martin y Geupel 1993, Ralph et al. 1993).

Una vez localizados, los nidos de ambas especies fueron georeferenciados con el uso de un GPS Garmin Oregon 450 y visitados cada 2 a 4 días para establecer su fenología reproductiva. Los nidos fueron siempre inspeccionados con el empleo de un espejo redondo de 12 cm de diámetro colocado a 90° en la punta de una varilla telescópica de 4 m. Para acceder a nidos muy altos, primero se trepó el árbol o se utilizó una escalera plegable de 3 m para que, con la ayuda del espejo adherido a la varilla telescópica se pueda determinar el contenido del nido. Las visitas fueron realizadas hasta el final de cada temporada reproductiva, más allá de que los nidos hayan sido o no exitosos, para detectar posibles segundas puestas. En cada visita se registró el número de huevos o pichones de las especies en estudio y/o Tordo renegrido.

Estimación de parámetros reproductivos

Se consideró como:

- O Intento de reproducción: a cada indicio de puesta de huevos en un nido. Se consideró a un intento de reproducción en proceso de puesta en una visita cuando el número de huevos en la visita siguiente se incrementó y, en proceso de eclosión de sus huevos, cuando se observó un pichón saliendo de su cascarón o cuando el nido contuvo pichón/es de muy temprana edad y huevos aún por eclosionar.
- o Primera puesta: al primer intento de reproducción de una pareja reproductiva.
- Segunda puesta: al segundo intento de reproducción de una pareja reproductiva luego de un primer intento de reproducción en el que los pichones se independizaron.
- O Puestas de reemplazo: a aquellos intentos subsiguientes de reproducción realizados por una pareja reproductiva luego de una puesta fallida. Se enumeró la cantidad de puestas de reemplazo por pareja y se describió la reutilización de nidos o territorios reproductivos, contemplando a un nuevo intento de reproducción de la misma pareja en un mismo territorio reproductivo. Para realizar esto último, se fijó arbitrariamente un radio aproximado de 100 m para churrinche y 150 m para la tijereta alrededor del nido utilizado en el intento de reproducción anterior. Estas medidas arbitrarias se fijaron debido a que a campo observamos que los individuos diariamente tienen sus áreas de acción hasta esas distancias aproximadas desde el nido, a pesar de que el área de acción del churrinche en Arizona, Estados Unidos, está reportado como de en

- promedio 0.88 ha \pm 0.05, consistiendo en un radio aproximado de 17 m si consideramos su área de acción circular alrededor del nido (Ellison et al. 2009).
- o Pareja reproductiva: identificada como independiente de otra por medio de su anillamiento (ver capítulo 2) y en el caso de parejas no marcadas, se las consideró como la misma durante la misma temporada reproductiva contemplando su territorio reproductivo, sin considerarlas como la misma de una temporada reproductiva a la siguiente.

Se clasificó la edad de los individuos reproductores como adultos, inmaduros o desconocidos (ver capítulo 2). Se calculó la distancia lineal entre los eventos reproductivos de parejas reproductoras marcadas y de las no marcadas consideras como una misma pareja. Además, durante cada visita al área de estudio se evaluó el mantenimiento de individuos marcados en el mismo territorio reproductivo durante la misma temporada reproductiva y entre temporadas reproductivas para determinar la fidelidad de pareja y la fidelidad de los individuos al territorio reproductivo, por medio de las recapturas y de la anotación de avistajes subsiguientes mediante la observación con binoculares o telescopio.

Se describió la duración de la temporada reproductiva (desde el principio del período de construcción del nido hasta el final del período de permanencia de pichones en el nido) y de cada período reproductivo, incluyendo:

- Duración del período de construcción del nido: desde que se encuentra el nido hasta que inicia la fecha de inicio de puesta, considerada como del primer huevo.
- Período de puesta: desde la fecha de inicio de puesta hasta la fecha de finalización de puesta, como la fecha en el momento de que se completa la puesta.
- Período de incubación: número de días desde la fecha de finalización de puesta hasta la fecha de eclosión, cuando ocurre el nacimiento del último pichón.
- Período de permanencia de pichones en el nido: desde la fecha de eclosión a la fecha de emancipación, con la partida del último pichón.

También se determinaron, siguiendo las recomendaciones de Ralph et al. (1993):

- o Ritmo de puesta: frecuencia diaria de la puesta de huevos.
- Tamaño de puesta: número de huevos en el nido al comienzo del período de incubación.
- Tamaño de nidada: número de pichones nacidos por intento de reproducción en los cuales nació al menos un pichón.

Se consideró para ambas especies la puesta de huevos desde la puesta del sol hasta el mediodía y la eclosión sincrónica, es decir, que todos los huevos eclosionan dentro de las 24 horas a partir del nacimiento del primer pichón. Se determinó la proporción de sexos secundaria, es decir la de los pichones (Hardy 2002), a partir de su sexado molecular (Griffiths et al. 1998, ver capítulo 2).

A su vez, relacionado al rendimiento reproductivo de ambas especies, se calculó para todos los intentos de reproducción de ambas especies siguiendo las recomendaciones de Ralph et al. (1993):

- Supervivencia de los huevos: número de huevos al final de la incubación dividido el número de huevos al principio de la incubación.
- Éxito de eclosión: número de huevos eclosionados sobre el número de huevos al final de la incubación.
- Supervivencia de pichones: número de pichones que se emanciparon dividido el número de pichones que nacieron.
- Éxito reproductivo aparente: proporción de intentos de reproducción que producen al menos un pichón.
- o Productividad: cantidad de pichones producidos por intento reproductivo exitoso.

Por último se determinó la tasa de supervivencia diaria de los intentos de reproducción para determinar el éxito reproductivo total y la probabilidad de supervivencia del nido (Dinsmore et al. 2002). Se consideró como nido abandonado a todos los casos de intento de reproducción con permanencia de huevos seguida a la fecha estimada de eclosión. Se consideró a un nido depredado a aquellos casos de intento de reproducción con desaparición completa del contenido del nido, ya sea huevos o pichones, y consideramos con indicios de depredación, a aquellos casos con la cama del nido revuelta o cáscaras de huevos o cadáveres de la especie en el nido o cercanos a él, entre dos visitas consecutivas y antes de la fecha estimada de partida del nido de los pichones. Se consideró al nido perdido por causas desconocidas, en caso de no poder especificar la causa de fracaso. Se estableció la presencia del parásito de cría en cada intento de reproducción cuando se detectó al menos un huevo o pichón de Tordo renegrido en el nido (Ellison et al. 2009, de la Peña 2016).

Todos los parámetros se tomaron para nidos encontrados en construcción y en los casos de nidos encontrados posteriormente (con puesta de huevos, en período de

incubación o al cuidado de crías), se tomaron sólo los valores posibles de establecer. Por lo tanto, los tamaños muestrales varían para cada parámetro obtenido.

Análisis de datos

La tasa de supervivencia diaria del nido (SDN) fue calculada para cada especie de acuerdo al período de huevos (incluyendo puesta de huevos e incubación), de pichones y al momento de la temporada reproductiva, empleando la librería "RMark" (Dinsmore et al. 2002, Dinsmore y Dinsmore 2007, Laake 2013). La misma se obtiene a partir de la fecha en la que se encuentra el primer intento reproductivo de la temporada en relación a: la fecha en la que se encuentra cada intento reproductivo y la última vez que se determina que estuvo activo, para cada período por separado. La selección de modelos para cada especie (modelo nulo: tasa de supervivencia diaria, modelo de tiempo: momento de la temporada reproductiva o modelo de período: estadio de huevos o pichones) se realizó en base al criterio de información de Akaike (AIC), seleccionando el modelo con menor diferencia en AIC corregido para muestras pequeñas (ΔAICc) y mayor peso de Akaike (wi) del modelo (Burnham y Anderson 2002, Dinsmore et al. 2002, Dinsmore y Dinsmore 2007). El éxito reproductivo total fue calculado con la tasa de supervivencia diaria del nido calculada para cada especie, elevada al número de días de la duración del evento reproductivo (días de puesta de huevos + días de incubación + días de cuidado de crías). La probabilidad de la supervivencia del nido (SN), fue estimada para cada intento reproductivo, asumiendo el número total de días que el intento reproductivo debería presentar de exposición para que produzca al menos un pichón, es decir:

$$SN = SDN$$
 (días de duración del evento reproductivo – días de exposición)

Cuanto mayor sean, ya sea, la tasa de supervivencia diaria o la supervivencia del nido, mayor será el éxito reproductivo total, dado que los intentos reproductivos presentarán más probabilidad de producir al menos un pichón.

Para modelar separadamente el tamaño de puesta, tamaño de nidada y productividad del churrinche y la tijereta se emplearon MLGs con distribución de errores quasipoisson para corregir la subdispersión (en todos los casos el parámetro de dispersión fue < 0,7) y función de enlace "logit", empleando la función "glm" (McCullagh y Nelder 1989, Everitt y Hothorn 2010, Crawley 2015, Tabla 1). Para

modelar la supervivencia del nido o la fecha de inicio de puesta se emplearon MLs, utilizando la función "lm" (Chambers 1992, Everitt y Hothorn 2010, Crawley 2015, Tabla 1). Sólo para tijereta se modeló la presencia de parasitismo de Tordo renegrido, ya que el churrinche presentó solamente un nido con parasitismo de esta especie (ver sección resultados). Para modelar la presencia del parasitismo de cría por Tordo renegrido en la Tijereta se emplearon MLGs, empleando como variable respuesta la presencia "1" o ausencia "0", con distribución binomial y función de enlace "logit" (McCullagh y Nelder 1989, Hosmer y Lemeshow 2000, Everitt y Hothorn 2010, Tabla 1). La fecha de inicio de puesta se consideró como el número de días transcurridos desde el 31 de octubre de la correspondiente temporada reproductiva, dado que dicha fecha correspondió al individuo capturado más temprano en todas las temporadas estudiadas. La explicación de los años de cada temporada reproductiva y el sitio del área de estudio (RPPL, ELA y EG) y su interacción se comprobaron para probar la variación temporal en el patrón espacial.

A su vez, se modeló la supervivencia del nido en relación a las variables de hábitat evaluadas en el capítulo 4 y artículo de respaldo de esta tesis, a través de cinco MLs para cada especie (variables de la rama soporte del nido, del nido, de la planta soporte del nido, la riqueza y diversidad en el mismo modelo y los porcentajes de cobertura en el último, Tabla 1). Para mantener la independencia entre las observaciones, se analizó sólo una planta usada, seleccionada al azar por parcela en la escala de macrohábitat, porque se consideró más de una planta usada en esa escala como intentos de re-anidación de la misma pareja. También se analizó un intento de reproducción seleccionado al azar por nido, en caso de que hubiese más de un intento por pareja.

La normalidad de las variables respuestas y de los residuos de los modelos lineales se probó gráficamente a través de histogramas y/o Q-Q normales, para cumplir con tal supuesto, la supervivencia del nido del churrinche fue transformada a logarítmica en el modelo de temporada y sitio, mientras que para la tijereta la supervivencia del nido tuvo que ser transformada a logarítmica en todos los modelos de la especie, menos en los de hábitat (Chambers 1992, Everitt y Hothorn 2010, Crawley 2015). La colinealidad de las variables explicativas de todos los modelos se evaluó mediante correlaciones de Pearson, modelando sólo variables significativamente y no altamente correlacionadas (r < 0,7) en un mismo modelo. La multicolinealidad de las

variables explicativas de todos los modelos se evaluó mediante los VIFs, empleando la función "vif" de la librería "car" (Fox y Weisberg 2011), modelando sólo variables no altamente multicorrelacionadas (VIF < 3,5) en un mismo modelo (James et al. 2013). *A posteriori*, se emplearon Tests de Tukey para realizar las comparaciones múltiples de las variables cualitativas significativas de los LM, empleando la función "glht" de la librería "multcomp" (Hothorn et al. 2008). A su vez se calculó la proporción de varianza explicada por los LMs a través del cálculo de R² ajustado y la desvianza de los MLGs (Everitt y Hothorn 2010, Crawley 2015).

Tabla 1. Variables empleadas en diferentes modelos utilizados para evaluar la biología reproductiva de churrinches y tijeretas por separado, en el centro de Argentina.

Variable respuesta	Variables explicativas				
Tamaño de puesta	Fecha de puesta				
Tamaño de nidada	Fecha de puesta				
Productividad	Fecha de puesta				
Presencia de Tordo	Fecha de puesta				
renegrido ^a	Temporada reproductiva * Sitio				
Fecha de puesta	Temporada reproductiva * Sitio				
Supervivencia del	Fecha de puesta				
nido	Presencia de Tordo renegrido ^a				
	Temporada reproductiva * Sitio				
	Número de ramas soporte + Media del diám. de ramas soporte				
	Orientación cardinal + Altura del nido + Distancia del nido al				
	centro + Distancia del nido al borde				
	Altura de la planta + (Diámetro a la altura del pecho) +				
	(Diámetro de la copa)				
	Riqueza + Densidad de arbustos + (Densidad de renovales) ^b +				
	Densidad de árboles				
	% de suelo desnudo + % de cobertura de hierbas + % de				
	cobertura de arbustos y renovales + % de cobertura de árboles				

Las variables entre paréntesis fueron excluidas por alta colinealidad en los modelos.

a. La presencia de Tordo renegrido sólo se evaluó en la tijereta y no en el churrinche.

b. La densidad de renovales fue excluida por colinealidad sólo en el modelo de tijereta.

Para determinar si la proporción de sexos de los pichones de tijereta es balanceada se empleó un Test Exacto de Fisher, dado que los valores esperados fueron < 5. No se determinó la proporción de sexos del churrinche dado que los pichones sexados sólo correspondieron a 5 nidos (ver capítulo 2 y sección resultados).

Resultados

Nidos, intentos de reproducción y parejas: reutilización, fidelidad y distancias Se registraron 197 nidos de Churrinche y 146 nidos de tijereta, enumerando 112 y 123 intentos de reproducción y 140 y 104 parejas reproductoras respectivamente (Tabla 2). Se contabilizaron 96 primeras puestas de churrinche y 89 de tijereta. No se registraron segundas puestas de ninguna de las dos especies estudiadas. Se registraron 15 primeras puestas de reemplazo y una segunda puesta de reemplazo de churrinches y 28 primeras puestas de reemplazo, 5 segundas puestas de reemplazo y una tercera puesta de reemplazo de tijeretas. No se registró reutilización de nidos por parte del churrinche, pero sí de territorios reproductivos, contabilizando hasta un máximo de 4 nidos construidos por pareja por temporada reproductiva. Por parte de la tijereta se registró en total la reutilización de 12 nidos y hasta un máximo de 4 nidos construidos por pareja en el mismo territorio reproductivo por temporada reproductiva. Se contabilizaron por parte de esta última especie 6 reutilizaciones del primer nido construido por la pareja en un segundo intento de reproducción y 2 reutilizaciones del segundo nido construido por la pareja en un tercer intento de reproducción. También, 2 reutilizaciones del primer nido construido por la pareja en un tercer intento de reproducción, una reutilización del segundo nido construido por la pareja en un cuarto intento de reproducción y una reutilización de un nido por parte de otra pareja que construyó el nido. Es decir, una pareja marcada construyó un nido y luego se movió a otro territorio, construyó otro nido e intentó criar, sin embargo, el primer nido construido por esta pareja fue utilizado dos veces por otra pareja no marcada para intentar criar.

Tabla 2. Número de nidos (NN), intentos de nidificación (IN) y parejas (P) de **a**) churrinche y **b**) tijereta, en las zonas de estudio Parque Luro, Los Álamos, Giuliani y Ruta 35 del centro de Argentina, durante las temporadas reproductivas 2015-16, 2016-17 y 2017-18.

a)

-	Parc	que I	uro	Los	Ála	mos	Gi	iulia	ni	Ru	ıta 3	5		Total	
Churrinche	NN	IN	P	NN	IN	P	NN	IN	P	NN	IN	P	NN	IN	P
2015-16	32	21	25	11	6	6	59	34	45	0	0	0	102	61	76
2016-17	23	10	15	11	8	7	21	9	18	0	0	0	55	27	40
2017-18	24	15	17	16	9	8	0	0	0	0	0	0	40	24	25
Total	79	46	56	38	23	21	80	43	63	0	0	0	197	112	140

b)

	Parq	que L	uro	Los	Álaı	mos	Gi	ulia	ni	Ru	ta 3	5		Total	
Tijereta	NN	IN	P	NN	IN	P	NN	IN	P	NN	IN	P	NN	IN	P
2015-16	20	18	15	18	9	11	36	32	25	2	2	2	76	61	52
2016-17	16	15	15	10	11	7	6	3	5	1	1	1	33	30	28
2017-18	17	13	12	19	18	11	0	0	0	1	1	1	37	32	24
Total	53	46	42	47	38	29	42	35	30	4	4	4	146	123	104

Se marcaron en total 11 parejas de churrinches y 10 de tijeretas. Además se marcaron sólo 19 machos de churrinches y 5 de tijeretas y sólo 5 hembras de churrinches y 14 de tijeretas, sin poder identificar al otro miembro de la pareja. De las hembras reproductivas de churrinche identificadas, seis fueron inmaduras, seis fueron adultas y cuatro de edad desconocida, mientras que los machos fueron 11 inmaduros, 11 adultos y ocho desconocidos. De las hembras reproductivas de tijereta identificadas, dos fueron inmaduras, 18 fueron adultas y cuatro de edad desconocida, mientras que los machos fueron uno inmaduro, 13 adultos y uno desconocido.

Para ambas especies, en cuanto a fidelidad de las parejas al territorio reproductivo dentro de las mismas temporadas reproductivas, en todos los casos de identificación de la pareja mediante anillamiento se corroboró que mantienen la pareja y utilizan el mismo territorio durante la misma temporada reproductiva, con una separación promedio de 15,17 m entre los nidos construidos por la misma pareja de churrinches (rango = 0,00-49,10 m, N = 5 parejas, de las cuales dos parejas presentaron

dos nidos, otras dos parejas tres nidos y una 4 nidos). Los nidos construidos por la misma pareja de tijeretas, en los casos de identificación de parejas, tuvieron una separación de en promedio 54,13 m (rango = 0,90-97,20 m, N = 6 parejas, de las cuales 5 parejas presentaron dos nidos y una pareja tres nidos). Similarmente, si se contemplan todas las parejas consideradas del estudio (las marcadas con anillos y las consideras como parejas), la separación promedio entre los nidos construidos por la misma pareja de churrinches fue de 14,69 m (rango = 0,00-49,10 m, N = 41 parejas, de las cuales 29 parejas presentaron dos nidos, 8 parejas tres nidos y 4 parejas 4 nidos). Y la separación promedio entre los nidos construidos por la misma pareja de tijeretas fue de 48,82 m $(rango = 0.90-138.00 \text{ m}, N = 34 \text{ parejas}, de las cuales 28 parejas presentaron dos nidos,}$ 5 parejas tres nidos y una pareja 4 nidos). Sin embargo, como se mencionó anteriormente, para la tijereta se registró en una única oportunidad a una pareja marcada en un nido en el cual no presentó intento de reproducción, pero que defendían el territorio en dos visitas consecutivas y luego en ese mismo nido intentó criar otra pareja sin marcar, mientras que la pareja marcada se movió a otro territorio reproductivo a 438,40 m de distancia, donde construyó un nido e intentó criar, pero el nido fracasó durante la cría de pichones. Este evento no fue tenido en cuenta para los cálculos de distancias de nidos de una misma pareja en un territorio, ya que se consideró un evento raro.

Para ambas especies, en cuanto a fidelidad de las parejas a los territorios reproductivos entre temporadas reproductivas, en ningún caso se registró el mantenimiento de una pareja entre una temporada reproductiva y la siguiente o la subsiguiente. No obstante, un macho de churrinche que se encontraba criando fue marcado en la temporada 2015-16 y avistado subsiguientemente también criando en la temporada consecutiva en el mismo territorio a 49,10 m, sin encontrarse marcada la hembra en ambas temporadas. Otro macho de churrinche que se encontraba criando fue marcado junto a su pareja en la temporada 2016-17 y avistado subsiguientemente también criando con otra pareja no marcada en la temporada siguiente en el mismo territorio a 21,50, mientras que la hembra marcada no se volvió a avistar. Además otro macho de la misma especie que se encontraba criando fue marcado junto a su pareja en la temporada 2016-17 y avistado subsiguientemente también criando con otra pareja marcada en la temporada consecutiva en el mismo territorio a 7,80 m, mientras que los otros miembros marcados de las parejas involucradas no se volvieron a avistar. De la

misma manera, un macho de tijereta de una pareja identificada en la temporada reproductiva 2015-16 fue avistado subsiguientemente en la temporada consecutiva en el mismo territorio a 2 m, pero no se lo registró criando ni se avistó a su pareja marcada. Además, una hembra de tijereta de una pareja identificada en la temporada 2016-17 fue avistada subsiguientemente en la temporada consecutiva en el mismo territorio a 90,40 m criando con un macho no marcado, mientras que el macho anteriormente marcado no fue avistado.

Temporada reproductiva

La temporada reproductiva de ambas especies va desde principios de noviembre hasta principios de febrero del año siguiente (Tabla 3). Para el churrinche el período de construcción del nido comprendió desde principios de noviembre a mediados de enero (Fig. 1), el de puesta desde mediados de noviembre a fines de enero (Fig. 2). El de incubación desde mediados de noviembre a fines de enero y el de permanencia de pichones en el nido desde fines de noviembre a principios de febrero del año siguiente (Tabla 3). Para la tijereta el período de construcción del nido comprendió desde principios de noviembre a fines de enero, el de puesta desde mediados de noviembre a fines de enero. El de incubación desde fines de noviembre a fines de enero y el de permanencia de pichones en el nido desde principios de diciembre a principios de febrero del año siguiente (Tabla 3). El rango de días desde que se encontró un nido en construcción o construido hasta que se encontró un huevo de la especie correspondiente fue de 1-13 para churrinche y de 1-35 para tijereta (Fig. 1).

Tabla 3. Fechas respectivas a cada período reproductivo del churrinche y la tijereta, durante las temporadas reproductivas 2015-16, 2016-17 y 2017-18 en el centro de Argentina.

	(Churrinch	e	Tijereta				
Temporada	2015-16	2016-17	2017-18	2015-16	2016-17	2017-18		
reproductiva	2013 10	2010 17	2017 10	2013 10	2010 17	2017 10		
Inicio de construcción	10/11/15	10/11/16	06/11/17	20/11/15	15/11/16	06/11/17		
del nido más temprana								
Inicio de construcción	02/01/16	17/12/16	29/12/17	16/01/16	11/01/17	21/12/17		
del nido más tardía								
Inicio de puesta más	11/11/15	11/11/16	13/11/17	29/11/15	16/11/16	18/11/17		
temprana								
Inicio de puesta más	16/01/16	28/12/16	30/12/17	22/01/16	10/01/17	29/12/17		
tardía								
Finalización de puesta	13/11/15	13/11/16	16/11/17	30/11/15	28/11/16	20/11/17		
más temprana								
Finalización de puesta	21/01/16	22/12/16	31/12/17	24/01/16	12/01/17	29/12/17		
más tardía								
Eclosión más temprana	25/11/15	25/11/16	12/12/17	13/12/15	11/12/16	04/12/17		
Eclosión más tardía	20/01/16	03/01/17	12/12/17	26/01/16	25/01/17	08/01/18		
Emancipación más	08/12/15	08/12/16	25/12/17	26/12/15	24/12/16	18/12/17		
temprana								
Emancipación más tardía	02/02/16	16/01/17	25/12/17	08/02/16	07/02/17	16/01/18		

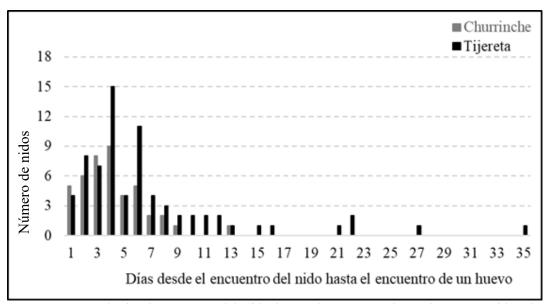


Figura 1. Días desde el encuentro del nido hasta el encuentro de un huevo en nidos de churrinche y tijereta, durante las temporadas reproductivas 2015-16, 2016-17 y 2017-18 en el centro de Argentina.

Periodos y parámetros reproductivos

En dos oportunidades se pudo corroborar que la puesta de huevos por parte del churrinche ocurrió a la mañana, entre las 6:00 y las 9:00 AM. El ritmo de puesta de ambas especies es consecutivo (churrinche N=7, sin embargo dos puestas fueron alternas; tijereta N=26, sin embargo una puesta fue alterna). Al considerar sólo las primeras puestas, el tamaño de puesta del churrinche fue de 2,44 \pm 0,75 (N=39 puestas, rango 1-3) y el de tijereta de 3,22 \pm 0,85 (N=60 puestas, rango = 1-4). Al incluir las puestas de reposición, el tamaño de puesta del churrinche fue de 2,51 \pm 0,90 (N=45 puestas, rango 1-6) y el de tijereta de 3,13 \pm 0,84 (N=86 puestas, rango = 1-4).

La incubación del churrinche fue de 12 o 13 días (12 días N = 1, 13 días N = 1, 12 o 13 días N = 7) y de la tijereta fue de 13 a 15 días (13 días N = 2, 14 días N = 1, 15 días N = 3, 13 o 14 días N = 2, 14 o 15 días N = 5, 13, 14 o 15 días N = 12). Al considerar sólo las primeras puestas, el tamaño de nidada del churrinche fue de 2,18 \pm 0,73 (N = 17, rango 1-3) y de la tijereta fue de 2,43 \pm 0,86 (N = 30, rango 1-4). Al considerar las puestas de reposición, además de las primeras puestas, el tamaño de nidada del churrinche fue de 2,20 \pm 0,70 (N= 20, rango 1-3) y de la tijereta fue de 2,34 \pm 0,96 (N = 47, rango 1-4).

La permanencia de pichones en el nido del churrinche fue de 14 o 15 días (14 días N = 2, 15 días N = 1, 14 o 15 días N = 8) y de la tijereta de 13 a 15 días (13 días N = 1, 15 días N = 2, 14 o 15 días N = 1, 13, 14 o 15 días N = 17). Los parámetros relacionados al rendimiento reproductivo de ambas especies estudiadas se resumen en la tabla 4. La proporción de sexos de los pichones de tijereta no fue diferente de 1:1 (P = 0.99). De los 13 nidos que produjeron al menos un pichón de churrinche se pudo identificar la edad de 12 progenitores: dos hembras inmaduras y tres adultas y dos machos inmaduros y cinco adultos. De los 30 nidos que produjeron al menos un pichón de tijereta se pudo identificar la edad de 17 progenitores: dos hembras inmaduras y nueve adultas y un macho inmaduro y cinco adultos.

Tabla 4. Parámetros relacionados al rendimiento reproductivo del churrinche y la tijereta, durante las temporadas reproductivas 2015-16, 2016-17 y 2017-18 en el centro de Argentina. Los valores corresponden al valor medio ± DE (N).

Parámetro	Churrinche	Tijereta
Supervivencia de los huevos	$0.34 \pm 0.46 \; (N = 42)$	$0.53 \pm 0.47 (N = 85)$
Éxito de eclosión	$0.93 \pm 0.16 \; (N = 16)$	$0.68 \pm 0.32 (N = 49)$
Supervivencia de pichones	$0.65 \pm 0.49 \; (N = 20)$	$0.61 \pm 0.45 (N = 47)$
Éxito reproductivo aparente	$0.12 \pm 0.32 \text{ (N} = 112)$	$0.24 \pm 0.43 \; (N = 123)$
Productividad	$2,46 \pm 0,66 \; (N = 13)$	$2,28 \pm 1,02 \ (N = 32)$

La tasa de supervivencia diaria del nido de ambas especies no difirió de acuerdo a la fecha (para el churrinche: AICc = 397,06; deltaAICc = 11,94; wi = 0,002; para la tijereta: AICc = 512,86; deltaAICc = 2,07; wi = 0,23), pero sí respecto al período de huevos (incluyendo puesta e incubación) y al de pichones (para el churrinche: AICc = 385,11; deltaAICc = 0; wi = 0,99; para la tijereta: AICc = 510,80; deltaAICc = 0; wi = 0,64). La tasa de supervivencia diaria del churrinche fue de 0,88 \pm 0,01 para el período de huevos y 0,97 \pm 0,01 para el período de pichones, mientras que de la tijereta fueron 0,95 \pm 0,01 y 0,97 \pm 0,01, respectivamente. El éxito reproductivo total fue de 10,01% para el churrinche, contemplando puesta de dos huevos, 13 días de incubación (15 días en etapa de huevo) y 14 de permanencia de los pichones, y 24,01% para la tijereta, contemplando puesta de tres huevos, 14 días de incubación (17 días en etapa de huevo)

y 14 de permanencia de los pichones. Dentro de las causas de fracaso se encontraron 6 nidos abandonados de churrinche y 8 de tijereta, 29 nidos depredados de churrinche y 13 de tijereta y el resto fueron causas desconocidas (112 de churrinche y 102 de tijereta).

Explicación de la fecha de inicio de puesta sobre los parámetros reproductivos

En el churrinche la fecha de inicio de puesta explicó negativamente el tamaño de puesta en un 13,9% (Tabla 5, Fig. 2), mientras que la fecha de inicio puesta no explicó el tamaño de nidada, la productividad ni la supervivencia del nido (Tabla 5). En la tijereta la fecha de puesta no explicó el tamaño de puesta ni la supervivencia del nido (Tabla 5), pero explicó negativamente el tamaño de nidada y la productividad en un 12,73% (Fig. 3) y 16,38% (Fig. 4), respectivamente (Tabla 5).

Tabla 5. Resultados de modelos para evaluar la variación de los parámetros reproductivos del churrinche y la tijereta en relación a la fecha de inicio de puesta, durante las temporadas reproductivas 2015-16, 2016-17 y 2017-18 en el centro de Argentina. Los modelos corresponden a Modelos Lineales Generalizados para tamaño de puesta, tamaño de nidada y productividad y Modelos Lineales para la supervivencia del nido. Los valores corresponden al Estimador ± DE; gl; Estadístico (χ 2 para Modelos Lineales Generalizados y F para modelos Lineales); P.

Parámetro reproductivo	Churrinche	Tijereta
Tamaño de puesta	-0,007 ± 0,002; 7,38; 1; 0,007*	-0,003 ± 0,003; 1,5; 1; 0,22
Tamaño de nidada	$-0,005 \pm 0,003; 3,13; 1; 0,08$	$-0,008 \pm 0,003; 5,67; 1; 0,02*$
Productividad	$-0.003 \pm 0.003; 0.72; 1; 0.4$	$-0.008 \pm 0.004; 5.5; 1; 0.02*$
Supervivencia del nido	$0,0005 \pm 0,001; 1, 40; 0,14; 0,71$	$0,0004 \pm 0,001; 1,67; 0,07; 0,8$

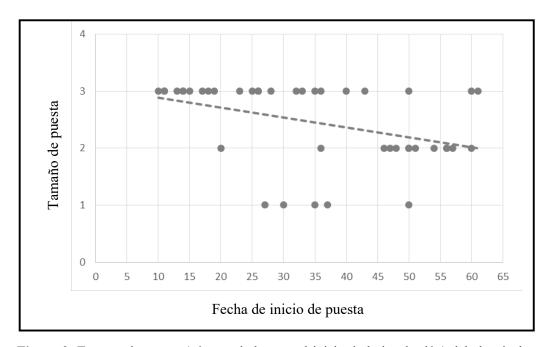


Figura 2. Tamaño de puesta (número de huevos al inicio de la incubación) del churrinche en relación a la fecha de inicio de puesta (días trascurridos desde el 31 de octubre) en el centro de Argentina, durante las temporadas reproductivas 2015-16, 2016-17 y 2017-18.

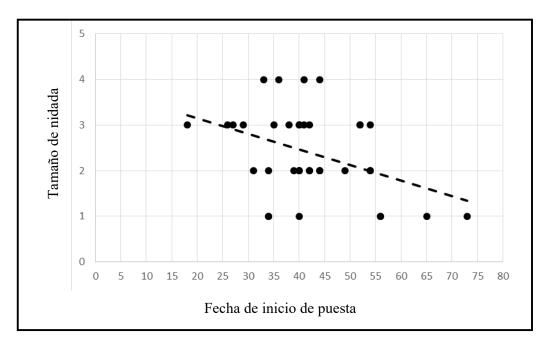


Figura 3. Tamaño de nidada (número de pichones nacidos por intento de reproducción en los cuales nació al menos un pichón) en relación a la fecha de inicio de puesta (días trascurridos desde el 31 de octubre) de la tijereta en el centro de Argentina, durante las temporadas reproductivas 2015-16, 2016-17 y 2017-18.

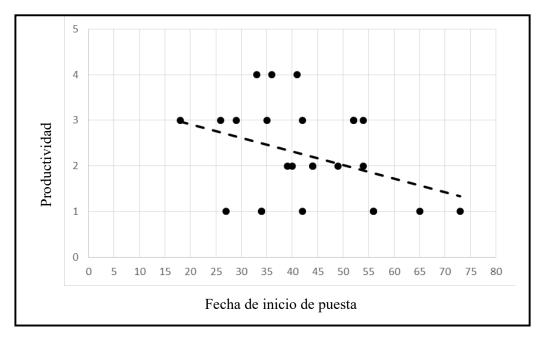


Figura 4. Productividad (cantidad de pichones producidos por intento reproductivo exitoso) de la tijereta en relación a la fecha de inicio de puesta (días trascurridos desde el 31 de octubre) en el centro de Argentina, durante las temporadas reproductivas 2015-16, 2016-17 y 2017-18.

Parasitismo por Tordo renegrido

Para el churrinche se registró un sólo caso de parasitismo de cría, en el que un huevo de Tordo renegrido fue encontrado en un nido de la especie de la temporada 2015-16 con tamaño de puesta = 3, el cual no fue exitoso, dónde no eclosionaron ninguno de los 4 huevos presentes en el nido. El 34,96% de los intentos de reproducción de las tijeretas (N = 123) presentaron parasitismo de cría por parte del Tordo renegrido, para el cual se presentan sus parámetros reproductivos básicos mientras se lo encontró utilizando como hospedador sólo a la tijereta (Tabla 6). De los nidos de tijereta parasitados por Tordo renegrido, 4 fracasaron por abandono, 2 por depredación y 25 por causas desconocidas.

Tabla 6. Parámetros reproductivos del Tordo renegrido parasitando a la tijereta, durante las temporadas reproductivas 2015-16, 2016-17 y 2017-18 en el centro de Argentina. Los valores corresponden al valor medio \pm DE.

Parámetro reproductivo	Tordo renegrido
Tamaño de puesta	$1,44 \pm 0,73 \text{ (N = 43, rango = 1 - 4)}$
Tamaño de nidada	$0.09 \pm 0.29 \text{ (N = 4, rango = 1)}$
Éxito de eclosión	$0.07 \pm 0.23 \text{ (N} = 43)$
Supervivencia de pichones	$1,00 \pm 0,00 \; (N=4)$
Éxito reproductivo aparente	$0.21 \pm 0.41 \ (N = 43)$
Productividad	$1,00 \pm 0,00 \ (N=6)$

La fecha de inicio de puesta de la tijereta no explicó la presencia de parasitismo por Tordo renegrido (Estimador \pm DE = -0,02 \pm 0,02; gl = 1; $\chi 2$ = 0,07; P = 0,35). La supervivencia del nido de tijereta no fue explicada por la presencia de parasitismo de Tordo renegrido (Estimador \pm DE = -0,07 \pm 0,06, gl = 1, 81; F = 1,37; P = 0,24). Tampoco el año de la temporada reproductiva (gl = 1, 67; F = 0,07; P = 0,8), el sitio con o sin actividad ganadera (gl = 1, 67; F = 0,07; P = 0,8) explicaron la presencia de dicho parasitismo.

Explicación del año de la temporada reproductiva y el sitio de estudio sobre la fecha de inicio de puesta y la supervivencia del nido

El año de la temporada reproductiva no explicó la fecha de inicio de puesta del churrinche, ni su interacción con el sitio, pero sí el sitio en un 13,53%, siendo más tardía en la RPPL que en el EG (Estimador \pm DE = -14,37 \pm 5,1; t = 2,82; P = 0,02, Tabla 7, Fig. 5). Por el contrario, el año de la temporada reproductiva explicó la fecha de inicio de puesta de la tijereta, explicando un 11,88% de su variación, siendo la temporada 2015-16 mayor que la temporada 2016-17 (Estimador \pm DE = -8,74 \pm 3,23; t = -2,7; P = 0,02) y 2017-18 (Estimador \pm DE = -9,26 \pm 3,29; t = -2,82; P = 0,02, Fig. 5), pero ni el sitio del área de estudio, ni su interacción con la temporada reproductiva, explicaron la fecha de inicio de puesta en esta especie (Tabla 7). La supervivencia del nido de las dos especies no fue explicada por el año de la temporada reproductiva, ni el sitio o la combinación de las dos últimas (Tabla 7).

Tabla 7. Resultados de Modelos Lineales para evaluar la variación del fecha de inicio de puesta de churrinches y tijeretas en relación a la temporada reproductiva y el sitio de estudio y su interacción. Los valores corresponden a: F; gl; P.

	Fecha de in	icio de puesta	Supervivencia del nido				
	Churrinche	Tijereta	Churrinche	Tijereta			
Temporada	2, 37; 0,63; 0,54	2, 66; 5,58; 0,006*	2, 34; 0,4; 0,67	2, 75; 1,59; 0,21			
Sitio	2, 39; 4,21; 0,02*	2, 64; 0,47; 0,63	2, 34; 0,97; 0,39	2, 75; 2,8; 0,07			
Temp.* Sitio	3, 34; 2,12; 0,12	3, 61; 0,17; 0,92	3, 34; 1,32; 0,28	3, 75; 0,72; 0,54			

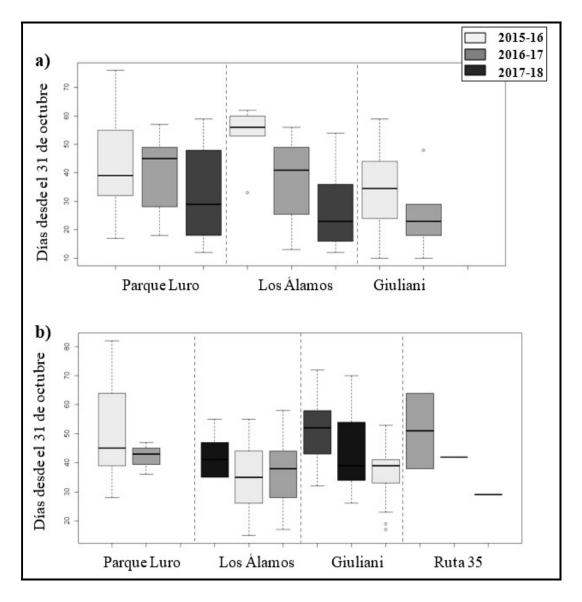


Figura 5. Días trascurridos desde el 31 de octubre de fechas de inicio de puesta del **a)** churrinche y la **b)** tijereta, en relación a los sitios de estudio Los Álamos, Giuliani, Parque Luro y Ruta 35 del centro de Argentina, durante las temporadas reproductivas 2015-16, 2016-17 y 2017-18.

Explicación de las características del hábitat sobre la supervivencia del nido

En cuanto a las características del hábitat, la supervivencia del nido del churrinche fue afectada positivamente por el promedio del diámetro de las ramas soporte del nido (Estimador \pm DE = 0,08 \pm 0,04, gl = 1; 52; F = 4,5; P = 0,04), explicando un 6,2% de su variación, y por la altura del nido (Estimador \pm DE = 0,09 \pm 0.04; gl = 1; 52; F = 5; P = 0,03), explicando un 7%. Para la tijereta se encontró un efecto positivo de la orientación cardinal este sobre la supervivencia del nido (Estimador \pm DE = 0,3 \pm 0,1; gl = 7; 35; F = 2,7; P = 0,03), explicando un 21,8% de su variación, ya que la orientación norte fue menor que la este (Estimador \pm DE = -0,3 \pm 0,1; t = 3,3; P = 0,04).

Discusión

El churrinche y la tijereta se reproducen desde principios de noviembre a principios de febrero en el centro de Argentina y los individuos inmaduros, en su primer año de vida, pueden criar exitosamente. Los parámetros reproductivos básicos de ambas especies y la presencia de parasitismo por Tordo renegrido fueron similares a lo ya reportado en otras áreas de su amplia distribución (Fitzpatrick 2004, Ellison et al. 2009, Jahn y Tuero 2013, de la Peña 2016, Tuero et al. 2019). Ante fechas de puesta más tardías el churrinche presentó menores tamaños de puesta y la tijereta menores tamaños de nidada y productividad. La fecha de inicio de puesta del churrinche fue más tardía en la RPPL respecto a uno de los establecimientos privados con ganadería. La fecha de inicio de puesta de la tijereta fue mayor en la primera temporada reproductiva, respecto a las dos siguientes evaluadas. La supervivencia del nido de ambas especies fue explicada sólo por características del hábitat. Por lo tanto, se determinaron los parámetros reproductivos básicos del churrinche y la tijereta en La Pampa, Argentina y se establecieron los factores que los condicionan.

Ambas especies no presentaron segundas puestas, pero sí puestas de reposición y sólo la tijereta presentó reutilización de nidos. Para el churrinche, se demuestra la ausencia de segundas puestas, lo cual estaba en duda para la especie en Norteamérica, teniendo en cuenta que ésta se trata de otra subespecie, además de que también en aquella región se han reportado reutilizaciones de nidos, contrariamente a lo encontrado en este estudio (Ellison 2008, Ellison et al. 2009). Para la tijereta se determinó la ausencia de segundas puestas y la presencia de puestas de reposición, como se

documentó en Buenos Aires, Argentina (Pucheta y Tuero 2015) y se documentó la reutilización de sus nidos, como habían sido predichos en Belice (Teul et al. 2007).

Tanto los machos como las hembras inmaduros de ambas especies pueden reproducirse exitosamente. Estos resultados son esperables para especies que presentan baja tasa de supervivencia anual, como los paseriformes, además de que se ha demostrado en congéneres de América del Norte, como *Tyrannus tyrannus* (Martin K 1995, Martin TR 1995, Cooper et al. 2009). Tanto el churrinche como la tijereta mantienen sus parejas durante la época reproductiva, lo cual se condice con su condición de monógamas ya descripta (Fitzpatrick 2004, Ellison et al. 2009, Jahn y Tuero 2013, de la Peña 2016, Bruzzese et al. 2018). Sin embargo, no se pudo comprobar el mantenimiento o no de parejas reproductivas entre diferentes temporadas, probablemente dada la baja cantidad de individuos reproductores finalmente marcados (ver capítulo 2), a pesar de que algunos de los miembros de parejas marcadas volvieron al territorio en las temporadas siguientes. Igualmente, se ha demostrado en Buenos Aires, Argentina, que la tijeretas mantienen su sitio de nidificación pero no las parejas entre temporadas reproductivas (Bruzzese et al. 2018).

Los parámetros reproductivos básicos de manera general concuerdan con lo descripto para ambas especies (Fitzpatrick 2004, Ellison et al. 2009, Jahn y Tuero 2013, de la Peña 2016, Tuero et al. 2019). El ritmo de puesta de las dos es consecutivo, aunque en ambas se comprobó también casos de puestas alternas, como se ha reportado para el churrinche (Fraga 1977, Ellison et al. 2009, de la Peña 2013), mientras que ésta es una novedad para la tijereta (Mason 1985, Mezquida 2002, de la Peña 2016). El tamaño de puesta, de nidada y productividad, así como los períodos de las distintas etapas reproductivas también concuerdan con lo conocido para ambas (Fitzpatrick 2004, Ellison et al. 2009, Jahn et al. 2014, de la Peña 2016, Tuero et al. 2019), pero se registró de manera excepcional una puesta de seis huevos de churrinche que fue abandonada. Dado que este intento reproductivo se encontró con seis huevos, pudo haber sido una segunda puesta de reposición sobre una primera puesta de reposición de la misma pareja o un caso de parasitismo intraespecífico, lo cual se ha reportado en esta especie (Ríos-Chelén et al. 2008).

El éxito reproductivo total fue de 10,01% y 24,01%, respectivamente para el churrinche y la tijereta, muy similar a lo publicado sólo para las dos primeras

temporadas reproductivas (artículo de respaldo, Rebollo et al. 2020) y relativamente bajo para ambas especies. La depredación y/o el abandono de nidadas afectan fuertemente a estas especies, considerando que son abundantes en el área de estudio depredadores como el Gato montés, la Comadrejita enana, el carancho, el chimango y el Cacholote castaño (Maceda et al. 2001, Siegenthaler et al. 2004, Sosa y Casenave 2017), al igual que las condiciones climáticas extremas, con fuertes vientos y las mayores precipitaciones registradas coincidentes con su época de cría (Cabrera y Willink 1973, Duval y Campo 2017). En el caso del churrinche, esto probablemente puede verse agravado dado que muchos de los individuos reproductores son inmaduros, por lo cual experimentan sus primeros intentos reproductivos. Se ha demostrado que el desenvolvimiento reproductivo de individuos inexpertos puede ser menor, respecto a aquellos de mayor edad y experimentados (Forslund y Part 1995, Fowler 1995, Martin 1995, McNamara y Houston 1996). En el caso de la tijereta, en Belice también han obtenido resultados similares de éxito reproductivo (Teul et al. 2007), pero ha sido mayor en Brasil (Marini et al. 2009) y en la provincia de Buenos Aires, Argentina (Mason 1985, Pucheta y Tuero 2015).

Con el avance de la temporada reproductiva, el churrinche presentó una ligera reducción en el tamaño de puesta y la tijereta una ligera reducción en el tamaño de nidada y productividad. De este modo, se corrobora que de manera general, a medida que avanza la temporada reproductiva, el desenvolvimiento reproductivo de las aves se hace menos eficiente, como se ha reportado en otros paseriformes (Verhulst et al. 1995, Svensson 1997, Dubiec et al. 2005, Borgmann et al. 2013). Sin embargo, sería necesario evaluar si esta relación temporal se da debido a la capacidad de los reproductores (Verhulst y Tinbergen 1991) o a la calidad del ambiente (Verhulst y Nilsson 2008, Harriman et al. 2017). En cuanto a la fecha de inicio de puesta, la del churrinche fue más tardía en la RPPL respecto a uno de los establecimientos privados con ganadería y la de la tijereta fue más tardía en la primera temporada reproductiva, respecto a las dos siguientes evaluadas. El posterior inicio de la puesta por parte del churrinche en la reserva puede deberse a que la ganadería también ha estado presente anteriormente en el área preservada (González-Roglich et al. 2012) o a que la intensidad de la actividad humana puede no ser perjudicial. Además, las diferencias en el desenvolvimiento reproductivo de ambas especies pueden deberse a que otros aspectos no evaluados en este trabajo también pueden afectar la reproducción de las aves, todo lo referido discutido subsiguientemente.

Ambas especies fueron parasitadas por Tordo renegrido, como se ha reportado previamente (Ellison et al. 2009, Lowther 2011, Jahn y Tuero 2013, de la Peña 2016), sin embargo el churrinche no fue prácticamente afectado por esta especie. El parasitismo por Tordo renegrido en la tijereta, no explicó ni la fecha de inicio de puesta ni la supervivencia del nido de la misma, como se predijo, a pesar de que tuvo una considerable prevalencia. Aunque el parasitismo de cría trae aparejado costos reproductivos a sus hospedadores (Ellison 1999, De Mársico y Reboreda 2014, Avilés 2018), se ha encontrado que el Tordo renegrido tampoco provoca disminución en la supervivencia del nido de otras especies como la Calandria común y el Zorzal colorado (Sackmann y Reboreda 2003), del mismo modo que el parasitismo del Tordo cabecicafé (Molothrus ater) no disminuye la supervivencia del nido del Tordo sargento (Agelaius phoeniceus, Clotfelter y Yasukawa 1999). Sin embargo, contrariamente a lo predicho, dado que la ganadería puede aumentar la incidencia del parasitismo de cría (Bock et al. 1993, Goguen y Mathews 2001), la presencia de este parasitismo no difirió de acuerdo a la presencia actual de esta actividad antrópica en el Espinal del centro de Argentina. Esto podría deberse a que la intensidad de la ganadería, no evaluada en este estudio, pueda ser tal que no afecte a esta interacción parasitismo-hospedador evaluada. Por otro lado, esta interacción puede haberse visto favorecida dada la presencia pasada de la ganadería en la reserva (González-Roglich et al. 2012), ya que se ha demostrado la expansión del parásito debido a la expansión de la frontera agropecuaria (Lowther 2011). Estudios posteriores son necesarios para entender los impactos de la ganadería sobre las especies nativas del Espinal de Argentina.

El desenvolvimiento reproductivo de ambas especies en cuanto a la presencia o no de ganadería en las áreas de estudio no presentó diferencias, específicamente en cuanto a la supervivencia del nido, de manera contraria lo esperado. Sin embargo, al evaluar sólo las dos primeras temporadas reproductivas (artículo de respaldo, Rebollo et al. 2020), el churrinche mostró débilmente una mayor supervivencia de sus nidos en el área protegida, respecto a uno de los establecimientos privados con prácticas de esta actividad antrópica. Probablemente, la vegetación en la RPPL no logró recuperarse desde la presencia de ganadería hasta los años 70 (González-Roglich et al. 2012), como para tener fuertes impactos positivos en estas especies de aves. Dado que la ganadería

puede modificar las características del ambiente, tales como la abundancia de depredadores y parásitos de cría (Bock et al. 1993, Goguen y Mathews 2001, Evans et al. 2005, 2015, Beja et al. 2013, Hansen et al. 2019), no evaluados en este estudio, esta actividad podría afectar a ambas especies a largo plazo, dado el gran desconocimiento de los impactos de las actividades humanas sobre las especies nativas del Espinal de Argentina.

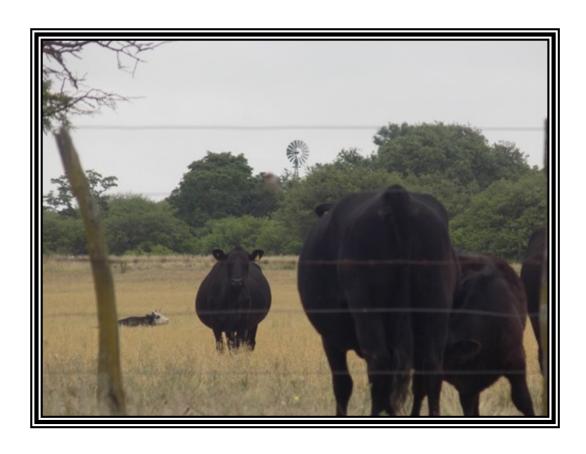
Las características del hábitat (ver capítulo 4) explicaron débilmente la supervivencia de los nidos de ambas especies. Particularmente el churrinche presentó mayor supervivencia del nido ante mayores alturas del nido y con ramas soportes del nido más gruesas y la tijereta mostró mayor supervivencia de sus nidos ante la orientación cardinal este de los mismos, respecto a los ubicados al norte. La estrategia de localización del nido en el churrinche puede estar relacionada principalmente a evitar los depredadores terrestres ya nombrados, comunes en el área, aunque los nidos más altos pueden exponerlos a los depredadores aéreos y las ramas más gruesas pueden también contribuir a enfrentar las inclemencias del tiempo (Cabrera y Willink 1973, Maceda et al. 2001, Siegenthaler et al. 2004, Duval y Campo 2017, Sosa y Casenave 2017). Por su lado, la tijereta presenta un conocido comportamiento agresivo ante depredadores y parásitos de cría, como el Tordo renegrido (Tuero et al. 2019), por lo cual la mayor supervivencia de nidos al este puede estar relacionada con la estratega de localización de los nidos para enfrentar las inclemencias climáticas, ya que los fuertes vientos típicos del lugar nunca provienen de esa dirección (Duval y Campo 2017). De manera general, las características vegetales de la selección del sitio de nidificación están más relacionadas a evitar depredadores (Best y Stauffer 1980, Martin 1993, Filliater et al. 1994) e inclemencias del clima (Murphy 1983), mientras que los comportamientos agresivos se relacionan más a evitar parásitos de cría (Clotfelter 1998, Strausberger 1998) y pueden contribuir a evitar depredadores (Cresswell 1997, Murphy et al. 1997). Sin embargo, la selección del sitio de nidificación es un proceso complejo regulado por los perjuicios y beneficios entre los factores de selección bióticos y abióticos que operan simultáneamente en los ecosistemas (Lima 2009, Mcgarigal et al. 2016, Goldshtein et al. 2018).

En conclusión, en el Espinal del centro de Argentina algunos parámetros del desenvolvimiento reproductivo del churrinche y la tijereta varían de acuerdo a la presencia de ganadería alrededor del nido y/o de acuerdo al momento de la estación

reproductiva, aunque ambos no son afectados por la presencia de parasitismo de Tordo renegrido. Particularmente la ganadería, como actividad antrópica presente actualmente en el área, no mostró un fuerte impacto sobre la reproducción de ambas especies, a pesar de que en la reserva el churrinche presentó levemente fechas de puesta más tardías y mayor supervivencia de los nidos. Además, otros aspectos no evaluados, como por ejemplo la mortalidad (Martin 2015, Lloid y Martin 2015, Martin et al. 2018), la condición corporal y el estado de salud de los individuos reproductores (Dubiec et al. 2005, Milenkaya et al. 2015), el cuidado parental (Clutton-Brock 1991, Martin et al. 2000), la alimentación (Martin TE 1995), la depredación (Martin 1993, Lima 2009, Thomson et al. 2010), la competencia (Martin 1988), las fechas de llegada y partida de la migración (Clark et al. 2014), las condiciones climáticas (Burger et al. 2012, Streby et al. 2015), las diferentes actividades humanas (Beja et al. 2013, Adams et al. 2014, Loss et al. 2015), entre otros innumerables factores, pueden influir en la reproducción de las aves (Cody 1971, Newton 1998). Entonces, sería deseable que estudios futuros contemplen una mayor diversidad de factores para así lograr comprender la ecología y asegurar la conservación de las especies incluyendo las aves migrantes australes del Neotrópico y sus hábitats (Martin 1996a, Jahn et al. 2002, 2006, Cueto y López de Casenave 2006, Dingle 2008, Tuero et al. 2019). Sobre todo, teniendo en cuenta la pérdida de biodiversidad y las trasformaciones actuales de los ecosistemas en relación al cambio global (Hooper et al. 2012, Macdougall et al. 2013, Zurell et al. 2018) y en particular las que sufre el Espinal del centro de Argentina (Morris y Ubici 1996, Fernández y Busso 1999, Lerner 2004, Sarasola et al. 2005, Brown et al. 2006, SAyDS 2007, González-Roglich et al. 2012, Macchi et al. 2013, Distel 2016).

CAPÍTULO 6

"Conclusiones generales"



En la presente tesis, a lo largo de los diferentes capítulos, se han desarrollado diversas aproximaciones para analizar la ecología reproductiva de dos migrantes australes del Neotrópico, el churrinche y la tijereta, en el centro de Argentina. Se describió su biometría, condición corporal, selección y comportamiento de alimentación y selección de hábitat, en relación a su reproducción. Asimismo, en algunos casos, se evaluaron los posibles impactos sobre los aspectos ecológicos estudiados, en relación a la presencia de algunas actividades antrópicas, principalmente la ganadería vacuna, y en ocasiones, la existencia de una ruta nacional que atraviesa la zona de estudio. La condición corporal de las hembras de churrinche y la disponibilidad de alimento y el desenvolvimiento reproductivo de ambas especies variaron con el transcurso de las temporadas reproductivas estudiadas. Además, algunos parámetros evaluados del churrinche y la tijereta variaron respecto a la presencia de los disturbios antrópicos. Este trabajo comprende una recopilación muy detallada y extensa sobre dicha temática en relación a ambas aves migrantes en el centro de Argentina. Posiblemente, este trabajo represente la mayor compilación en cuanto a la ecología del churrinche en Sudamérica, mientras que la tijereta sin dudas, constituye en la actualidad la especie de ave migrante austral del Neotrópico más estudiada.

En el capítulo 2 se describe la biometría de ambas especies de aves, a través de la obtención del peso y medias morfométricas, como parte de las metodologías estándares del anillamiento de aves llevadas a cabo (NABC 2003). Ambas no presentaron un dimorfismo morfométrico sexual claramente evidenciable, aunque los machos son más grandes que las hembras y las tijeretas machos presentan una larga cola respecto a las hembras, ni presentaron una relación morfométrica marcada según las clases de edades, lo cual concuerda en su mayoría con lo ya reportado en otras áreas de sus distribuciones (Ellison et al. 2009, Jahn y Tuero 2013, de la Peña 2016, Tuero et al. 2019). Sin embargo, se necesita una mayor cantidad de individuos capturados para describir la biometría de los inmaduros de tijereta y no estar ante la posibilidad de sesgar los resultados obtenidos por estocasticidad. También sería interesante poder presentar más información sobre los pichones de churrinche para determinar si existe dimorfismo sexual, como pudimos evaluar en la tijereta. Como mejor indicador de la condición corporal del churrinche, al correlacionarse con su acúmulo de grasa, se determinó el ICC obtenido a partir de la regresión entre el peso y el largo del culmen.

A su vez, en dicho capítulo, se establecieron los factores que explican la condición corporal del churrinche, a través del ICC obtenido. La condición corporal del churrinche fue explicada negativamente por la presencia de muda simétrica de las plumas de la cola y el mayor desgaste de las plumas del vuelo, lo cual evidentemente presume un gasto energético extra considerable (Merila y Hemborg 2000, Vágási et al. 2011, Pyle et al. 2015, Johnson y Wolfe 2018). A su vez, la condición corporal de este migrante varió con la presencia de un factor antrópico, la ganadería de cría, al menos al comparar uno de los establecimientos con el área protegida. Es necesario comprender los mecanismos por los cuales se afecta a la condición corporal de las especies migrantes, debido a que la ganadería, como hemos desarrollado, puede afectar a diferentes especies de aves de diversas maneras. Para la tijereta no se pudieron evaluar estas explicaciones, dada la baja cantidad de individuos reproductores capturados. Se evidencia entonces la necesidad de obtener mayores tamaños muestrales y realizar estudios futuros sobre estas especies, para confirmar los resultados obtenidos y responder preguntas inconclusas del capítulo 2 de esta tesis.

Las características en relación a la ecología alimentaria de ambas especies se detallan en el capítulo 3, a través de la determinación de la selección de alimento y la descripción del comportamiento de alimentación. La disponibilidad de artrópodos fue variable a lo largo de la temporada reproductiva, entre diferentes temporadas reproductivas y también entre sitios, lo cual puede estar relacionado a aspectos por ejemplo climáticos o biológicos propiamente de las especies de artrópodos, no evaluados en esta tesis. La frecuencia de himenópteros y heterópteros fue diferencial entre ambientes con y sin ganadería actual, demostrando que esta actividad antrópica tiene el potencial de modificar la comunidad de artrópodos, como se ha comprobado en otros sistemas de producción ganadera (Dennis 2003, Wallis De Vries et al. 2007, McMahon et al. 2010), pero comprender los mecanismos por los cuales esto ocurre requiere de futuras investigaciones.

Las presas de ambas especies durante su época reproductiva, principalmente insectos determinados al nivel de orden, coinciden con lo ya reportado previamente (Fitzpatrick 2004, Ellison et al. 2009, de la Peña y Salvador 2010, Jahn y Tuero 2013). Sin embargo, no se encontraron diferencias en la selección de presas en relación a la edad, evaluado en el caso del churrinche, como puede verse en otros insectívoros (Greenberg 1995, Drost et al. 2003, Wiesenborn y Heydon 2007, Durst et al. 2008).

Tampoco hubo diferencias entre sexos en ambas especies, similarmente a lo reportado para otras especies afines (Drost et al. 2003, Wiesenborn y Heydon 2007, Durst et al. 2008). A pesar de esto, a niveles taxonómicos inferiores de presas podría haber diferencias en cuanto a la edad o al sexo de estas aves. En relación a la disponibilidad y el consumo de presas, ambos seleccionaron de manera positiva y consistente himenópteros y coleópteros para su alimentación, siendo precisamente los himenópteros más abundantes en el área protegida, respecto a sitios con ganadería. También la tijereta seleccionó positivamente ortópteros. Esta selección podría estar relacionada al aporte de biomasa y/o nutrientes que proveen los distintos tipos de presas, tampoco evaluados en esta tesis.

En el nombrado capítulo igualmente se describió el comportamiento de forrajeo, realizando observaciones focales con binoculares (Fitzpatrick 1980, Remsen y Robinson 1990). El churrinche no presentó diferencias en su éxito de caza respecto a la edad o el sexo de los individuos, aunque los juveniles, utilizando como percha árboles, parecen cazar más alto que los inmaduros o adultos, utilizando más arbustos. Sin embargo, los individuos de esta especie presentaron mayor éxito de caza cuando emprendieron el comportamiento desde el suelo, respecto a cuando los emprendieron desde un alambre, hierba o árbol. Asimismo el churrinche evidenció más comportamientos de caza exitosos en el área protegida, respecto a uno de los establecimientos privados, sin diferenciarse en su éxito de caza en los ambientes cercanos a la RN35. La tijereta tampoco presentó diferencias en su éxito respecto a la edad o el sexo, aunque los juveniles e inmaduros/adultos machos de tijereta emplearon para cazar más arbustos y las inmaduras/adultas hembras más arbustos o hierbas por igual. Esta especie sólo presentó mayor éxito de caza a alturas mayores a 2 metros, respecto de los comportamientos realizados desde el suelo hasta el metro de altura. Por lo tanto, se evidencian diferentes características de las estrategias de caza que favorecen el éxito de caza del churrinche y la tijereta, como ocurre con otras especies afines que conviven en otros ambientes (Robinson y Holmes 1982, Cueto y Lopez de Casenave 2002, Guaraldo et al. 2018).

En el capítulo 4 se examinó la selección de hábitat de nidificación y su relación de acuerdo a la disponibilidad de alimento de ambos migrantes. Se compararon sitios usados, es decir, sitios de nidificación, con no usados, controles, los cuales se describieron según su disponibilidad de alimento y estructura y composición de la

vegetación, a escalas de micro y macrohábitat (Ralph et al. 1993, SAyDS 2007). La menor escala, dónde se evaluaron características de la localización del nido y de la planta nido o control, demostró ser más importante en la selección del sitio de nidificación de la tijereta. Mientras que la mayor escala, donde se evaluó, en un radio de 25 m, la riqueza de leñosas y densidad y porcentajes de cobertura de los estratos herbáceo, arbustivo y renovales, y arbóreo, fue más importante para el churrinche. Aunque débilmente, la tijereta seleccionó plantas más altas y con troncos más estrechos para localizar sus nidos y el churrinche ambientes con mayor coberturas de árboles. Igualmente, la tijereta seleccionó sitios de nidificación con mayor frecuencia relativa de coleópteros para su alimentación, los cuales constituyeron su segundo orden de presa preferido que no varió entre sitios con y sin ganadería. Por otro lado, a pesar de que las características de hábitat y disponibilidad de alimento evaluadas variaron entre sitios con y sin ganadería, esta actividad antrópica no explicó la selección del sitio de nidificación de las especies en estudio. Probablemente la selección del sitio de nidificación de ambos está modulada por las amplias presiones de selección no estudiadas en esta tesis, como las condiciones climáticas adversas, la presencia de parásitos de cría y depredadores que caracterizan al Espinal del centro de Argentina (Cabrera y Willink 1973, Siegenthaler et al. 2004, Maceda 2005, Duval y Campo 2017, Sosa y Casenave 2017).

Los resultados del último capítulo, por medio de la localización y el monitoreo de nidos (Martin y Geupel 1993, Ralph et al. 1993), mostraron que la reproducción de ambas especies en el centro de Argentina comprende desde principios de noviembre a principios de febrero. Se comprobó que los individuos inmaduros, tanto de churrinche como de tijereta, en su primer año de vida, pueden criar exitosamente y mantienen su pareja durante la misma temporada reproductiva. Los parámetros reproductivos básicos, como el ritmo de puesta consecutivo, el tamaño de puesta, de nidada y la productividad, que fueron de uno a tres para el churrinche y de uno a cuatro para la tijereta, al igual que el parasitismo por Tordo renegrido, en general concuerdan con lo reportado a lo largo de sus amplias distribuciones (Ellison et al. 2009, Jahn y Tuero 2013, de la Peña 2016, Tuero et al. 2019). Sin embargo, el desenvolvimiento reproductivo fue variable en el área de estudio, ya que la fecha de inicio de puesta del churrinche fue más tardía en el área protegida respecto a un establecimiento ganadero y este parámetro de la tijereta fue diferencial entre temporadas reproductivas. Además, ante fechas de puesta más

tempranas el churrinche presentó mayores tamaños de puesta y la tijereta mayores tamaños de nidada y productividad y la supervivencia del nido de ambas especies fue explicada sólo por características del hábitat. Cuando se consideraron sólo dos temporadas reproductivas, el churrinche presentó levemente mayor la supervivencia del nido en el área protegida (artículo de respaldo, Rebollo et al. 2020). Por último, el éxito reproductivo de ambas especies fue relativamente bajo, probablemente debido a las presiones selectivas que caracterizan este ambiente, con presencia de tanto depredadores aéreos como terrestres, como así también fuertes vientos y precipitaciones acumuladas durante su época de cría (Cabrera y Willink 1973, Siegenthaler et al. 2004, Maceda 2005, Duval y Campo 2017, Sosa y Casenave 2017), no evaluados en esta tesis. Asimismo, el churrinche, el cual presentó más bajo el éxito reproductivo, presentó un tercio de sus individuos reproductores identificados según su edad como inmaduros, experimentando su primera reproducción, presumiblemente entonces, modelando este parámetro también la falta de experiencia, lo cual ha sido observado en otros paseriformes (Forslund y Part 1995, Fowler 1995, Martin K 1995, McNamara y Houston 1996).

En relación a la hipótesis general algunos de los aspectos ecológicos evaluados en esta tesis variaron de acuerdo al momento de la temporada reproductiva del churrinche y/o la tijereta. Las características de hábitat, sin embargo, no fueron evaluadas en relación a la fecha. En el caso del churrinche, la condición corporal de las hembras fue aumentando con el transcurso de la temporada reproductiva, mientras que el tamaño de puesta fue disminuyendo. En el caso de la tijereta, el tamaño de nidada y la productividad fueron disminuyendo con el avance de la temporada reproductiva. Igualmente, la disponibilidad de artrópodos para la alimentación de ambos tiránidos, así como su dieta, variaron a lo largo de la temporada, respecto al orden de insectos considerado.

De igual modo, en relación a la hipótesis general planteada, algunos parámetros estudiados de ambas especies variaron respecto a la presencia de uno de los disturbios antrópicos evaluados, aunque de manera débil. En el caso de la presencia de la ruta, sólo fue posible evaluarla en el éxito de caza del churrinche, la cual no mostró afectar al éxito para alimentarse de esta especie. En el caso de la ganadería, en todos los aspectos evaluados en este trabajo, es decir la condición corporal, la alimentación, la selección de hábitat de nidificación y la reproducción de ambas especies, a excepción de la condición

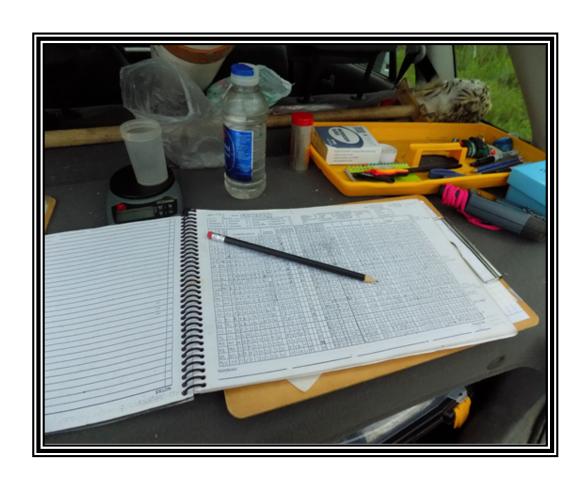
corporal de la tijereta, pudimos evaluar si ésta actividad antrópica afectaba o no en la ecología de ambas especies.

La ganadería, como una de las prácticas humanas más desarrolladas en el centro de Argentina, más precisamente en el caldenal del Espinal (Morris y Ubici 1996, Lerner 2004, Brown et al. 2006, Distel 2016), presentó una incidencia negativa leve sobre algunos de los aspectos ecológicos evaluados en esta tesis, fundamentalmente para una de las especies en estudio, el churrinche. A pesar de que en la mayoría de los casos la ganadería no tuvo incidencia sobre la ecología de las aves migrantes australes estudiadas, el churrinche presentó mejor condición corporal en el área protegida respecto a uno de los establecimientos ganaderos evaluados, mayor éxito de caza en el área protegida, al mismo tiempo que presentó mayor supervivencia del nido en dos de las temporadas reproductivas evaluadas. Además, precisamente el churrinche presentó menor éxito de caza y reproductivo que la tijereta. Sumado a esto, la disponibilidad de alimento, específicamente los himenópteros que constituyeron el tipo de presa más seleccionado por ambos insectívoros, fueron más abundantes en la reserva respecto a áreas ganaderas. Por lo tanto, comprender cómo estos aspectos pueden influir a largo plazo en las características de historia de vida de estas especies, al igual que evaluar qué características de las prácticas ganaderas pueden o no favorecer a la disminución del impacto de las actividades antrópicas sobre las especies silvestres son sumamente necesarias.

Se concluye que ambas especies de aves, durante su época reproductiva, son generalistas de hábitat y alimentación insectívora, a pesar de que manifestaron preferencias leves en cuanto a los requerimientos de hábitats para alimentarse y nidificar. Por otro lado, la disponibilidad de recursos en cuanto a la estructura y composición de la vegetación no parece ser actualmente limitante para ambas en el centro de Argentina, sumado a que parecen preferir utilizar características diferentes, sugiriendo una baja o nula competencia por este aspecto. Sin embargo, ambas prefirieron consumir himenópteros en proporciones similares, los cuales estuvieron menos disponibles en ambientes con presencia de ganadería vacuna, por lo cual ambas especies podrían estar compitiendo por este recurso donde es limitante. Dado que las dos especies también consumen otros artrópodos, sumado a que sus estrategias de caza también mostraron presentar características similares y diferenciales, establecer si existe competencia interespecífica entre el churrinche y la tijereta requiere confirmación.

Esta tesis representa una detallada descripción de la ecología del churrinche y la tijereta en el Espinal del centro de Argentina, demostrando algunas de sus principales limitantes ecológicas, al mismo tiempo que evidencia la necesidad de puesta a prueba de numerosas hipótesis de cara al futuro. A lo largo de cada capítulo, se fueron desglosando factores específicos que necesitan ser evaluados para comprender aún más la ecología de las especies, a diferentes escalas tanto espaciales como temporales. Esto concuerda con la afirmación que realizan numerosos autores en cuanto al desconocimiento general existente sobre las especies de aves sudamericanas y la necesidad de investigaciones futuras al respecto para su conservación (Martin y Finch 1995, Martin 1996a, Cueto et al. 2008, Cueto y Jahn 2008, Faaborg et al. 2010). La ganadería afectó leve pero negativamente a las especies, aunque todavía no están claros los mecanismos por los cuales actúa, al igual que se necesita dilucidar los aspectos de la actividad antrópica que podrían ser regulados para incidir lo menos posible en la dinámica de los ecosistemas de la región y poder sugerir estrategias de manejo sostenibles. Por último, se destaca la importancia de la existencia y el mantenimiento de las áreas protegidas, importantes para asegurar la conservación de las especies y sus ambientes (Geldmann et al. 2013, Gray et al. 2016), tal como la RPPL resultó levemente beneficiosa para el churrinche y la tijereta. Fundamentalmente, teniendo en cuenta la pérdida de biodiversidad a nivel global (Macdougall et al. 2013), incluyendo aves insectívoras y migratorias (Sanderson et al. 2006, Nebel et al. 2010, BirdLife International 2014), junto con las crecientes y variables actividades antrópicas que se suceden en Espinal (Morris y Ubici 1996, Lerner 2004, Brown et al. 2006, Distel 2016), se concluye que esta tesis aporta al conocimiento de la ecología de dos migrantes australes del Neotrópico ampliamente distribuidas, que cumplen su rol en los ecosistemas que habitan.

"Bibliografía"



- ACKER, P., A. BESNARD, J.-Y. MONNAT y E. CAM. 2017. Breeding habitat selection across spatial scales: is grass always greener on the other side? Ecology 98: 2684–2697.
- ADAMS, W.M., R.D.S. SMALL Y J.A. VICKERY. 2014. The impact of land use change on migrant birds in the Sahel. Biodiversity 15: 101–108.
- ALDERETE, C. y P. CAPLLONCH. 2010. Pesos de aves Suboscines de Argentina. Nótulas faunísticas (Segunda serie) 58: 1–5.
- ALERSTAM, T. y G. HÖGSTEDT. 1982. Bird migration and reproduction in relation to habitats for survival and breeding. Ornis Scandinavica 13: 25–37.
- ALVES DA ROSA, C. y A. BAGER. 2012. Seasonality and habitat types affect roadkill of neotropical birds. Journal of Environmental Management 97: 1–5.
- AMBROSINI, R., D. RUBOLINI, P. TROVÒ, G. LIBERINI, M. BANDINI, A. ROMANO, ET AL. 2012. Maintenance of livestock farming may buffer population decline of the Barn Swallow *Hirundo rustica*: Bird Conservation International 22: 411–428.
- AMIEVA, E.O. 1993. El Parque Luro. Fondo Editorial Pampeano, Santa Rosa, Argentina.
- ANDERSSON, N., M. PIHA, K. MELLER, K. VÄLIMÄKI y A. LEHIKOINEN. 2018. Variation in body condition of songbirds during breeding season in relation to sex, migration strategy and weather. Ornis Fennica 95: 70–81.
- AVILÉS, J.M. 2018. Can hosts tolerate avian brood parasites? An appraisal of mechanisms. Behavioral Ecology 29: 509–519.
- BAIRLEIN, F. 1990. Nutrition and Food Selection in Migratory Birds. En: Bird migration (E. Gwinner, ed.), pp. 198–213. Springer-Verlag, Berlin.
- BAIRLEIN, F. y D. SIMONS. 1995. Nutritional adaptations in migrating birds. Israel Journal of Zoology 41: 357–367.
- BAIRLEIN, F. y E. GWINNER. 1994. Nutritional mechanisms and temporal control of migratory energy accumulation in birds. Annual Review of Nutrition 14: 187–215.
- BARTON, K. 2018. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.42.1.
- BATES, D., M. MAECHLER, B. BOLKER y S. WALKER. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. Journal of Statistical Software 67: 1–48.
- BEJA, P., S. SCHINDLER, J. SANTANA, M. PORTO y R. MORGADO. 2013. Predators and livestock reduce bird nest survival in intensive Mediterranean farmland. European Journal of Wildlife Research 60: 249–258.

- BEJARANO, V. Y A.E. JAHN. 2018. Relationship between arrival timing and breeding success of intra-tropical migratory Fork-tailed Flycatchers (*Tyrannus savana*). Journal of Field Ornithology 89: 109–116.
- BELL, S.C. y P. IAN. 2014. Quality of breeding territory mediates the influence of paternal quality on sex ratio bias in a free-living bird population. Behavioral Ecology 25: 352–358.
- BELMONTE, M.L., G., CASAGRANDE, M., DEANNA, R. OLGUÍN PÁEZ, A. FARRELL y F.J. BABINEC. 2017. Estadísticas agroclimáticas de la EEA Anguil 'Ing. Agr. Guillermo Covas'. Período 1973-2016. Ediciones INTA, Anguil.
- BENTON, T.I.M.G., D.M. BRYANT, L. COLE y H.Q.P. CRICK. 2002. Linking agricultural practice to insect and bird populations: a historical study over three decades. Journal of Applied Ecology 39: 673–687.
- BEST, L.B. y F. STAUFFER. 1980. Factors affecting nesting success in riparian bird communities. The Condor 82: 149–158.
- BIRDLIFE INTERNATIONAL [online]. 2014. Migratory birds and flyways. www.birdlife.org/worldwide/programmes/migratory-birds-and-flyways (15 de junio de 2014).
- --- [online]. 2016. Tyrannus savana. The IUCN Red List of Threatened Species 2016. www.birdlife.org (18 de octubre de 2018).
- --- [online]. 2017. *Pyrocephalus rubinus* (amended version of 2016 assessment). *The IUCN Red List of Threatened Species 2017*. <www.birdlife.org> (18 de octubre de 2018).
- BLEM, C.R. y L.B. BLEM. 2006. Variation in mass of female Prothonotary warblers during nesting. Wilson Journal of Ornithology 118: 3–12.
- BLOCK, W.M. y L. A. Brennan. 1993. The habitat concept in ornithology. Theory and applications. Current Ornithology 11: 35–91.
- BOCK, C.E., V.A. SAAB, T.D. RICH y S. DOBKIN, DAVID. 1993. Effects of livestock grazing on neotropical migratory landbirds in western North America. US Dept. of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station: 292–309.
- BOLKER, B.M., M.E. BROOKS, C.J. CLARK, S.W. GEANGE, J.R. POULSEN, M.H.H. STEVENS y J.S. WHITE. 2008. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. Trends in Ecology and Evolution 24: 127–135.
- BONNET, X., R. SHINE y O. LOURDAIS. 2002. Taxonomic chauvinism. Trends in ecology and evolution 17: 1–3.

- BORGMANN, K.L., C.J. CONWAY y M.L. MORRISON. 2013. Breeding phenology of birds: mechanisms underlying seasonal declines in the risk of nest predation. PLoS ONE 8: e65909.
- BOTERO-DELGADILLO, E. 2010. Criterios morfométricos y cualitativos para la determinación de la edad y el sexo en *Mionectes olivaceus* (Tyrannidae). El Hornero 25: 9–16.
- Brown, A., U. Martinez Ortiz, M. Acerbi y J. Corcuera (eds). 2006. La situación ambiental Argentina 2005. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.
- Brown, D.R. y T.W. Sherry. 2006. Food supply controls the body condition of a migrant bird wintering in the tropics. Oecologia 149: 22–32.
- Brown, M.E. 1996. Assesing body condition in birds. Current Ornithology 13: 67–135.
- BRUZZESE, C., T. DIEGO, TUERO y V.R. CUETO. 2018. Fidelidad al sitio reproductivo, al lugar de nidificación y a la pareja en un ave migratoria: la tijereta (*Tyrannus savana*). Universidad de Buenos Aires.
- BUB, H. 1996. Bird trapping and bird banding: A handbook for trapping methods all over the World. Cornell University, Ithaca.
- BURGER, C., E. BELSKII, T. EEVA, T. LAAKSONEN, M. MÄGI, R. MÄND, ET AL. 2012. Climate change, breeding date and nestling diet: How temperature differentially affects seasonal changes in Pied flycatcher diet depending on habitat variation. Journal of Animal Ecology 81: 926–936.
- BURGER, J.C., M.A. PATTEN, J.T. ROTENBERRY y R.A. REDAK. 1999. Foraging ecology of the California gnatcatcher deduced from fecal samples. Oecología 120: 304–310.
- BURKE, D.M. y E. Nol. 1998. Influence of food abundance nest site habitat and forest fragmentation on breeding Ovenbirds. Auk 115: 96–104.
- BURNHAM, K.P. y D.R. ANDERSON. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York.
- BUTLER, J.M. 2009. DNA Extraction from forensic samples using chelex protocol. Cold Spring Harb Protocols 4: 18–21.
- BUTLER, L.K. 2013. The grass is always greener: do monsoon rains matter for molt of the Vermilion flycatcher (*Pyrocephalus rubinus*)? The Auk 130: 297–307.
- CABRERA, A.L. y A. WILLINK. 1973. Biogeografía de América. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Departamento de Asuntos Científicos, Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington.

- CAPLLONCH, P., D. ORTIZ y K. SORIA. 2007. Migraciones de especies de Tyrannidae de la Argentina: Parte 2. Acta Zoológica Lilloana 53: 55–75.
- CAREY, C. (ed). 1996. Avian energetics and nutritional ecology. Chapman & Hall, New York.
- CARMI, O., C.C. WITT, A. JARAMILLO y J.P. DUMBACHER. 2016. Phylogeography of the Vermilion Flycatcher species complex: Multiple speciation events, shifts in migratory behavior, and an apparent extinction of a Galápagos-endemic bird species. Molecular Phylogenetics and Evolution 102: 152–173.
- CHAMBERS, J.M. 1992. Linear models. En: Statistical Models en S (J.M. Chambers y T.J. Hastie, eds.), pp. 95–144. Chapman and Hall/CRC, New York.
- CHESSER, R.T. 1994. Migration in South America: an overview of the austral system. Bird Conservation International 4: 91–107.
- CHMURA, H.E., H.M. KHAROUBA, J. ASHANDER, S.M. EHLMAN, E.B. RIVEST Y L.H. YANG. 2019. The mechanisms of phenology: the patterns and processes of phenological shifts. Ecological Monographs 89: e01337.
- CITTA, J.J. y M.S. LINDBERG. 2007. Nest-site selection of passerines: Effects of geographic scale and public and personal information. Ecology 88: 2034–2046.
- CLARK, R.G., H. PÖYSÄ, P. RUNKO y A. PAASIVAARA. 2014. Spring phenology and timing of breeding in short-distance migrant birds: phenotypic responses and offspring recruitment patterns in common goldeneyes. Journal of Avian Biology 45: 457–465.
- CLOTFELTER, E.D. 1998. What cues do brown-headed cowbirds use to locate redwinged blackbird host nests? Animal Behaviour 55: 1181–1189.
- CLOTFELTER, E.D. y K. YASUKAWA. 1999. Impact of brood parasitism by Brown-Headed Cowbirds on Red-Winged Blackbird reproductive success. The Condor 101: 105–114.
- CLUTTON-BROCK, H.T. 1991. The evolution of parental care. Princeton University Press, New Jersey.
- CODY, M.L. (ed). 1985. Habitat selection in birds. Academic Press, Orlando.
- ---. 1971. Ecological aspects of reproduction. En: Avian Biology (Farner, D.S. y J.R. King, eds.), pp 461–512. Academic Press, New York.
- CONRAD, K.F., M.S. WARREN, R. FOX, M.S. PARSONS y I.P. WOIWOD. 2006. Rapid declines of common, widespread British moths provide evidence of an insect biodiversity crisis. Biological Conservation 132: 279–291.

- COOPER, N.W., M.T. MURPHY, L.J. REDMOND y A.C. DOLAN. 2009. Density-dependent age at first reproduction in the eastern kingbird. Oikos 118: 413–419.
- COOPER, R.J. y R.C. WHITMORE. 1990. Arthropod sampling methods in ornithology. Avian foraging: theory, methodology and applications. Studies in Avian Biology 13: 29–37.
- COOPER, R.J., P.J. MARTINAT y R.C. WHITMORE. 1990. Dietary similarity among insectivorous birds: influence of taxonomic versus ecological categorization of prey. Studies in Avian Biology 13: 104–109.
- CRAMPTON, L.H. y J.S. SEDINGER. 2011. Nest-habitat selection by the Phainopepla: congruence across spatial scales but not habitat types. The Condor 113: 209–222.
- CRAWLEY, M.J. 2015. Statistics: An introduction using R. Imperial College, London.
- CRESSWELL, W. 1997. Nest predation: the relative effects of nest characteristics, clutch size and parental behaviour. Animal Behaviour 53: 93–103.
- CUETO, V.R. 2006. Escalas en ecología: su importancia para el estudio de la selección de hábitat en aves. El Hornero 21: 1–13.
- CUETO, V.R. y A.E. JAHN. 2008. Sobre la necesidad de tener un nombre estandarizado para las aves que migran dentro de América del Sur. El Hornero 23: 1–4.
- CUETO, V.R. y J. LOPEZ DE CASENAVE. 2002. Foraging behavior and microhabitat use of birds inhabiting coastal woodlands in eastcentral Argentina. Wilson Bullitin 114: 342–348.
- CUETO, V.R. y J.L. LÓPEZ DE CASENAVE. 2006. Nuevas miradas sobre las aves migratorias americanas: técnicas, patrones, procesos y mecanismos. El Hornero 21: 61–63.
- CUETO, V.R., J. LOPEZ DE CASENAVE y L. MARONE. 2008. Neotropical austral migrant landbirds: Population trends and habitat use in the central Monte desert, Argentina. The Condor 110: 70–79.
- DARRIGRAN, G., A. VILCHEZ, T. LEGARRALDE y C. DAMBORENA. 2007. Guía para el estudio de macroinvertebrados I Métodos de colecta y técnicas de fijación. Serie Técnica Didáctica: 1–86.
- DAVIES, N.B. 1977. Prey selection and the search strategy of the Spotted Flycatcher (*Musczcapa stzuata*): a field study on optimal foraging. Animal Behaviour 25: 1016–1033.
- DEARBORN, D.C. y L.L. SANCHEZ. 2001. Do Golden-Cheeked Warblers select nest locations on the basis of patch vegetation? The Auk 118: 1052–1057.

- DENNIS, P. 2003. Sensitivity of upland arthropod diversity to livestock grazing, vegetation structure and landform. Journal of Food Agriculture and Environment 1: 301–307.
- DENNIS, P., J. SKARTVEIT, D.I. MCCRACKEN, R.J. PAKEMAN, K. BEATON, A. KUNAVER y D.M. EVANS. 2008. The effects of livestock grazing on foliar arthropods associated with bird diet in upland grasslands of Scotland. Journal of Applied Ecology 45: 279–287.
- DINGLE, H. 2008. Bird migration in the southern hemisphere: A review comparing continents. Emu 108: 341–359.
- DINSMORE, S.J. y J.J. DINSMORE. 2007. Modeling avian nest survival in program MARK. Studies in Avian Biology 34: 73–83.
- DINSMORE, S.J., G.C. WHITE y F.L. KNOPF. 2002. Advanced techniques for modeling avian nest survival. Ecology 83: 3476–3488.
- DISTEL, R.A. 2016. Grazing ecology and the conservation of the Caldenal rangelands, Argentina. Journal of Arid Environments 134: 49–55.
- DROST, C.A., E.H. PAXTON, M.K. SOGGE y M.J. WHITFIELD. 2003. Food habits of the southwestern Willow Flycatcher during the nesting season. Studies in Avian Biology 26: 96–103.
- DUBIEC, A., M. WITEK y M. CICHÓN. 2005. Seasonal decline in leukocyte concentrations and reproductive output in female Great Tits (*Parus major*). The Auk 122: 829–834.
- DUNN, E.H. 2003. Recommendations for fat scoring. North American Bird Bander 28: 58–63.
- DURST, S.L., T.C. THEIMER, E.H. PAXTON y M.K. SOGGE. 2008. Age, habitat, and yearly variation in the diet of a generalist insectivore, the Southwestern Willow Flycatcher. The Condor 110: 514–525.
- DUVAL, V.S. y A.M. CAMPO. 2017. Variaciones microclimáticas en el interior y exterior del bosque de caldén (*Prosopis caldenia*), Argentina. Cuadernos de Geografía: Revista Colombiana de Geografía 26: 37–49.
- DUVAL, V.S., G.M. BENEDETTI y A.M. CAMPO. 2012. Patrón de distribución de la vegetación en la Reserva provincial Parque Luro. Huellas 16: 93–107.
- ECHEVERRY-GALVIS, M.A. Y M. HAU. 2013. Flight performance and feather quality: paying the price of overlapping moult and breeding in a topical highland bird. PLoS ONE 8: e61106.

- ELLEGREN, H. 1993. Speed of migration and migratory flight lengths of passerine birds ringed during autumn migration in Sweden. Ornis Scandinavica 24: 220–228.
- ---. 1996. First gene on the avian W chromosome (CHD) provides a tag for universal sexing of non-ratite birds. Proceedings: Biological Sciences 263: 1635–1641.
- ELLISON, K. 1999. Importance of predation and brood parasitism on nest success in four sparrow species in southern Californian Coastal Sage Scrub. Studies in Avian Biology 18: 191–199.
- ---. 2008. Nest reuse by Vermilion Flycatchers in Texas. The Wilson Journal of Ornithology 120: 339–344.
- ELLISON, K., B.O. WOLF y S.L. JONES [online]. 2009. Vermilion Flycatcher (*Pyrocephalus rubinus*). The Birds of North America Online. http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/484> (18 de octubre de 2018).
- ERRITZOE, J., D. MAZGAJSKI, TOMASZ y Ł. REJT. 2003. Bird casualties on European roads a review. Acta Ornithologica 38: 77–93.
- ESCOLA, F., R. CALCHI y C. HERNÁNDEZ. 2013. Nota sobre la nidificación del Atrapamoscas Tijereta *Tyrannus savana* en el estado Zulia, Venezuela. Revista Venezolana de Ornitología 3: 30–31.
- EVANS, D.M., N. VILLAR, N.A. LITTLEWOOD, R.J.. PAKEMAN, S.A. EVANS, P. DENNIS, ET AL. 2015. The cascading impacts of livestock grazing in upland ecosystems: a 10-year experiment. Ecosphere 6: 1–15.
- EVANS, D.M., S.M. REDPATH, S.A. EVANS, D.A. ELSTON y P. DENNIS. 2005. Livestock grazing affects the egg size of an insectivorous passerine. Biology Letters 1: 322–325.
- EVANS, D.M., S.M. REDPATH, S.A. EVANS, D.A. ELSTON, C.J. GARDNER, DENNIS P. Y PAKEMAN R.J. 2006. Low intensity, mixed livestock grazing improves the breeding abundance of a common insectivorous passerine. Biology Letters 2: 636–638.
- EVERITT, B.S. y T. HOTHORN. 2010. A Handbook of Statistical Analyses Using R. CRC press, New York.
- FAABORG, J., R.T. HOLMES, D. ANDERS, K.L. BILDSTEIN, K.M. DUGGER, S. GAUTHREAUX, ET AL. 2010. Conserving migratory landbirds in the New World: Do we know enough? Ecological Applications 20: 398–418.
- FERNÁNDEZ, O.A. y C.A. BUSSO. 1999. Arid and semi-arid rangelands: two thirds of Argentina. RALA Report 200: 41–60.
- FILLIATER, T.S., R. BREITWISCH y P.M. NEALEN. 1994. Predation on Northern-Cardinal

- nests does choice of nest-site matter. Condor 96: 761–768.
- FIORINI, V.D., M.C. DE MÁRSICO, C.A. URSINO y J.C. REBOREDA. 2019. Obligate brood parasitism on Neotropical birds. En: Behavioral Ecology of Neotropical Birds (J.C. Reboreda, V.D. Fiorini y D.T. Tuero, eds.), pp. 103–131. Springer Nature Switzerland AG, Buenos Aires.
- FITZPATRICK, J.M. 1980. Foraging behavior of neotropical tyrant flycatchers. The Condor 82: 43–57.
- ---. 2004. Family Tyrannidae (Tyrant- flycatchers). En: Handbook of the birds of the world. Volume 9: Cotingas to pipits and wagtails. (J. del Hoyo, A. Elliot y D.A. Christie, eds.), pp. 170–461. Lynx Editions, Barcelona.
- FOLEY, J.A. 2005. Global consequences of land use. Science 309: 570–574.
- FORSLUND, P. y T. PART. 1995. Age and reproduction in birds hypotheses and tests. Tree 10: 374–378.
- FOWLER, G.S. 1995. Stages of age-related reproductive success in birds: simultaneous effects of age, pair-bond duration and reproductive experience. American Zoologist 35: 318–328.
- Fox, J. y S. Weisberg. 2011. An R Companion to Applied Regression. SAGE Publications, Thousand Oaks.
- FRAGA, R.M. 1977. Notas sobre la reproducción del Churrinche (*Pyrocephalus rubinus*). El Hornero 11: 380–383.
- GAINES, D. 2008. Vermilion Flycatcher *Pyrocephalus rubinus*. En: California wildlife habitat relationships system (R. Duke, ed.), p. 324. California Depart. of Fish and Game, California.
- GARDNER, J.L., A. PETERS, M.R. KEARNEY, L. JOSEPH y R. HEINSOHN. 2011. Declining body size: a third universal response to warming? Trends in Ecology and Evolution 26: 285–291.
- GEFFEN, E. y Y. YOM-TOV. 2000. Are incubation and fledging periods longer in the tropics? Journal of Animal Ecology 69: 59–73.
- GELDMANN, J. BARNES M., COAD L., CRAIGIE I.D., HOCKINGS M. Y BURGESS N.D. 2013. Effectiveness of terrestrial protected areas in reducing habitat loss and population declines. Biology Conservation 161: 230–238.
- GIBB, T.J. y C.Y. OSETO. 2006. Arthropod Collection and Identification Field and Laboratory Techniques. Academic press, New York.
- GOGUEN, C.B. y N.E. MATHEWS. 2001. Brown-headed cowbird behavior and

- movements in relation to livestock grazing. Ecological Applications 11: 1533–1544.
- GOLDSHTEIN, A., S. MARKMAN, Y. LESHEM, M. PUCHINSKY y M. CHARTER. 2018. Nest-site interference competition with House Sparrows affects breeding success and parental care in Great Tits. Journal of Ornithology 159: 667–673. Springer Berlin Heidelberg.
- GONZÁLEZ-ROGLICH, M., D. VILLARREAL y M.G. CASTRO. 2012. Evaluación de la efectividad de la Reserva Parque Luro como herramienta de conservación del Caldenal pampeano: cambios en la cobertura vegetal a nivel de paisaje entre 1960 y 2004. Ecología Austral 22: 11–21.
- GONZÁLEZ-ROGLICH, M., J.J. SWENSON, D. VILLARREAL, E.G. JOBBÁGY y R.B. JACKSON. 2015. Woody Plant-Cover Dynamics in Argentine Savannas from the 1880s to 2000s: The Interplay of Encroachment and Agriculture Conversion at Varying Scales. Ecosystems 18: 481–492.
- GOWATY, P.A. 1994. Conservation and coevolutionary implications of brood parasitism by cowbirds. Tree 9: 162–164.
- GRAY, C.L., HILL S.L.L., NEWBOLD T., HUDSON L.N., BÖRGER L., CONTU S., HOSKINS A.J., FERRIER S., PURVIS A. Y SCHARLEMANN J.P.W. 2016. Local biodiversity is higher inside than outside terrestrial protected areas worldwide. Nature Communications volume. 7: 12306.
- GREENBER, R. y P.P. MARRA. 2005. Birds of two worlds: The ecology and evolution of migration. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, London.
- GREENBERG, R. 1995. Insectivorous migratory mirds in Tropical ecosystem: The breeding currency hypothesis. Journal of Avian Biology 26: 260–264.
- GRIESSER, M., M. NYSTRAND, S. EGGERS y J. EKMAN. 2007. Impact of forestry practices on fitness correlates and population productivity in an open-nesting bird species. Conservation Biology 21: 767–774.
- GRIFFITHS, R., M.C. DOUBLE, K. ORR y R.J.G. DAWSON. 1998. DNA test to sex most birds. Molecular Ecology 7: 1071–1075.
- GUARALDO, C., J.F. KELLY y A. MIGUEL. 2018. Independent trophic behavior and breeding success of a resident flycatcher and a coexisting migratory congener. Austral Ecology 44: 126–137.
- GUNDERSON, A.R., M.H. FORSYTH Y J.P. SWADDLE. 2009. Evidence that plumage bacteria influence feather coloration and body condition of Eastern bluebirds *Sialia*

- sialis. Journal of Avian Biology 40: 440-447.
- GUYOT, C., R. ARLETTAZ, P. KORNER y A. JACOT. 2017. Temporal and spatial scales matter: circannual habitat selection by bird communities in vineyards. PLoS ONE 12: 1–28.
- HANSEN, B.D., H.S. FRASER y C.S. JONES. 2019. Livestock grazing effects on riparian bird breeding behaviour in agricultural landscapes. Agriculture, Ecosystems and Environment 270–271: 93–102.
- HARDY, I.C.W. 2002. Sex ratios concepts and researchs methods. Cambridge University press, Cambridge.
- HARRIMAN, V.B., R.G. CLARK, R.D. DAWSON y L.E. BORTOLOTTI. 2017. Seasonal patterns in reproductive success of breeding birds: Experimental tests of the date and quality hypotheses. Ecology and Evolution 7: 2122–2132.
- HARRIS, L.D. y P. KANGAS. 1988. Reconsideration of the habitat concept. Transactions of North American Wildlife and Natural Resources Conference 53.
- HAYES, F.E. 2014. Breeding season and clutch size of birds at Sapucái, departamento Paraguarí, Paraguay. Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Parag. 18: 77–97.
- HILLSTROM, L. 1995. Body mass reduction during reproduction in the Pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*: physiological stress or adaptation for lowered costs of locomotor? Functional Ecology 9: 807–817.
- HOOPER, D.U., E.C. ADAIR, B.J. CARDINALE, J.E.K. BYRNES, B.A. HUNGATE, K.L. MATULICH, ET AL. 2012. A global synthesis reveals biodiversity loss as amajor driver of ecosystem change. Nature 486: 105–108.
- HOSMER, D.W. y S. LEMESHOW. 2000. Applied Logistic Regression. Wiley Series in Probbability and Statistics, New York.
- HOTHORN, T., F. BRETZ y P. WESTFALL. 2008. Simultaneous inference in general parametric models. Biometrical Journal 50: 346–363.
- HUTTO, R.L. 1990. Measuring the availability of food resources. Avian foraging: theory, methodology and applications. Studies in Avian Biology 13: 20–28.
- JAHN, A.E. y D.T. TUERO [online]. 2013. Fork-tailed Flycatcher (*Tyrannus savana*). Neotropical Birds Online. https://neotropical.birds.cornell.edu/Species-Account/nb/species/fotfly/overview (20 de mayo de 2019).
- Jahn, A.E., D.J. Levey, A.M. Mamani, M. Saldias, A. Alcoba, M.J. Ledezma, et al. 2010. Seasonal differences in rainfall, food availability, and the foraging behavior of Tropical Kingbirds in the southern Amazon Basin. Journal of Field Ornithology

- 81: 340-348.
- JAHN, A.E., D.J. LEVEY, V.R. CUETO, J.P. LEDEZMA, D.T. TUERO, J.W. FOX, Y D. MASSON. 2013. Long-distance bird migration within South America revealed by lightlevel geolocators. Auk 130: 223-229.
- Jahn, A.E., D.T. Tuero, A.M. Mamani, V. Bejarano, D.A. Masson y E. Aguilar. 2014. Drivers of clutch-size in Fork-tailed Flycatchers (*Tyrannus savana*) at temperate and tropical latitudes in South America. Emu 114: 337–342.
- JAHN, A.E., J.I. GIRALDO, M. MACPHERSON, D.T. TUERO, J.H. SARASOLA, J. CEREGHETTI, ET AL. 2016. Demographic variation in timing and intensity of feather molt in migratory Fork-tailed Flycatchers (*Tyrannus s. savana*). Journal of Field Ornithology 87: 143–154.
- JAHN, A.E., S.E. DAVIS y A.M.S. ZANKYS. 2002. Patrones en la migración austral de aves entre temporadas y hábitats en el Chaco boliviano, con notas de observaciones y una lista de espécies. Ecología en Bolívia 37: 31–50.
- Jahn, A.E., V. Bejarano, M. Benavides Guzmán, L.M. Brown, I.C. CarvalhoProvinciato, J. Cereghetti, et al. 2017. Molting while breeding? Lessons from new world Tyrannus flycatchers. J. Ornithol 158: 1061–1072.
- JAMES, G., D. WITTEN, T. HASTIE y R. TIBSHIRANI. 2013. An introduction to statistical learning with applications in R. Springer, New York.
- JETZ, W., C.H. SEKERCIOGLU y K. Bo. 2008. The worldwide variation in avian clutch size across species and space. PLos Biology 6: e303.
- JOHNSON, M.D. 2009. Measuring habitat quality: a review. The condor 109: 489–504.
- JOHNSON, E.I. y J.D. WOLFE. 2018. Molt in Neotropical birds. Life history and aging criteria. Studies in Avian Biology Series: 51. CRC press, New York.
- KAISER, A. 1993. A new multi-category classification of subcutaneous fat deposits of songbirds. Journal of Field Ornithology 64: 246–255.
- KITAYSKY, A.S., J.C. WINGFIELD y J.F. PIATT. 1999. Dynamics of food availability, body condition and physiological stress response in breeding Black-legged Kittiwakes. Functional Ecology 13: 577–584.
- KNAPP, M., P. SASKA, J. KNAPPOVÁ, P. VONICKA, P. MORAVEC, A. KURKA y P. ANDEL. 2013. The habitat-specific effects of highway proximity on ground-dwelling arthropods: Implications for biodiversity conservation. Biological Conservation 164: 22–29.
- KOTZE, J., S. VENN, J. NIEMELÄ y J. SPENCE. 2012. Effects of urbanization on the

- ecology and evolution of arthropods. En: Urban ecology: patterns, processes, and applications (J. Niemela, J.H. Breuste, G. Guntenspergen, N.E. McIntyr, T. Elmqvist y J. Philip, eds.), pp. 159–166. OUP Oxford, Oxford.
- Kovács, S., P. Fehérvári, K. Nagy, A. Harnos y T. Csörgó. 2012. Changes in migration phenology and biometrical traits of Reed, Marsh and Sedge Warblers. Central European Journal of Biology 7: 115–125.
- KRUPA, M. 2004. Food of the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* nestlings: Differences related to the age of nestlings and sex of feeding parents. Acta Ornithologica 39: 45–51.
- LAAKE, J.L. 2013. RMark: an R interface for analysis of capture-recapture data with MARK. Alaska Fisheries Science Center, NOAA, National Marine Fisheries Service, Seattle.
- LABOCHA, M.K. y J.P. HAYES. 2012. Morphometric indices of body condition in birds: a review. Journal Ornithology 153: 1–22.
- LACK, D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London.
- LACK, D. 1950. The breeding seasons in the European birds. Ibis 92: 288-316.
- LAMBERTUCCI, S.A., E.L.C. SHEPARD y R.P. WILSON. 2015. Human-wildlife conflicts in a crowded airspace. Science 348: 502–504.
- LANY, N.K., M.P. AYRES, E.E. STANGE, T.S. SILLETT, N.L. RODENHOUSE Y R.T. HOLMES. 2016. Breeding timed to maximize reproductive success for a migratory songbird: the importance of phenological asynchrony. Oikos 125: 656–666.
- LARISON, B., S. LAYMON, P. WILLIAMS y T.B. SMITH. 1998. Song Sparrows vs. cowbird brood parasites: impacts of forest structure and nest-site selection. Condor 100: 93–101.
- LATTA, S.C. Y J. FAABORG. 2002. Demographic and population responses of Cape May Warblers wintering in multiple habitats. Ecology 83: 2502–2515.
- LEITH, H.L. 1974. Phenology and seasonality modeling. Springer, New York
- LERNER, P.D. 2004. El Caldenar: dinámica de poblaciones de caldén y procesos de expansión de leñosas en pastizales. En: Ecología y manejo de los bosques de Argentina (M.F. Arturi, J.L. Frangi y J.F. Goya, eds.), pp. 1–15. Editorial de la Universidad de La Plata, La Plata.
- LIMA, S.L. 2009. Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. Biological Reviews 84: 485–513.
- LISTER, B.C. y A. GARCIA. 2018. Climate-driven declines in arthropod abundance

- restructure a rainforest food web. PNAS 115: e10397-e10406.
- LLOYD, P. Y T.E. MARTIN. 2016. Fledgling survival increases with development time and adult survival across north and south temperate zones. Ibis 158: 135–143.
- Loss, S.R., T. WILL y P.P. MARRA. 2015. Direct mortality of birds from anthropogenic causes. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 46: 99–120.
- LOVETTE, I.J. y R.T. HOLMES. 1995. Foraging behavior of American Redstarts in breeding and wintering habitats: Implications for relative food availability. The Condor 97: 782–791.
- LOWTHER, P.E. [online]. 2011. Shiny Cowbird (Molothrus bonariensis). *Neotropical Birds Online*. https://neotropical.birds.cornell.edu/Species-Account/nb/species/shicow (19 de enero de 2020).
- Luna, J.M. 2005. Técnicas de colecta y preservación de insectos. Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa 37: 385–408.
- MACCHI, L., H.R. GRAU, P. V ZELAYA y S. MARINARO. 2013. Trade-offs between land use intensity and avian biodiversity in the dry Chaco of Argentina: A tale of two gradients. Agriculture, Ecosystems and Environment 174: 11–20.
- MACDOUGALL, A.S., K.S. MCCANN, G. GELLNER y R. TURKINGTON. 2013. Diversity loss with persistent human disturbance increases vulnerability to ecosystem collapse. Nature 494: 86–89.
- MACEDA, J.J. 2005. Reserva provincial Parque Luro. En: Áreas importantes para la conservación de las aves en Argentina. Sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad. (A.S. Di Giacomo, M.V. De Francesco y E.G. Coconier, eds.), pp. 243–244. Aves Argentinas / Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires.
- MACEDA, J.J., M.I. MERO, H. RIESCO y M. DOLSAN. 2001. Lista de las aves de la reserva Parque Luro, La Pampa. Revista de la Facultad de Agronomía Universidad Nacional de La Pampa 12: 47–59.
- MACHADO-FILHO, R.N., G.M. BALSAMÃO y M.Â. MARINI. 2010. Seasonal differences in immune profiles and body conditions of migratory and permanent resident Neotropical flycatchers. The Condor 112: 579–590.
- MAJER, J.D., H.F. RECHER, W.S. PERRIMAN y N. ACHUTHAN. 1988. Spatial variation of invertebrate abundance within the canopies of two Australian eucalypt forests. Studies in Avian Biology 13: 65–72.
- MANHÃES, M.A., A. LOURES-RIBEIRO y M.M. DIAS. 2010. Diet of understorey birds in two Atlantic Forest areas of southeast Brazil. Journal of Natural History 44: 469–

- 489.
- MANLY, B.F.J., L.L. McDonald, D.L. Thomas, T.L. McDonald y Erickson W.P. 2004. Resource selection by animals. Statistical design and analysis for field studies. Kluwer Academic Publishers, New York, Boston, Dordrecht, London, Moscow.
- MARINI, M.Â., Y. LOBO, L.E. LOPES, L.F. FRANÇA y L. V. PAIVA. 2009. Breeding biology of *Tyrannus savana* (Aves, Tyrannidae) in cerrado of Central Brazil. Biota Neotropica 9: 55–63.
- MARK, M.M. y D.R. RUBENSTEIN. 2013. Physiological costs and carry-over effects of avian interspecific brood parasitism influence reproductive tradeoffs. Hormones and Behavior 63: 717–722.
- MARTIN, K. 1995. Patterns and mechanisms for age-dependent reproduction and survival in birds. American Zoologist 35: 340–348.
- MARTIN, T.E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics 18: 453–487.
- ---. 1988. Processes organizing open-nesing bird assemblages: competition or nest predation? Evolutionary Ecology 2: 37–50.
- ---. 1993. Nest predation and nest sites: new perspectives on old patterns. BioScience 43: 523-532.
- ---. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. Ecological Monographs 65: 101–127.
- ---. 1996a. Fitness costs of resource overlap among coexisting bird species. Nature 380: 338–340.
- ---. 1996b. Life history evolution in tropical and South temperate birds: What do we really know? Journal of Avian Biology 27: 263–272.
- ---. 2004. Avian life-history evolution has an eminent past: does it have a bright future? The Auk 121: 289–301.
- ---. 2015. Age-related mortality explains life history strategies of tropical and temperate songbirds. Science 349: 966–969.
- MARTIN, T.E. y D.M. FINCH. 1995. Ecology and management of Neotropical migratory birds: A synthesis and review of critical issues. Oxford, New York.
- MARTIN, T.E. y G.R. GEUPEL. 1993. Nest-monitoring plots: methods for locating nests and monitoring success. J. Field Ornithol 64: 507–519.
- MARTIN, T.E., P. MARTIN, C. OLSON, B.J. HEIDINGER y J.J. FONTAINE. 2000. Parental

- care and clutch sizes in North and South American birds. Science 1482: 1482–1485.
- MARTIN, T.E., T. RICCARDO y J.C. OTEYZA. 2018. Adaptive influence of extrinsic and intrinsic factors on variation of incubation periods among tropical and temperate passerines. The Auk 135: 110-113.
- MARTIN, T.G. y H.P. POSSINGHAM. 2005. Predicting the impact of livestock grazing on birds using foraging height data. Journal of Applied Ecology: 400–408.
- DE MÁRSICO, M.C. y J.C. REBOREDA. 2014. High frequency but low impact of brood parasitism by the specialist Screaming Cowbird on its primary host, the Baywing. Emu 114: 309–316.
- MASON, P. 1985. The nesting biology of some passerines of Buenos Aires, Argentina. Neotropical Ornithology 36: 954–972.
- MASTRANGELO, M.E. y M.C. GAVIN. 2012. Trade-offs between cattle production and bird conservation in an agricultural frontier of the Gran Chaco of Argentina. Conservation Biology 26: 1040–1051.
- MATYJASIAK, P., BONIECKIB P., FUSZARAA M., OKOŁOWSKIC M. Y OLEJNICZAK I. 2018. Feather holes and flight performance in the Barn swallow *Hirundo rustica*. Animal Cells and Systems 22: 124–131.
- MCACALPINE, C.A., A. ETTER, P.M. FEARNSIDE, L. SEABROOK y W.F. LAURANCE. 2009. Increasing world consumption of beef as a driver of regional and global change: A call for policy action based on evidence from Queensland (Australia), Colombia and Brazil. Global Environmental Change 19: 21–33.
- McCullagh, P. y J.A. Nelder. 1989. Generalized Linear Models, 2nd edition. Chapman and Hall, London.
- MCGARIGAL, K., H. YI, K.A. ZELLER, B.C. TIMM y S.A. CUSHMAN. 2016. Multi-scale habitat selection modeling: a review and outlook. Landscape Ecol 31: 1161–1175.
- McMahon, B.J., A. Helden, A. Anderson, H. Sheridan, A. Kinsella y G. Purvis. 2010. Interactions between livestock systems and biodiversity in South-East Ireland. Agriculture, Ecosystems and Environment 139: 232–238.
- MCNAMARA, J.M. y A.I. HOUSTON. 1996. State dependent life histories. Nature 380: 215–221.
- MERILA, J. y C. HEMBORG. 2000. Fitness and feather wear in the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. Journal of Avian Biology 31: 504–510.
- MERILA, J. y D.A. WIGGINS. 1997. Mass loss in breeding blue tits: the role of energetic

- stress. Journal of Animal Ecology 66: 452–460.
- MEZQUIDA, E.T. 2002. Nidificación de ocho especies de Tyrannidae en la Reserva de Ñacuñán, Mendoza, Argentina. El Hornero 17: 31–40.
- ---. 2004. Nest site selection and nesting success of five species of passerines in a South American open *Prosopis* woodland. Journal of Ornithology 145: 16–22.
- MEZQUIDA, E.T. y L. MARONE. 2001. Factors affecting nesting success of a bird assembly in the Central Monte Desert, Argentina. Journal of Avian Biology 32: 287–296.
- MILENKAYA, O., D.H. CATLIN, S. LEGGE y J.R. WALTERS. 2015. Body condition indices predict reproductive success but not survival in a sedentary, tropical bird. PLoS ONE 10: e0136582.
- MILENKAYA, O., N. WEINSTEIN, S. LEGGE y J.R. WALTERS. 2013. Variation in body condition indices of crimson finches by sex, breeding stage, age, time of day, and year. Conservation Physiology 1: 1–14.
- MITCHELL, G.W., N.T. WHEELWRIGHT, C.G. GUGLIELMO Y D.R. NORRIS. 2012. Short-and long-term costs of reproduction in a migratory songbird. Ibis 154: 325–337.
- MITRUS, C., J. MITRUS y M. SIKORA. 2010. Changes in nestling diet composition of the red-breasted flycatcher *Ficedula parva* in relation to chick age and parental sex. Animal Biology 60: 319–328.
- MIZEL, J.D., J.H. SCHMIDT, C.L. MCINTYRE Y M.S. LINDBERG. 2017. Subarctic-breeding passerines exhibit phenological resilience to extreme spring conditions. Ecosphere 8: e01680.
- MOLLER, A.P. y F. DE LOPE. 1999. Senescence in a short-lived migratory bird: age, dependent morphology, migration, reproduction and parasitism. Journal of Animal Ecology 68: 163–171.
- MOLLER, A.P., J. BROHEDE, J.J. CUERVO, F. DE LOPE y C. PRIMMERB. 2003. Extrapair paternity in relation to sexual ornamentation, arrival date, and condition in a migratory bird. Behavioral Ecology 14: 707–712.
- MOORCROFT, D., M.J. WHITTINGHAM, R.B. BRADBURY y J.D. WILSON. 2002. The selection of stubble fields by wintering granivorous birds reflects vegetation cover and food abundance. Journal of Applied Ecology 39: 535–547.
- MOORE, F.R. 2000. Stopover ecology of nearctic-neotropical landbird migrants: habitat relations and conservation implications. Studies in Avian Biology 112: 1-133.
- MORENO, J. 1989. Strategies of mass change in breeding birds. Biological Journal of the

- Linnean Society 37: 297–310.
- MORRIS, A. y S. UBICI. 1996. Range management and production on the fringe: the Caldenal, Argentina. Journal of Rural Studies 12: 413–425.
- MORRISON, C.A., J.A. ALVES, T.G. GUNNARSSON, B. ÞÓRISSON Y J.A. GILL. 2019. Why do earlier-arriving migratory birds have better breeding success? Ecology and Evolution 9: 8856–8864.
- MULVIHILL, R.S., R.C. LEBERMAN y A.J. LEPPOLD. 2004. Relationships among body mass, fat, wing length, age and sex for 170 species of birds banded at Powdermill Nature Reserve. Eastern Bird Banding Assosiation, Rector.
- MURPHY, M.T. 1983. Nest success and nesting habits of Eastern Kingbirds and other Flycatchers. The Condor 85: 208–219.
- MURPHY, M.T., C.L. CUMMINGS y M.S. PALMER. 1997. Comparative analysis of habitat selection, nest site and nest success by Cedar Waxwings (*Bombycilla cedrorum*) and Eastern Kingbirds (*Tyrannus tyrannus*). The American Midland Naturalist 138: 344–356.
- NABC. 2003. Manual para anillar Paseriformes y cuasi- Paseriformes del anillador de Norteamérica. North American Banding Council, Point Reyes Station.
- NEBEL, S., A. MILLS, J.D. MCCRACKEN y P.D. TAYLOR. 2010. Declines of aerial insectivores in North America follow a geographic gradient. Avian Conservation & Ecology 5: 1.
- NEWTON, I. 1998. Population limitation in birds. Academic Press, San Diego.
- ---. 2007. The migration ecology of birds. Academic press, Elsevier, London.
- ODUM, E.P. y G.W. BARRETT. 2005. Fundamentals of ecology, 5th edition. Thomson Brooks/Cole, Belmont.
- ORIANS, G.H. y J.F. WITTENBERGER. 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection. The American Naturalist 137: S29–S49.
- ORTEGA, C.P. 1998. Cowbirds and other brood parasites. University of Arizona Press, Tucson.
- OWEN, J.C.. 2011. Collecting, processing, and storing avian blood: a review. Journal of Field Ornithology 82: 339–354.
- OYARZABAL, M., J. CLAVIJO, L. OAKLEY, F. BIGANZOLI, P. TOGNETTI, I. BARBERIS, ET AL. 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. Ecología Austral: 40–63.
- PATTEN, M.A., E.S. SHOCHAT, D.L. REINKING y D.H. WOLFE. 2006. Habitat edge, land management, and rates of brood parasitism in tallgrass prairie. Ecological

- Applications 16: 687–695.
- PEASE, C.M. y J.A. GRZYBOWSKI. 1995. Assessing the consequences of brood parasitism and nest predation on seasonal fecundity in passerine birds. The Auk 112: 343–363.
- PEIG, J. y A.J. GREEN. 2010. The paradigm of body condition: a critical reappraisal of current methods based on mass and length. Functional Ecology 24: 1323–1332.
- PEIG, J., A.J. GREEN y C. AME. 2009. New perspectives for estimating body condition from mass / length data: the scaled mass index as an alternative method. Oikos 118: 1883–1891.
- DE LA PEÑA, M.R. 2006. Observaciones de campo en la forma de capturar el alimento por algunas aves. Revista Fave Ciencias Veterinarias, 5: 25–35.
- ---. 2013. Nidos y reproducción de las aves argentinas. Ediciones Biológica. Serie Naturaleza, Conservación y Sociedad N° 8., Santa Fe.
- ---. 2016. Aves argentinas: descripción, comportamiento, reproducción y distribución. Comunicaciones del Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino" (Nueva Serie) 21: 1–633.
- DE LA PEÑA, M.R. Y S.A. SALVADOR. 2010. Manual de alimentación de las aves argentinas. Universidad Nacional del Litoral, Santa Fé.
- PEREIRA, P. y M.Â. MARINI. 2015. An intratropical migratory passerine can quickly improve its physiological condition during post migration, reproduction and departure phases on the breeding site in the Cerrado. Revista Brasileira de Ornitologia 23: 428–436.
- PHELPS, L.N. y J.O. KAPLAN. 2017. Land use for animal production in global change studies: Defining and characterizing a framework. Global Change Biology 23: 4457–4471.
- PRIOR, G.L., D.M. EVANS, S. REDPATH y S.J. THIRGOOD. 2011. Birds bias offspring sex ratio in response to livestock grazing. Biology Letters 7: 958–960.
- PUCHETA, F. y D.T. TUERO. 2015. ¿Existen beneficios directos para las hembras de *Tyrannus savana* al aparearse con machos de colas más largas? Universidad de Buenos Aires.
- PYLE, P. 1997. Identification Guide to North American Birds, Part I: Columbidae to Ploceidae. Slate Creek Press, Point Reyes Station.
- ---. 1998. Eccentric first-year molt patterns in certain tyrannid flycatchers. Western Birds 29: 39–45.

- PYLE, P., A. ENGILIS y D.A. KELT. 2015. Manual para estimar edad y sexo en aves del Parque Nacional Bosque Fray Jorge y Chile central, con notas sobre rangos de distribución y estación reproductiva. Occasional Papers of The Museum of Natural Science, Louisiana State University, Baton Rouge.
- R CORE TEAM. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- RALPH, C.J., G.R. GEUPEL, P. PYLE, T.E. MARTIN y D.F. DESANTE. 1993. Handbook of field methods for monitoring landbirds. Pacific Southwest Research Station, Albany.
- RALPH, C.P., S.E. NAGATA y C.J. RALPH. 1985. Analysis of droppings to describe diets of small birds. Journal of Field Ornithology 56: 165–174.
- RAMOS, J.A., E. SOLÁ, L.R. MONTEIRO y N. RATCLIFFE. 1998. Prey delivered to Roseate Tern chicks in the Azores. Journal of Field Ornithology 69: 419–429.
- REBOREDA, J.C., M.E. MERMOZ, V. MASSONI, A.A. ASTIÉ y F.L. RABUFFETTI. 2003. Impacto del parasitismo de cría del Tordo renegrido (*Molothrus bonariensis*) sobre el éxito reproductivo de sus hospedadores. El Hornero 18: 77–88.
- RECHER, H.F. 1988. Specialist or generalist: avian response to spatial and temporal changes in resources. Studies in Avian Biology 13: 333–336.
- REDFERN, C.P.F. y J.A. CLARK. 2001. Ringers' Manual. British Trust for Ornithology, Thetford, Norfolk.
- REIJNEN, R., R. FOPPEN y G. VEENBAAS. 1997. Disturbance by traffic of breeding bird: evaluation of the effect and considerations in planning and managing road corridors. Biodiversity and Conservation 6: 567–581.
- REMSEN, J. y S. ROBINSON. 1990. A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats. Studies in Avian Biology 13: 144–160.
- RICKLEFS, E.R. 1977. On the evolution of reproductive strategies in birds: Reproductive effort. American Naturalist 111: 453–478.
- RÍOS-CHELÉN, A.A., J.A. GRAVES, R. TORRES, M. SERRANO-PINTO, L. D'ALBA Y C. M. GARCÍA. 2008. Intra-specific brood parasitism revealed by DNA micro-satellite analyses in a sub-oscine bird, the Vermilion flycatcher. Revista Chilena de Historia Natural 81: 21–31.
- RIOUX PAQUETTE, S., F. PELLETIER, D. GARANT y M. BELISLE. 2014. Severe recent decrease of adult body mass in a declining insectivorous bird population. Proceedings of the Royal Society Biological Sciences 281: 20140649.

- ROBERTO, M.B., D. V PEL, S.C. BUNTING, D. MIRTA y O.R. EL. 1997. Effect of fire on woody species in central semi-arid Argentina. Journal of Ari 35: 87–94.
- ROBINSON, S.K. y R.T. HOLMES. 1982. Foraging behavior of forest birds: The relationships among search tactics, diet, and habitat structure. Ecology 63: 1918–1931.
- ROBINSON, T.P., T. P.K., G. FRANCESCHINI, R.L. KRUSKA, F. CHIOZZA, A. NOTENBAERT, ET AL. 2011. Global livestock production systems. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) and International Livestock Research Institute (ILRI), Roma.
- RODEWALD, A.D. y D.P. SHUSTACK. 2008. Urban flight: Understanding individual and population-level responses of Nearctic-Neotropical migratory birds to urbanization. Journal of Animal Ecology 77: 83–91.
- ROSENBERG, K. V. y R.J. COOPER. 1990. Approaches to avian diet analysis. Studies in Avian Biology 13: 80–90.
- ROSIŃSKA, K. 2007. Biometrics and morphology variation within sex-age groups of Robins (*Erithacus rubecula*) migrating through the Polish Baltic Coast. The Ring 29: 91–106.
- ROTHSTEIN, S.I. y S.K. ROBINSON (eds). 1998. The evolution and ecology of avian brood parasitism. Oxford University Press, New York.
- RUSSELL, E.M., Y. YOM-TOV y E. GEFFEN. 2004. Extended parental care and delayed dispersal: Northern, tropical, and southern passerines compared. Behavioral Ecology 15: 831–838.
- SACKMANN, P. y J.C. REBOREDA. 2003. A Comparative study of Shiny Cowbird parasitism of two large hosts, the Chalk-Browed Mockingbird and the Rufous-Bellied Thrush. The Condor 105: 728–736.
- SAINO, N., M. ROMANO, M. CAPRIOLI, R. LARDELLI, P. MICHELONI, C. SCANDOLARA, ET AL. 2013. Molt, feather growth rate and body condition of male and female Barn Swallows. Journal of Ornithology 154: 537–547.
- SALVADOR, S.A. 2013. Biología de la tijereta (*Tyrannus savana*) en el Departamento General San Martín, Córdoba, Argetina. Historia Natural (Tercera Serie) 3: 47–59.
- SANDERSON, F.J., P.F. DONALD, D.J. PAIN, I.J. BURFIELD y F.P.J. VAN BOMMEL. 2006. Long-term population declines in Afro-Palearctic migrant birds. Biological Conservation 131: 93–105.
- SARASOLA, J.H., L.A. BRAGAGNOLO y R.A. SOSA. 2005. Changes in woody plant

- structure in fire-disturbed Caldén Forest of the Parque Luro Reserve, Argentina. Natural Areas Journal 25: 374–380.
- SAYDS (SECRETARÍA DE AMBIENTE Y DESARROLLO SUSTENTABLE DE LA NACIÓN) (ed). 2007. Primer inventario nacional de bosques nativos, Informe regional espinal, Segunda etapa. Buenos Aires.
- SCHIELZETH, H. 2010. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. Methods in Ecology and Evolution 1: 103–113.
- SCHMIEGELOW, F.K.A. y M. MONKKONEN. 2002. Habitat loss and fragmentation in dynamic landscapes: avian perspectives from the boreal forest. Ecological Applications 12: 375–389.
- SCHUSTER, R., J.R. BENNETT, S. WILSON, A.D. RODEWALD, P. ARCESE, D. FINK y T. AUER. 2019. Long-distance migratory birds threatened by multiple independent risks from global change over their full annual cycle. Nature Communications 10: 1754.
- SCHWILCH, R., A. GRATTAROLA, F. SPINA y L. JENNI. 2002. Protein loss during long-distance migratory flight in passerine birds: adaptation and constraint. The Journal of experimental biology 205: 687–695.
- SHERRY, T.W. 1988. When are birds dietarily specialized? Distinguishing ecological from evolutionary approaches. Studies in Avian Biology 13: 337–352.
- SIEGENTHALER, G., S. TIRANTI y E. FIORUCCI. 2004. Relevamientos de vertebrados de la provincia de La Pampa. Santa Rosa.
- SMITH, J.N.M., T.L. COOK, S.I. ROTHSTEIN, S.K. ROBINSON y S.G. SEALY (eds). 2000. Ecology and management of Cowbirds and their hosts. University of Texas Press, Austin.
- SOLER, M. (ed). 2017. Avian brood parasitism: behaviour, ecology, evolution and coevolution. Springer Nature, Cham.
- Sosa, R.A. y J.L. DE CASENAVE. 2017. Edge effect on bird nest predation in the fragmented caldén (*Prosopis caldenia*) forest of central Argentina: an experimental analysis. Ecological Research 32: 129–134.
- STAMPS, J. 1988. Conspecific attraction and aggregation in territorial species. The American Naturalist 131: 329–347.
- STAUFFER, R.C. 1957. Haeckel, Darwin, and ecology. The Quarterly Review of Biology 32: 138–144.
- STEWART, R.L.M., C.M. FRANCIS y C. MASSEY. 2002. Age-related differential timing of

- spring migration within sexes in passerines. The Wilson Bulletin 114: 264–271.
- STRAUSBERGER, B.M. 1998. Evident nest-searching behavior of female Brown-headed Cowbirds while attended by males. Wilson Bullitin 110: 133–136.
- STREBY, H.M., G.R. KRAMER, S.M. PETERSON, J.A. LEHMAN, D.A. BUEHLER y D.E. ANDERSEN. 2015. Tornadic storm avoidance behavior in breeding songbirds. Current Biology 25: 98–102. Elsevier Ltd.
- STUDDS, C.E. y P.P. MARRA. 2011. Rainfall-induced changes in food availability modify the spring departure programme of a migratory bird. Proceedings of the Royal Society Biological Sciences 278: 3437–3443.
- SUMMERS, P.D., G.M. CUNNINGTON y L. FAHRIG. 2011. Are the negative effects of roads on breeding birds caused by traffic noise? Journal of Animal Ecology 48: 1527–1534.
- SVENSSON, E. 1997. Natural selection on avian breeding time: causality, fecundity-dependen, and fecundity-independent selection. Evolution 51: 1276–1283.
- TEUL, M., V.D. PIASKOWSKI y K.M. WILLIAMS. 2007. The breeding biology of the Fork-tailed Flycatcher (*Tyrannus savana*) in lowland pine savanna habitats in Belize. Ornitología Neotropical 18: 47–59.
- THOMSON, R.L., G. TOMÁS, J.T. FORSMAN, J. BROGGI y M. MÖNKKÖNEN. 2010. Predator proximity as a stressor in breeding flycatchers: Mass loss, stress protein induction, and elevated provisioning. Ecology 91: 1832–1840.
- TITLEY, M.A., J.L. SNADDON y E.C. TURNER. 2017. Scientific research on animal biodiversity is systematically biased towards vertebrates and temperate regions. PLoS ONE 12: e0189577.
- TUERO, D.T., A.E. JAHN Y M. MACPHERSON. 2019. Bird migration in South America: The Fork-tailed Flycatcher (*Tyrannus savana*) as a case study. En: Behavioral ecology of Neotropical birds. (Reboreda, J.C., V.D. Fiorini y D.T. Tuero, eds.), pp. 133–154. Springer, Cham.
- TVARDIKOVA, K. y J. SYKOROVA [online]. 2011. Guide for identification of food items in droppings and regurgitated samples of birds. https://tvardikova.weebly.com/uploads/3/8/5/6/3856833/identification_guide.pdf (29 de octubre de 2019).
- VÁGÁSI, A.C.I., P.L. PAP, J. TÖKÖLYI, E. SZÉKELY Y Z. BARTA. 2011. Correlates of variation in flight feather quality in the Great Tit *Parus major*. Ardea 99: 53–60.
- VAN BUSKIRK, J., R.S. MULVIHILL y R.C. LEBERMAN. 2010. Declining body sizes in

- North American birds associated with climate change. Oikos 119: 1047–1055.
- VAN DIJK, J.G.B., R.A.M. FOUCHIER, M. KLAASSEN Y K.D. MATSON. 2016. Minor differences in body condition and immune status between avian influenza virus-infected and noninfected mallards: a sign of coevolution? Ecology and Evolution 5: 436–449.
- VERDOLIN, J.L. 2006. Meta-analysis of foraging and predation risk trade-offs in terrestrial systems. Behavioral Ecology and Sociobiology 60: 457–464.
- VERHULST, S. Y J.A. NILSSON. 2008. The timing of birds' breeding seasons: A review of experiments that manipulated timing of breeding. Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences 363: 399–410.
- VERHULST, S., J.H. VANBALEN y J.M. TINBERGEN. 1995. Seasonal decline in reproductive success of the Great Tit: Variation in time or quality? Ecology 76: 2392–2403.
- VERHULST S. Y J.M. TINBERGEN. 1991. Experimental-evidence for a causal relationship between timing and success of reproduction in the great tit *Parus m. major*. Journal of Animal Ecology 60: 269–282.
- VITOUSEK, P.M., H.A. MOONEY, J. LUBCHENCO y J.M. MELILLO. 1997. Human domination of earth's ecosystems. Science 277: 494–499.
- Wallis De Vries, M.F., A.E. Parkinson, J.P. Dulphy, M. Sayer y E. Diana. 2007. Effects of livestock breed and grazing intensity on biodiversity and production in grazing systems. Effects on animal diversity. Grass and Forage Science 62: 185–197.
- WARD, M.P. y S. SCHLOSSBERG. 2004. Conspecific attraction and the conservation of territorial songbirds. Conservation Biology 18: 519–525.
- WARTON, D.I., R.A. DUURSMA, D.S. FALSTER y S. TASKINEN. 2012. smatr 3 an R package for estimation and inference about allometric lines. Methods in Ecology and Evolution 3: 257–259.
- WIESENBORN, W.D. y S.L. HEYDON. 2007. Diets of breeding southwestern Willow Flycatchers in different habitats. The Wilson Journal of Ornithology 119: 547–557.
- WILCOVE, D.S. y M. WIKELSKI. 2008. Going, going, gone: Is animal migration. PLos Biology 6: 1361–1364.
- WILLIAMS, G.C. 1966. Natural Selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. The American Naturalist 100: 687–690.
- WINKLER, W. y P.E. ALLEN. 1995. Effects of handicapping on female condition and

- reproduction in Tree Swallows (Tachycineta bicolor). The Auk 112: 737–747.
- WOODREY, M.S. y C.R. CHANDLER. 1997. Age-related timing of migration: geographic and interspecific patterns. The Wilson Bullitin 109: 52–67.
- WUNDERLE, J.M. 1991. Age-specific foraging proficiency in birds. Current Ornithology 8: 273–324.
- YOM-TOV, Y., M.I. CHRISTIE y G.J. IGLESIAS. 1994. Clutch size in passerines of southern South America. The Condor 96: 170–177.
- ZERMOGLIO, P.F., A.S. DI GIACOMO, A.G. DI GIACOMO y M.K. CASTELO. 2016. Arthropod prey availability and breeding of the threatened strange Tailed tyrant (*Alectrurus risora*). Ornitologia Neotropical 27: 259–266.
- ZURELL, D., C.H. GRAHAM, L. GALLIEN, W. THUILLER y N.E. ZIMMERMANN. 2018. Long-distance migratory birds threatened by multiple independent risks from global change. Nature Climate Change 8: 992–996. Springer US.
- ZURIA, I. y G. RENDÓN-HERNÁNDEZ. 2010. Notes on the breeding biology of common resident birds in an urbanized area of Hidalgo, Mexico. HUITZIL 11: 35–41.
- ZUUR, A.F., E.N. IENO, N.J. WALKER, A.A. SAVELIEV y G.M. SMITH. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer, New York.

ANEXO 1

"Artículo de respaldo"

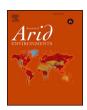


FISEVIER

Contents lists available at ScienceDirect

Journal of Arid Environments

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jaridenv



Nest-site selection and breeding success of two neotropical austral migrant birds in a semiarid forest: A comparison of sites with and without livestock



María Emilia Rebollo^{a,b,*}, Alex E. Jahn^c, Joaquín Cereghetti, Sebastián Andres Pereyra Fernandez^d, José Hernán Sarasola^{a,b}

- ^a Centro para el Estudio y Conservación de las Aves Rapaces en Argentina (CECARA), Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de La Pampa, Avda. Uruguay 151, Santa Rosa, 6300, Argentina
- b Instituto de Ciencias de la Tierra y Ambientales de La Pampa (INCITAP), Universidad Nacional de La Pampa–CONICET, Mendoza 109, Santa Rosa, 6300, Argentina
- ^c Environmental Resilience Institute, Indiana University, 717 E 8th Street Bloomington, Indiana, 47408, USA
- d Dirección de Recursos Naturales, Gobierno de la provincia de La Pampa, Sarmiento 161, Santa Rosa, 6300, Argentina

ARTICLE INFO

Keywords: Cattle ranching Espinal Fork-tailed Flycatcher Macrohabitat Microhabitat Vermilion Flycatcher

ABSTRACT

Understanding the mechanisms underpinning nest-site selection offers novel insights about selective forces shaping the breeding ecology of birds, and provides vital information for conservation planning. We evaluated and compared nest-site selection and breeding success of Vermilion Flycatchers (VEFL) and Fork-tailed Flycatchers (FTFL) in areas with and without livestock in the Espinal biome of La Pampa Province, Argentina. VEFL selected nest sites with greater tree cover, whereas FTFL nested in taller trees with narrower trunks. We found a weak positive effect of nest height, diameter of nest-support branches and the absence of livestock on VEFL nest survival, and a weak positive effect of nest orientation on FTFL nest survival. However, although some habitat characteristics varied between the two areas, nest site characteristics of both species in areas with and without livestock did not differ significantly. The nest survival was 12.7% for VEFL and 28.7% for FTFL, and did not differ significantly between these two flycatchers. The breeding ecology of these birds has likely been molded by a broad suite of selective pressures, such as severe weather, brood parasites and predators that characterize habitats in central Argentina.

1. Introduction

Nest-site selection can play a central role in determining the breeding success of birds (Martin, 1995). For instance, nest-site selection may affect predation risk (Martin, 1993, 1995; Sosa and López de Casenave, 2017), risk of brood parasitism (Larison et al., 1998), food availability and exploitation (Martin, 1995), competition (Martin, 1988), and conspecific attraction (Ward and Schlossberg, 2004). When deciding where to nest, birds select habitat features at different spatial scales. Therefore, understanding the features being selected, as well as the spatial scale at which birds are evaluating different features, can provide insight into the behavioral and ecological mechanisms underlying nest-site selection (Orians and Wittenberger, 1991; Crampton and Sedinger, 2011). For example, at the microhabitat level, the type of nest-support branches or selection of plant species can influence nest success (e.g., reducing the risk of predation or brood parasitism),

whereas nest-site selection at larger spatial scales may focus on reducing competition for nest sites or increasing access to food, with multiple factors operating at multiple scales (Martin, 1988, 1995; Crampton and Sedinger, 2011). Studying nest-site selection at different spatial scales, therefore, can provide new insights about different selective forces shaping the breeding ecology of birds, and provide information about the scale at which conservation planning should be implemented for breeding birds of concern or birds that occupy endangered habitats (Orians and Wittenberger, 1991; Martin and Finch, 1995).

In Argentina, various habitats such as Espinal biome at the center of the country, are currently under substantial pressure from human activities. Approximately 37% of the Espinal's habitat has been impacted by anthropogenic activities, making it the third most altered habitat type in the country (Brown et al., 2006). Human activities in the region include deforestation and rapidly expanding agriculture, as well as improper use of agrochemicals, alteration of fire regimes, introduction

^{*} Corresponding author. Centro para el Estudio y Conservación de las Aves Rapaces en Argentina (CECARA), Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de La Pampa, Avda. Uruguay 151, Santa Rosa, 6300, Argentina.

E-mail addresses: emirebo_03@yahoo.com.ar (M.E. Rebollo), alexjahn77@yahoo.com (A.E. Jahn), joaquincereghetti@gmail.com (J. Cereghetti), sebastianpf7@hotmail.com (S.A. Pereyra Fernandez), jhsarasola@hotmail.com (J.H. Sarasola).

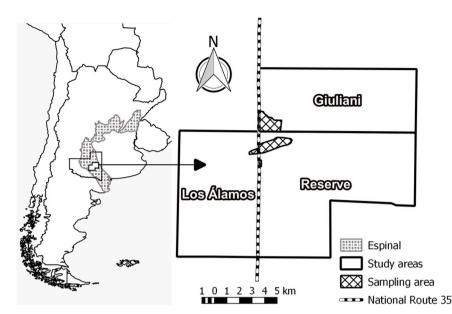


Fig. 1. Location of Los Álamos and Giuliani ranches, the reserve (Parque Luro Provincial Reserve), and our sampling area in the Espinal biome, La Pampa Province, Argentina.

of exotic species, and overgrazing by livestock, resulting in encroachment by woody plants, fragmentation, and loss of habitat for the native fauna (Fernández and Busso, 1999; Brown et al., 2006; Macchi et al., 2013; Distel, 2016). A prominent human activity in the Espinal is cattle ranching, principally, where semiarid Caldén (*Prosopis caldenia*) forests predominate. Livestock has the potential to impact the breeding behavior of birds through modification of breeding and foraging habitat, and through changes in predator or brood parasite abundance (Goguen and Mathews, 2001; Beja et al., 2013; Evans et al., 2015).

Two bird species that breed in the Espinal and which are ideal models for understanding how habitat change in the Espinal may be affecting the bird community there are Vermilion Flycatcher (Pyrocephalus r. rubinus; hereafter, VEFL) and Fork-tailed Flycatcher (Tyrannus s. savana; hereafter, FTFL). Both species are distributed from North America to Argentina, and are Neotropical austral migratory birds, a large and poorly known group of birds that habit South America, breeding in its temperate areas and migrating north during winter (Chesser, 1994; Martin and Finch, 1995; Jahn and Cueto, 2012). Both are also primarily insectivorous and inhabit mostly open habitats, such as woodlands, savannas, and riparian and residential areas (Fitzpatrick, 2004; Ellison et al., 2009; Jahn and Tuero, 2013). VEFL and FTFL are socially monogamous, being highly territorial during the breeding season, and placing their open-cup nests in shrubs or trees (Fitzpatrick, 2004; Ellison et al., 2009; Jahn and Tuero, 2013). Nest site microhabitat and breeding success has been previously described for these two species (e.g. Mason, 1985; Mezquida, 2002; Teul et al., 2007; Ellison, 2008; Zuria and Rendón-Hernández, 2010; Escola et al., 2013; Salvador, 2013). However, which elements of the habitat are being selected at micro- and macrohabitat scales and the implications for their breeding success remain unexplored.

VEFL and FTFL can serve as a model to understand the impact of human activities such as cattle ranching on the bird community of the Espinal, for several reasons. First, they are among the most common species in the Espinal, such that collecting a sufficient sample size from sites with and without cattle is feasible. Second, their nests are not difficult to find and gain access to (e.g. Ellison, 2008; Zuria and Rendón-Hernández, 2010; Escola et al., 2013; Salvador, 2013), facilitating the monitoring of productivity and success of their nests. Finally, they are both members of the Tyrannidae, the largest family of birds in the New World (Fitzpatrick, 2004), such that they may serve as models of numerous taxonomically similar species throughout the Neotropic. Both belong to groups of species that are declining globally: insectivorous birds (Nebel et al., 2010) and migratory birds (BirdLife

International, 2014). In summary, information on nest-site selection and breeding success of common species such as these could be relevant when planning land management strategies on private and public lands in the Espinal and beyond.

Our objective was to better understand the potential for cattle ranching to impact the birds of the Espinal biome by evaluating nest-site selection and breeding success of VEFL and FTFL in Argentina's Espinal biome. To do so, we first evaluated nest-site selection and nest survival of both species at different spatial scales. No previous study has evaluated nest site selection of these two species (i.e., comparing used vs. unused nesting sites), which could elucidate novel mechanisms driving their nest success. We also tested the hypothesis that cattle ranching impacts the breeding success of both species in a semiarid forest. Based on our observations, as well as previous research showing that the diversity of insectivores such as VEFL and FTFL is negatively impacted by cattle ranching in Argentina (Mastrangelo and Gavin, 2012; Macchi et al., 2013), we predict that the nest survival of both species will be negatively impacted by livestock in the Espinal.

2. Material and methods

2.1. Study area

Our study was conducted in Parque Luro Provincial Reserve (76.07 km², 36° 56′ 00" S and 64° 14′ 00" W, hereafter, reserve) and two adjacent private ranches, Los Álamos (50.80 km²) and Giuliani (49.57 km²), all located around 35 km south of Santa Rosa in La Pampa Province, Argentina (Fig. 1). The reserve is an Important Bird Area (Maceda, 2005) and is the only protected area of Caldén forest in the Espinal biome (Cabrera and Willink, 1973; Sarasola et al., 2005). Activities such as farming and hunting are banned in the reserve, but livestock were present from the 1820s until 1967 (González-Roglich et al., 2012). The two private ranches border the reserve on its western and northern borders (Fig. 1) and are used for raising cattle.

The climate is semiarid, with a mean annual temperature of 15.3 °C, absolute minimum and maximum temperatures of 12.8 °C - 42.5 °C during the studied breeding season (November 2015–January 2017), and a mean annual rainfall of 350–550 mm, concentrated in spring and summer (from September to February, Cabrera and Willink, 1973; Fernández and Busso, 1999, National Meteorological Service of Argentina, internal report). Local storms are common, with high levels of precipitation in only a few hours: up to 87.88 mm per day during the studied breeding seasons (National Meteorological Service of

Argentina, internal report). Precipitation in the form of hail also occurs in the region, as well as high winds: during the 2015-2017 breeding seasons there was a mean wind speed of 17.5 km/h, with gusts of up to 70.6 km/h (National Meteorological Service of Argentina, internal report), and the wind direction was principally from the NE (Duval and Campo, 2017). The landscape of the study area is typical of Caldéndominated forest in the Espinal biome, which is dominated by an almost monospecific savanna-like deciduous and semiarid forest of Caldén, an herbaceous stratum composed of grasses (Poaceae spp.) and a scarce to absent shrub stratum. Other less abundant tree species include Chañar (Geoffroea decorticans), Sombra de toro (Jodina rhombifolia), and Algarrobo (Prosopis flexuosa). In the lower stratum, grasses such as Nassella spp., Jarava spp., and Piptochaetium spp. are dominant. and Piquillín (Condalia microphylla), Molle (Schinus fasciculatus), and Lycium spp. are the dominant shrub species where a middle stratum is present (Cabrera and Willink, 1973; Fernández and Busso, 1999; Sarasola et al., 2005).

2.2. Nest searches and habitat description

We searched for active nests (with eggs or nestlings) of VEFL and FTFL across a sampling area of 3.22 km² (Fig. 1) during two breeding seasons (October-March 2015-2016 and 2016-2017), visiting the study area about 60 times per breeding season. We classified a nesting attempt as successful when at least one young fledged. We searched for nest-support plants (i.e. a woody plant in which a nest is placed) and identified 81 woody plants as controls, adding 52 controls during the 2015-2016 breeding season (16 controls in the reserve, two at Los Álamos, and 34 at Giuliani) and 29 during the 2016-2017 breeding season (15 controls in the reserve and 11 and three at the two ranches, respectively). We georeferenced all plants using a Garmin Oregon 450 GPS receiver. Controls were at least 50 m from the nearest nest, in a random direction from nest-support plants, and within the bounds of the area where we searched for nests. All controls were live saplings or trees because no nests were located in dead plants. Because we did not always find a tree with those characteristics, the number of control plants varied between seasons.

We measured habitat characteristics of nest-support plants and control plants at two spatial scales: 1) microhabitat scale, which consisted of noting the location of the nest within the plant and measuring characteristics of nest-support and control plants, and 2) macrohabitat scale, measuring all woody plants within a 25-m radius of nest-support and control plants following standard procedures (Ralph et al., 1993). To avoid disturbing active nests, we measured all habitat variables one or two days after either fledging or failure of nests.

2.3. Microhabitat scale

We classified nest orientation relative to eight major compass directions, from the center of each nest relative to the center of the nest-support plant (Ralph et al., 1993) using the compass of the Garmin Oregon 450 GPS receiver. We also measured nest height above ground and distance from the center and edge of plants using a tape measure, counted the number of nest-support branches, and measured the diameter of nest-support branches using calipers. We also classified each nest-support plant and control plant according to species, and also measured height using a telescoping pole and diameter at breast height (DBH) and crown diameter using a tape measure.

2.4. Macrohabitat scale

We described macrohabitat around nest-support plants and control plants using circular plots, measuring woody plant richness and density (the number of plants per square hectometer) of shrubs, saplings, and trees, and estimating percentages by visual estimation of bare soil and cover of each plant stratum, including herbs, shrubs, and saplings combined, and trees within a 25-m radius (Ralph et al., 1993). Following recommendations by SAyDS (2007), we classified woody plant species with a DBH of < 10 cm and a height of < 130 cm as shrubs (sapling class 1, according to SAyDS, 2007), woody plant species with a DBH of < 10 cm and a height of \geq 130 cm as saplings (sapling class 2 and 3, according to SAyDS, 2007), and woody plant species with a DBH of \geq 10 cm as trees.

2.5. Data analysis

Daily survival rate (DSR) for each period of the breeding season, including the egg (laying and incubation) and nestling periods, was calculated using package "RMark" in program R (Dinsmore et al., 2002). Breeding success for the entire breeding period was then estimated, assuming 31 days of breeding activity for both species, corresponding to a clutch size of three, a 14-d incubation period, and a 14-d nestling period (Fitzpatrick, 2004; de la Peña, 2016) and compared between the two species by study area using an analysis of variance (ANOVA) of two factors. Finally, we modeled the probability of nest survival (NS) to fledgling for each breeding attempt, based on the total number of exposure days.

We compared habitat variables of and around nest-support plants at micro- and macrohabitat scales in areas with livestock (the two ranches) and without livestock (the reserve) using ANOVAs. To compare plant species we used Fisher's exact tests.

We assessed habitat features that best predicted nest-site selection of both species using Generalized Linear Models (GLMs; McCullagh and Nelder, 1989) and habitat features that best predicted NS using Linear Models (LMs; Crawley, 2015). We modeled at both spatial scales (micro- and macrohabitat) combined, with used/unused as binary variables for nest-site selection. However, for NS, we employed six models, including a) area and year variables, b) nest-support branch variables, c) nest variables, d) plant variables, e) richness and densities together, and f) percentages. To maintain independence between observations, we analyzed only one used, randomly selected plant per plot at the macrohabitat scale because we considered more than one used plant at that scale as re-nesting attempts by the same pair. We also analyzed one randomly selected breeding attempt per nest. We standardized all continuous covariates by subtracting the mean and dividing the result by the standard deviation of the covariate for each observed value, to facilitate convergence and stabilize the estimates. We evaluated collinearity of numerical covariates using a Pearson correlation and multicollinearity using variance inflation factors (VIF) of each model covariate in package "car" in program R. We sequentially removed highly significant correlated covariates, as well as covariates with the largest VIF from the model and retained only covariates with a correlation < 0.70 and with a VIF of < 3.50. For nest-site models, we employed the binomial error distribution and logistic exposure link function. The dispersion parameter in both models was < 1.40, suggesting a low level of overdispersion. We simplified all models by backward selection, based on the optimal model, using hypothesis tests (McCullagh and Nelder, 1989; Crawley, 2015). For each species, the model described nest-site characteristics using the covariates: plant height, DBH, diameter of crown, richness, shrub density, sapling density, tree density, percent bare soil, percent herb cover, percent shrub and sapling cover, and percent tree cover. We did not include plant species as covariate, because > 90% of plants were Caldén, followed only by Chañar (see 3.3 section). Due to high collinearity, we did not include diameter of crown for nest-site models and did not include sapling density in the FTFL nest-site model. Also, due to high collinearity, we did not include crown diameter and diameter at breast height for NS in the nest models and did not include sapling density in the modeling of NS relative to richness and sapling density for FTFL. Furthermore, both nest-site models included as covariates study area as factor with three levels: the reserve and the two ranches, and year. We evaluated both ranches in the model separately because they differed

Table 1 Characteristics of the nests of Vermilion Flycatchers (VEFL, N = 54) and Fork-tailed Flycatchers (FTFL, N = 43) during two breeding seasons (2015–2016 and 2016–2017) in central Argentina. Values represent means \pm SE (ranges). For comparison between species by study area, values are F; df; P.

Characteristic	VEFL	FTFL	Comparison		
			Species	Areas	Species: Areas
Nest height (m)	2.49 ± 0.87 (1.35–6.10)	3.97 ± 1.75 (1.50–8.50)	34.63; 1, 91; < 0.0001	2.83; 2, 91; 0.06	4.45; 2, 91; 0.01
Nest distance from the center (m)	$2.28 \pm 1.29 (0-4.50)$	$1.50 \pm 1.21 (0-5.50)$	6.16; 1, 91; 0.01	9.16; 2, 91; < 0.0001	0.22; 2, 91; 0.80
Nest distance from the edge (m)	1.76 ± 0.67 (0.50-3.50)	$2.21 \pm 1.21 (0.50-6.00)$	6.80; 1, 91; 0.01	1.79; 2, 91; 0.17	1.43; 2, 91; 0.25
Number of nest-support branches	$1.9 \pm 0.5 (1-3)$	$2.6 \pm 1.2 (1-5)$	15.79; 1, 91; < 0.0001	8.81; 2, 91; < 0.0001	2.65; 2, 91; 0.08
Mean diameter of nest-support branches (cm)	3.40 ± 1.29 (1.45–7.80)	4.26 ± 6.69 (0.61–38.24)	0.68; 1, 91; 0.41	0.10; 2, 91; 0.91	0.54; 2, 91; 0.58

significantly in both micro- and macrohabitat characteristics (see section 3.1) and may have had different cattle management practices affecting habitat, e.g., different numbers of cattle and cattle rotation schedules. For all models, we employed Simultaneous Tests for General Linear Hypotheses using Tukey Contrasts to conduct multiple comparisons of the means of the categorical variables selected, using the R package "multcomp".

To compare nest-site by species, we used Fisher exact tests to compare plant species and nest orientation, and ANOVAs of two factors to compare numerical variables by study area. We obtained posterior comparisons of all ANOVAs using Tukey's HSD (Honestly Significant Difference; Crawley, 2015). We conducted all analyses in program R v. 3.4.1 (R Core Team, 2017) using a significance level of 0.05.

3. Results

We measured the habitat around 54 VEFL nest-support plants, 43 FTFL nest-support plants, and 81 control plants (Tables 1 and 2, Fig. 2). All control plants were Caldén species. We measured 38 VEFL nest-support plants during the 2015–2016 breeding season (nine in the reserve, 25 in Los Álamos, and four in Giuliani) and 16 during the 2016–2017 breeding season (seven in the reserve, and six and three in Los Álamos and Giuliani ranches, respectively). FTFL nest-support plants totaled 25 during the 2015–2016 breeding season (nine in the reserve, and four and 12 in Los Álamos and Giuliani ranches, respectively) and 18 during the 2016–2017 breeding season (nine in the reserve, and seven and two in Los Álamos and Giuliani ranches, respectively)

The breeding season of both flycatchers lasted from November to January (for VEFL from 3 November 2015 to 22 January 2016 and from 14 November 2016 to 13 January 2017, and for FTFL from 3 December 2015 to 28 January 2016 and 16 November 2016 to 22 January 2017). The DSRs for the egg and nestling periods differed for both species (for VEFL, DSR AICc = 203.75, deltaAICc = 0, wi = 0.79, and for FTFL, DSR AICc = 174.78, deltaAICc = 0, wi = 0.56), but did not follow a trend through time of the breeding season (for VEFL, DSR AICc = 208.41, deltaAICc = 4.67, wi = 0.08, and for FTFL, DSR AICc = 177.41, deltaAICc = 2.83, wi = 0.14). For VEFL, the DSR was 0.913 \pm 0.014 during the egg period, and 0.965 \pm 0.143 during the nestling period; for FTFL, DSRs were 0.947 \pm 0.010 and 0.977 \pm 0.011, respectively. The probability of nest survival to fledging was 12.7% for VEFL and 28.7% for FTFL.

3.1. Between-area comparison

At the microhabitat scale, the most abundant plant species recorded was Caldén, corresponding to 98.73% of plant species recorded at Giuliani, 100% at Los Álamos, and 90.77% at the reserve, followed only by Chañar. Plant species abundance differed between areas, with Giuliani ranch having a lower proportion of Chañar/Caldén than at the reserve (P=0.046). However, the proportion of Chañar/Caldén at Los Álamos ranch did not differ from the proportion at Giuliani (P=1), and the reserve (P=0.09). Plant height was significantly taller at

Giuliani ranch than at the reserve and Los Álamos ranch, and DBH and crown diameter were significantly larger at Giuliani than at either Los Álamos or the reserve (Tables 3 and 4). At the macrohabitat scale, richness and percent of shrubs and saplings were significantly greater in the reserve than at both ranches. Percent bare soil was significantly greater at Los Álamos than at Giuliani, and percent herb cover was significantly greater at Giuliani than at the reserve (Tables 3 and 4).

3.2. VEFL nest habitat

Most VEFL nests were located on the north side of plants, but nests were set in all orientations (Fig. 2), and in Caldén plants (N=51), followed by Chañar (N=3). We found a positive effect of percent tree cover (Estimate = 1.14 \pm 0.26, $\chi_1^2=28.19$, P<0.0001), and this model explained 15.51% of the variation in nest-site selection.

We found a positive effect of the reserve (Estimate = 0.23 ± 0.08 , $F_{2; 52} = 4.1$, P = 0.02) on VEFL NS. This model explained 10.3% of the variation in VEFL NS, with NS in the reserve being significantly higher than at Giuliani ranch (t = 2.8, P = 0.02). There was also a significantly positive effect of nest height (Estimate = 0.09 ± 0.04 , $F_{1;52} = 5$, P = 0.03) on VEFL NS, explaining 7.0% of the variation. We also found a significantly positive effect of mean diameter of nest-support branches (Estimate = 0.08 ± 0.04 , $F_{1;52} = 4.5$, P = 0.04) on VEFL NS, explaining 6.2% of the variation.

3.3. FTFL nest habitat

Most FTFL nests were located on the east side of plants, but nests were set in all orientations except westward (Fig. 2), and were placed in Caldén plants (N=39), followed by Chañar (N=4). We found a significantly positive effect of nest-support plant height (Estimate = 0.86 \pm 0.30, $\chi_1^2=9.52$, P=0.002), and a significant negative effect of DBH (Estimate = -1.07 \pm 0.37, $\chi_1^2=11.42$, P=0.0007). This model explained 7.8% of the variation in nest-site selection.

Most of the 13 FTFL successful nests were located on the east side of plants (7), followed by northeast (2). Of the other four nests, one nest was located on the north, northwest, and southwest sides of plants, respectively, and one was located in the center of a plant. We found a significantly positive effect of an eastward orientation (Estimate = 0.3 ± 0.1 , F $_{7;35} = 2.7$, P = 0.03) on FTFL NS, which explained 21.8% of the variation in FTFL NS. NS of FTFL nests with a northward orientation was also significantly lower than of those with an eastward orientation (Estimate = -0.3 ± 0.1 , t = 3.3, P = 0.04).

3.4. VEFL vs. FTFL

At the microhabitat scale, nest orientation (P = 0.19), and nest-support plant species (P = 0.7) were not different. Nest height was lower for VEFL nests than FTFL nests (Table 1), including differences between species by area: FTFL nests at Giuliani were significantly lower than VEFL nests in the three areas (P < 0.0001 at Giuliani, P = 0.0002 at Los Álamos, and P = 0.0003 at the reserve) and FTFL

Characteristics of woody plants at the a) microhabitat scale and habitat characteristics from circular plots at the b) macrohabitat scale for 54 Vermilion Flycatcher (VEFL) nest sites, 43 Fork-tailed Flycatcher (FTFL) nest \pm SE (ranges). For comparison between species by study area, values are F; df; P. sites, and 81 control sites during two breeding seasons (2015–2016 and 2016–2017) in central Argentina. Values are means

a) Microhabitat	VEFL	FTFL	Control	Comparison of bird species		
				Species	Areas	Species: Areas
Plant height (m) Diameter at breast height (cm) Diameter of crown (m)	5.43 ± 1.55 (2.70–9.50) 41.92 ± 27.13 (6-105) 7.27 ± 2.92 (1.90–13.00)	$5.52 \pm 1.92 (2.45-10.00)$ $34.64 \pm 27.99 (4-103)$ $7.11 \pm 3.76 (2.00-16.25)$	5.17 ± 1.69 (2.20–11.00) 44.19 ± 30.84 (3-142) 6.62 ± 2.94 (2.00–16.00)	0.54; 1, 91; 0.46 0.83; 1, 91; 0.36 0.10; 1, 91; 0.75	5.33; 2, 91; 0.0064 3.55; 2, 91; 0.03 9.94; 2, 91; 0.092	1.88; 2, 91; 0.16 0.78; 2, 91; 0.46 1.91; 2, 91; 0.15
b) Macrohabitat	VEFL	FTFL	Control	Comparison of bird species	શ	
				Species	Areas	Species: Areas
Richness	2.22 ± 1.97 (1–9)	$1.77 \pm 1.56 (1-9)$	$1.47 \pm 0.98 (1-7)$	3.72; 1, 91; 0.06	10.46; 2, 91; < 0.0001	2.20; 2, 91; 0.12
Shrub density (hm ²)	$73.3 \pm 96.2 (0-478.9)$	$262.4 \pm 1341.1, (0-8842.0)$	$54.6 \pm 46.3 (0-224.2)$	0.68; 1, 91; 0.41	1.53; 2, 91; 0.22	0.64; 2, 91; 0.53
Sapling density (hm ²)	$72.36 \pm 80.23 (0-341.31)$	$160.17 \pm 705.81 (0-4666.58)$	$60.00 \pm 58.64 (0-310.75)$	0.51; 1, 91; 0.48	1.70; 2, 91; 0.19	0.81; 2, 91; 0.45
Tree density (hm ²)	$39.15 \pm 44.30 (5.09-244.52)$	$19.54 \pm 20.13 (0-106.95)$	$14.72 \pm 29.69 (0-244.52)$	6.49; 1, 91; 0.01	0.30; 2, 91; 0.74	0.90; 2, 91; 0.41
Percent bare soil	$5.6 \pm 8.2 (0-40)$	$6.6 \pm 8.5 (0-30)$	$4.9 \pm 8.8 (0-45)$	0.01; 1, 91; 0.93	3.68; 2, 91; 0.03	1.88; 2, 91; 0.16
Percent herb cover	$88.3 \pm 24.5 (2-100)$	$89.2 \pm 20.7 (2-100)$	$93.6 \pm 13.0 (25-100)$	0.75; 1, 91; 0.39	8.06; 2, 91; 0.0006	1.53; 2, 91; 0.22
Percent shrub and sapling cover	$17.7 \pm 19.3 (0-93)$	$12.5 \pm 17.8 (0-93)$	$10.5 \pm 12.2 (0-80)$	3.71; 1, 91; 0.06	9.98; 2, 91; 0.0001	0.47; 2, 91; 0.63
Percent tree cover	$29.5 \pm 19.2 (2-85)$	$16.8 \pm 14.6 (0-60)$	$14.6 \pm 12.0 (0-75)$	12.05; 1, 91; 0.0008	2.30; 2, 91; 0.11	0.64; 2, 91; 0.53

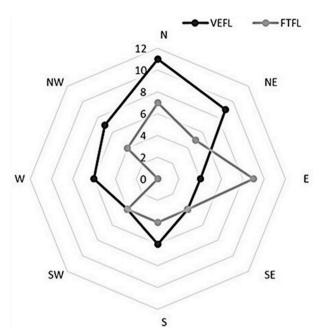


Fig. 2. Number of nests of Vermilion Flycatchers (VEFL) and Fork-tailed Flycatchers (FTFL), based on their orientation in nest-support plants during two breeding seasons (2015–2016 and 2016–2017) in central Argentina.

nests at the reserve were significantly higher than VEFL nests at Giuliani (P = 0.0012) and Los Álamos (P = 0.04).

Distance from the edge of plants was lower for VEFL nests than FTFL nests (Table 1). VEFL nests were further from the center of plants than FTFL nests, and VEFL nests had fewer nest-support branches than FTFL nests (Table 1). At the macrohabitat scale, tree density and the percent tree cover around nests were greater for VEFL nests than for FTFL nests (Table 2). Finally, we found no difference between the NS of the two species ($F_{1;\ 91}=0.04,\ P=0.84$), nor when we evaluated NS by study area ($F_{2;\ 91}=0.47,\ P=0.63$).

4. Discussion

VEFL and FTFL exhibited different nest-site selection preferences at different spatial scales, although these preferences were weak and did not affect their breeding success. Nest survival for VEFLs was positively and weakly explained by the absence of cattle and several microhabitat characteristics, whereas nest survival for FTFLs was positively and weakly related to nest orientation. Additionally, VEFL selected nest sites at the macrohabitat scale, whereas the microhabitat scale was more important for FTFL. In general, our results suggest that both species use nest sites across a variety of habitat types and that their nest-site selection has likely been molded by a broad suite of selective pressures, such as severe weather, brood parasites, and predators that characterize our semiarid study area.

At the microhabitat scale, most nests of these two flycatchers were in the most common plant species, Caldén and some Chañar, reflecting local plant community composition (Cabrera and Willink, 1973; Fernández and Busso, 1999; Sarasola et al., 2005). Our results were similar to those of previous studies of these two species regarding nest height (Ellison et al., 2009; Escola et al., 2013; Salvador, 2013; de la Peña, 2016), number and diameter of nest-support branches (de la Peña, 2016), and height of nest-support plants (Mezquida, 2002; Teul et al., 2007; Zuria and Rendón-Hernández, 2010). However, compared to previous research, we found a greater distance between nests and the center of nest-support plants for both species (Mezquida, 2002; Escola et al., 2013). We also detected a higher maximum height of nest-support plants for VEFL, as well as a larger range of crown diameters and DBHs of nest-support plants for VEFL than did Mezquida (2002) and

Table 3

Characteristics of woody plants at the a) microhabitat scale, and habitat characteristics from circular plots at the b) macrohabitat scale, for 178 plants or plots, respectively, during two breeding seasons (2015–2016 and 2016–2017) in an area without livestock (i.e., Parque Luro Provincial Reserve) and in two areas with livestock, Los Álamos and Giuliani ranches, in central Argentina. Values are means ± SE (ranges).

a) Microhabitat	Reserve	Los Álamos	Giuliani	Area comparison		
		<u> </u>		F	df	P
Plant height (m)	5.11 ±	4.59 ±	5.84 ± 1.68 (2.90–11.00)	7.8	2; 175	0.0005
	1.75 (2.20-10.00)	1.30 (2.60-7.00)				
Diameter at breast height (cm)	34.71 ±	27.21 ±	$52.55 \pm 32.31 (6.00-142.00)$	13.1	2; 175	< 0.0001
	24.72 (3.00-103)	17.82 (7.50–70.00)				
Diameter of crown (m)	6.29 ±	6.00 ±	7.86 ± 3.07 (2.05–16.25)	6.7	2; 175	0.001
	3.15 (2.00–16.00)	2.77 (1.90–11.70)				
b) Macrohabitat Reserve		Los Álamos	Giuliani	Areas comparison		
				F	df	P
Richness	2.35 ±	1.62 ±	1.35 ± 0.70 (1-5)	8.8	2; 175	0.0002
	2.19 (1-9)	0.78 (1-3)				
Shrub density (hm2)	242.53 ±	23.37 ±	39.27 ± 39.48 (0-208.86)	2.1	2; 175	0.13
• • •	1086.80 (5.09-8841.95)	22.33 (0-112.05)				
Sapling density (hm ²)	164.42 ±	26.82 ±	51.33 ± 51.50 (0-234.35)	2.5	2; 175	0.08
	572.97 (0-4666.58)	16.79 (0-61.13)				
Tree density (hm2)	19.12 ±	24.42 ±	26.24 ± 38.03 (5.09-244.52)	0.8	2; 175	0.46
	36.58 (0-244.52)	18.59 (5.09-76.41)				
Percent bare soil	6.18 ±	9.66 ±	$3.18 \pm 7.57 (0-30)$	7.7	2; 175	0.0005
	7.48 (0-40)	10.66 (0-45.00)				
Percent herb cover	83.79 ±	90.78 ±	96.82 ± 7.50 (70-100)	9.1	2; 175	0.0002
	28.03 (2-100)	10.59 (55-100)				
Percent shrub and sapling cover	20.29 ±	6.77 ±	10.06 ± 10.02 (0-50)	11.6	2; 175	< 0.0001
	22.41 (1-93)	5.82 (0-20)				
Percent tree cover	18.65 ±	15.18 ±	22.43 ± 16.24 (0-75)	2.6	2; 175	0.08
	18.59 (0-85)	10.56 (0-35)				

Table 4Tukey's HSD *P*-values of posterior comparisons between an area without cattle ranching (Parque Luro Provincial Reserve) and two areas with livestock (Los Álamos and Giuliani ranches), of woody plant characteristics at the microhabitat scale and habitat characteristics from circular plots at the macrohabitat scale, for 178 plants or plots, respectively, during two breeding seasons (2015–2016 and 2016–2017) in central Argentina.

	Reserve vs. Los Álamos	Reserve vs. Giuliani	Los Álamos vs. Giuliani
Microhabitat			
Plant height (m)	0.30	0.02	0.008
Diameter at breast height (cm)	0.40	0.0004	< 0.0001
Diameter of crown (m)	0.90	0.007	0.009
Macrohabitat			
Richness	0.044	0.0002	0.65
Percent bare soil	0.12	0.08	0.0004
Percent herb cover	0.17	< 0.0001	0.24
Percent shrub and sapling cover	0.0001	0.0003	0.55

Zuria and Rendón-Hernández (2010). That all of these studies were conducted outside of the Espinal and were characterized by small sample sizes (i.e., no more than six nests) potentially explains the differences between our results and theirs. Nevertheless, our estimates of breeding success of both species were low but similar to those reported in previous studies (Mason, 1985; Teul et al., 2007; Ellison, 2008).

Compared to FTFL, nest sites of VEFL had greater tree cover, suggesting selection at the macrohabitat scale. In contrast, FTFL nested in plants that were taller and had relatively narrow trunks than control plants, suggesting selection at the microhabitat scale. Nest-site selection is generally thought to be molded by the need to avoid mammal or avian predators (Martin, 1993), as well as inclement weather (Murphy, 1983). Thus, selection of nest sites with greater tree cover by VEFL

could reduce the likelihood of detection by aerial predators in the region, e.g., Southern Caracaras (*Caracara plancus*), Chimango Caracaras (*Milvago chimango*), and Brown Cachalotes (*Pseudoseisura lophotes*; Sosa and López de Casenave, 2017). Additionally, greater tree cover could provide protection from inclement weather, such as the high rainfall and winds that characterize central Argentina (*Cabrera and Willink*, 1973; Fernández and Busso, 1999, National Meteorological Service of Argentina, internal report). Rainfall in our semiarid study region occurs primarily during the summer (i.e., the breeding season of these flycatchers) and wind speed is always greater in the exterior of the forests than the interior (*Duval and Campo*, 2017). Nevertheless, we never directly observed negative effects of weather on nests.

Nest survival of both species was similar and weakly, but specifically, affected by microhabitat features. VEFL's nest survival was positively related to nest height, and mean diameter of nest-support branches. Thus, VEFL's nest-placement strategy, may be primarily to avoid terrestrial predators such as Geoffroy's cats (*Leopardus geoffroyi*) and pallid fat-tailed opossums (*Thylamys pallidior*; Sosa and López de Casenave, 2017) that are common in the region. However, nesting high in the vegetation may increase the likelihood of predation by aerial predators and failure due to inclement weather, although the latter may be counteracted with the use of thicker nest-support branches (Cabrera and Willink, 1973; Fernández and Busso, 1999; Duval and Campo, 2017, National Meteorological Service of Argentina, internal report).

In contrast to VEFL, FTFL are known to aggressively defend nests from Shiny Cowbirds (*Molothrus bonariensis*), which are common brood parasites, and aerial predators (Tuero et al., 2019). Thus, selection by FTFL of taller and narrower plants as nest sites may be primarily to avoid terrestrial predators (Sosa and López de Casenave, 2017). Although it is difficult to ascertain which nests failed due to wind/storm vs. predation, that FTFL's nest survival was positively related to an eastward nest orientation may be due to the fact that the potentially destructive high winds and storms characteristic of the region rarely come from that direction (Duval and Campo, 2017). Nevertheless,

multiple drivers are likely involved in these species' nest habitat selection, since nest-site selection is a complex process regulated by multiple trade-offs among both abiotic and biotic factors.

Because our models explained < 22% of the variation in nest-site selection and nest survival of both species, our results suggest that VEFL and FTFL primarily select nest sites based on availability and are habitat generalists at both the micro- and macrohabitat scales. They may also select for habitat characteristics not evaluated in our study. Indeed, additive and interactive effects of a suite of habitat characteristics may drive nest-site selection by passerines, such as canopy cover, nest concealment, total percent cover of the nest substrate (Ralph et al., 1993), presence of predators (Martin, 1993, 1995; Sosa and López de Casenave, 2017), presence of brood parasites (Larison et al., 1998), presence of competitors (Martin, 1988), and food availability (Martin, 1995)

As we expected, VEFL's nest survival was negatively related to the presence of livestock, although breeding success of FTFL and nest-site characteristics of both species did not differ between areas with and without cattle ranching at different scales. Such an equivocal result could be due to the fact that these two species are breeding habitat generalists. Most habitat features across the three study areas differed at the two spatial scales, including differences between the two areas with cattle. In general, vegetative cover is kept relatively open when livestock are present, but, in some cases, cattle can contribute to encroachment by woody plants. One way this occurs in central Argentina is that cattle promote establishment of Caldén trees through seed dispersal (Fernández and Busso, 1999; González-Roglich et al., 2015; Distel, 2016). In fact, Parque Luro had livestock from the 1820s until 1967, and today there are abundant populations of Red deer (Cervus elaphus), that were introduced from there in Argentina, in 1907 for hunting (Amieva, 1993; González-Roglich et al., 2012). Indeed, Red deer are present on both ranches as well as in Parque Luro. Therefore, the vegetation in the reserve may not have regenerated to the point where it significantly impacts FTFL nest survival or nest-site selection by either flycatcher species, compared to areas with cattle.

The availability of habitat features that we measured and that are selected by both study species are apparently not limited in the study area; furthermore, nest survival rate and most habitat features selected for nesting did not differ between the two species, suggesting little or no interspecific competition for these habitat features. However, further research is needed to determine if interspecific competition for nest sites exists between the two species in relation to other characteristics that were not evaluated here, and if nest-site features at the micro- and macrohabitat scales impact other aspects of their breeding ecology, such as nest predation rates or food availability. For example, Martin (1996) found that species with similar nest sites experience more predation, resulting in decreased fitness. Similarly, we do not know if and how changes occurring in the Espinal affect all processes that determine breeding success, so further research on these questions is needed.

We call for further research on the breeding ecology of Neotropical austral migrant birds and the habitats in which they breed. Indeed, the specific habitat requirements of many migratory bird species are still relatively unknown (Martin and Finch, 1995; Ellison et al., 2009; Jahn and Cueto, 2012; Jahn and Tuero, 2013). Migratory and insectivore birds are declining (Nebel et al., 2010; BirdLife International, 2014), some species breed in threatened habitats (Brown et al., 2006) and some populations are of conservation concern (Ellison et al., 2009; Carmi et al., 2016). Although VEFL and FTFL are not currently threatened (BirdLife international 2019), current rapid changes in the Espinal could translate to future negative impacts on their populations.

That ranching activity negatively affected the breeding success of VEFL suggests that reserves with high spatial and structural heterogeneity is important for the breeding biology of other ecologically similar birds in the Espinal, and supports what has been found for migratory birds on other continents. For instance, Black-capped Vireos (Vireo atricapilla) require dense woody cover with high edge density

(Bailey and Thompson, 2007), and breeding Phainopeplas (Phainopepla nitens) need high densities of large trees, with abundant mistletoe berries (Crampton and Sedinger, 2011). Furthermore, the differences in habitat selection between VEFL and FTFL could also indicate the need for high spatial heterogeneity in order to support a diverse migratory bird community. We still have a poor understanding of the mechanisms by which both resident and migratory bird species are impacted by the type and intensity of cattle ranching and other human activities at different spatial and temporal scales in the Espinal. Therefore, future studies such as this, which specifically evaluate nest site selection at different scales, will go far towards contributing to a mechanistic understanding of what habitat attributes to conserve and manage for birds in Argentina's Espinal biome.

CRediT authorship contribution statement

María Emilia Rebollo: Conceptualization, Methodology, Formal analysis, Investigation, Resources, Writing - original draft, Writing review & editing, Visualization, Supervision, Project administration, Funding acquisition. Alex E. Jahn: Conceptualization, Methodology, Investigation, Resources, Writing - original draft, Writing - review & editing, Visualization, Project administration, Funding acquisition. Joaquín Cereghetti: Conceptualization, Investigation. Sebastián Andres Pereyra Fernandez: Conceptualization, Formal analysis, Visualization. José Hernán Sarasola: Conceptualization, Methodology, Investigation, Resources, Writing - original draft, Writing - review & editing, Visualization, Project administration, Funding acquisition.

Declaration of competing interest

None.

Acknowledgments

We thank the Subsecretaría de Ambiente and Dirección de Recursos Naturales of the Gobierno de La Pampa, as well as private ranchers, who permitted us access to their lands. J. J. Roper, J. Seoane and P.M. Orozco assisted with data analysis and M. Galmes and R. A. Sosa with reviewing the literature. We thank D.S.G. Thomas, D.A. Ravetta, D. Thomas, G. Ritchison, K. Ellison, and an anonymous reviewer who made many useful comments that greatly improved the manuscript. F.G. Lopez allowed us access to the study area during the second season of field work. We also sincerely thank numerous volunteers who provided invaluable help, including A. Marzialetti, M.A. Rebollo, A. di Dino, C. Sánchez, E. Giusti, F.G. López, L. Echeto, P.M. Orozco, and, especially, C.M. López, M.L. Ambrosio, S. Galarreta, A. Sanchez, D. Gallego, and M. Larrea. With a sense of sorrow, we dedicate this paper to Mikel Larrea, who left us early in this life with the best of memories. Funding was provided by Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, Brazil (#2012/17225-2) and by a Doctoral Fellowship from CONICET-Argentina to MER.

References

Amieva, E.O., 1993. El Parque Luro. Fondo Editorial Pampeano, Santa Rosa, Argentina. Bailey, J.W., Thompson, F.R., 2007. Multiscale nest-site selection by black-capped Vireos. J. Wildl. Manag. 71, 828–836. https://doi.org/10.2193/2005-722.

Beja, P., Schindler, S., Santana, J., Porto, M., Morgado, R., 2013. Predators and livestock reduce bird nest survival in intensive Mediterranean farmland. Eur. J. Wildl. Res. 60, 249–258. https://doi.org/10.1007/s10344-013-0773-0.

BirdLife International, 2014. Migratory Birds and Flyways. www.birdlife.org/ worldwide/programmes/migratory-birds-and-flyways, Accessed date: 15 June 2014. BirdLife International, 2019. IUCN Red List for Birds. www.birdlife.org, Accessed date: 3 April 2019.

Brown, A., Martinez Ortiz, U., Acerbi, M., Corcuera, J. (Eds.), 2006. La Situación Ambiental Argentina 2005. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, Argentina

Cabrera, A.L., Willink, A., 1973. Biogeografía de América. Programa Regional de

- Desarrollo Científico y Tecnológico, Washington, D.C.
- Carmi, O., Witt, C.C., Jaramillo, A., Dumbacher, J.P., 2016. Phylogeography of the Vermilion Flycatcher species complex: multiple speciation events, shifts in migratory behavior, and an apparent extinction of a Galápagos-endemic bird species. Mol. Phylogenet. Evol. 102, 152–173. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.05.029.
- Chesser, R.T., 1994. Migration in South America: an overview of the austral system. Bird. Conserv. Int. 4, 91–107. https://doi.org/10.1017/S0959270900002690.
- Crampton, L.H., Sedinger, J.S., 2011. Nest-habitat selection by the Phainopepla: congruence across spatial scales but not habitat types. Condor 113, 209–222. https://doi.org/10.1525/cond.2011.090206.
- Crawley, M.J., 2015. Statistics: an Introduction Using R. Imperial College, London, UK. https://doi.org/10.1002/9781119941750.
- de la Peña, M.R., 2016. Aves Argentinas: descripción, comportamiento, reproducción y distribución. Tyrannidae a Turdidae. Comunicaciones del Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino" (Nueva Serie) 21, 1–633.
- Dinsmore, S.J., White, G.C., Knopf, F.L., 2002. Advanced techniques for modeling avian nest survival. Ecology 83, 3476–3488. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002) 083[3476:ATFMAN]2.0.CO;2.
- Distel, R.A., 2016. Grazing ecology and the conservation of the Caldenal rangelands, Argentina. J. Arid Environ. 134, 49–55. https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2016.06. 019.
- Duval, V.S., Campo, A.M., 2017. Variaciones microclimáticas en el interior y exterior del bosque de caldén (*Prosopis caldenia*), Argentina. Cuadernos de Geografía: Rev. Colomb. Geogr. 26, 37–49. https://doi.org/10.15446/rcdg.v26n1.42372.
- Ellison, K., 2008. Nest reuse by vermilion flycatchers in Texas. Wilson J. Ornithol. 120, 339–344. https://doi.org/10.1676/07-026.1.
- Ellison, K., Wolf, B.O., Jones, S.L., 2009. Vermilion flycatcher (*Pyrocephalus rubinus*), version 2.0. In: Poole, A.F. (Ed.), The Birds of North America. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY. https://doi.org/10.2173/bna.484.
- Escola, F., Calchi, R., Hernández, C., 2013. Nota sobre la nidificación del Atrapamoscas Tijereta *Tyrannus savana* en el estado Zulia, Venezuela. Rev. Venez. Oncol. 3, 30–31.
- Evans, D.M., Villar, N., Littlewood, N.A., Pakeman, R.J., Evans, S.A., Dennis, P., et al., 2015. The cascading impacts of livestock grazing in upland ecosystems: a 10-year experiment. Ecosphere 6, 1–15. https://doi.org/10.1890/ES14-00316.1.
- Fernández, O.A., Busso, C.A., 1999. Arid and semi-arid rangelands: two thirds of Argentina. Rala Report 200, 41–60.
- Fitzpatrick, J.M., 2004. Family Tyrannidae (Tyrant-flycatchers). In: del Hoyo, J., Elliot, A., Christie, D.A. (Eds.), Handbook of the Birds of the World. Volume 9: Cotingas to Pipits and Wagtails. Lynx Edicions. Barcelona. Spain. pp. 170–461.
- Goguen, C.B., Mathews, N.E., 2001. Brown-headed cowbird behavior and movements in relation to livestock grazing. Ecol. Appl. 11, 1533–1544. https://doi.org/10.2307/ 3060937.
- González-Roglich, M., Swenson, J.J., Villarreal, D., Jobbágy, E.G., Jackson, R.B., 2015. Woody plant-cover dynamics in Argentine savannas from the 1880s to 2000s: the interplay of encroachment and agriculture conversion at varying scales. Ecosystems 18, 481–492. https://doi.org/10.1007/s10021-015-9841-5.
- González-Roglich, M., Villarreal, D., Castro, M.G., 2012. Evaluación de la efectividad de la Reserva Parque Luro como herramienta de conservación del Caldenal pampeano: cambios en la cobertura vegetal a nivel de paisaje entre 1960 y 2004. Ecol. Austral 22. 11–21.
- Jahn, A.E., Cueto, V.R., 2012. The potential for comparative research across New World bird migration systems. J. Ornithol. 153, 199–205. https://doi.org/10.1007/s10336-012.0849-8
- Jahn, A.E., Tuero, D.T., 2013. Fork-tailed flycatcher (*Tyrannus savana*). Neotropical Birds Online. https://neotropical.birds.cornell.edu/Species-Account/nb/species/fotfly/ overview, Accessed date: 20 May 2019.
- Larison, B., Laymon, S., Williams, P., Smith, T.B., 1998. Song Sparrows vs. cowbird brood parasites: impacts of forest structure and nest-site selection. Condor 100, 93–101. https://doi.org/10.2307/1369900.
- Macchi, L., Grau, H.R., Zelaya, P.V., Marinaro, S., 2013. Trade-offs between land use intensity and avian biodiversity in the dry Chaco of Argentina: a tale of two gradients. Agric. Ecosyst. Environ. 174, 11–20. https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.04.011.

- Maceda, J.J., 2005. Reserva provincial Parque Luro. In: In: DiGiacomo, A.S., De Francesco, M.V., Coconier, E.G. (Eds.), Áreas importantes para la conservación de las aves en Argentina: sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad. Temas de Naturaleza y Conservación 5. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires, pp. 243–244.
- Martin, T.E., 1988. Processes organizing open-nesing bird assemblages: competition or nest predation? Evol. Ecol. 2, 37–50. https://doi.org/10.1007/BF02071587.
- Martin, T.E., 1993. Nest predation and nest sites: new perspectives on old patterns. Bioscience 43, 523–532. https://doi.org/10.2307/1311947.
- Martin, T.E., 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. Ecol. Monogr. 65, 101–127. https://doi.org/10.2307/2937160.
- Martin, T.E., 1996. Fitness costs of resource overlap among coexisting bird species. Nature 380, 338–340. https://doi.org/10.1038/380338a0.
- Martin, T.E., Finch, D.M., 1995. Ecology and Management of Neotropical Migratory Birds: a Synthesis and Review of Critical Issues. Oxford, New York.
- Mason, P., 1985. The nesting biology of some passerines of Buenos Aires, Argentina. Neotropical Ornithology 36, 954–972. https://doi.org/10.2307/40168328.
- Mastrangelo, M.E., Gavin, M.C., 2012. Trade-offs between cattle production and bird conservation in an agricultural frontier of the Gran Chaco of Argentina. Conserv. Biol. 26, 1040–1051. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2012.01904.x.
- McCullagh, P., Nelder, J.A., 1989. Generalized Linear Models, second ed. Chapman and Hall, London, UK. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-3242-6.
- Mezquida, E.T., 2002. Nidificación de ocho especies de Tyrannidae en la Reserva de Ñacuñán, Mendoza, Argentina. Hornero 17, 31–40.
- Murphy, M.T., 1983. Nest success and nesting habits of Eastern Kingbirds and other flycatchers. Condor 85, 208–219. https://doi.org/10.2307/1367258.
- Nebel, S., Mills, A., Mccracken, J.D., Taylor, P.D., 2010. Declines of aerial insectivores in North America follow a geographic gradient. Avian Conserv. Ecol. 5, 1. https://doi. org/10.5751/ACE-00391-050201.
- Orians, G.H., Wittenberger, J.F., 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection. Am. Nat. 137, S29–S49. https://doi.org/10.1086/285138.
- R Core Team, 2017. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R
 Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ralph, C.J., Geupel, G.R., Pyle, P., Martin, T.E., DeSante, D.F., 1993. Handbook of Field Methods for Monitoring Landbirds. USDA Forest Service General Technical Report PSW-GTR-144. Pacific Southwest Research Station, Albany, CA. https://doi.org/10. 2737/PSW-GTR-144.
- Salvador, S.A., 2013. Biología de la tijereta (*Tyrannus savana*) en el Departamento General San Martín, Córdoba, Argetina. Hist. Nat. (Corr.) 3, 47–59.
- Sarasola, J.H., Bragagnolo, L.A., Sosa, R.A., 2005. Changes in woody plant structure in fire-disturbed caldén forest of the Parque Luro reserve, Argentina. Nat. Area J. 25, 374–380.
- SAyDS (Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de La Nación), 2007. Primer inventario nacional de bosques nativos, Informe regional espinal, segunda etapa. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de La Nación, Buenos Aires, Argentina.
- Sosa, R.A., López De Casenave, J., 2017. Edge effect on bird nest predation in the fragmented caldén (*Prosopis caldenia*) forest of central Argentina: an experimental analysis. Ecol. Res. 32, 129–134. https://doi.org/10.1007/s11284-016-1421-4.
- Teul, M., Piaskowski, V.D., Williams, K.M., 2007. The breeding biology of the Fork-tailed Flycatcher (*Tyrannus savana*) in lowland pine savanna habitats in Belize. Ornitol. Neotrop. 18, 47–59.
- Tuero, D.T., Jahn, A.E., MacPherson, M., 2019. Bird migration in South America: The Fork-tailed Flycatcher (*Tyrannus savana*) as a case study. In: Reboreda, J.C., Fiorini, V.D., Tuero, D.T. (Eds.), Behavioral ecology of Neotropical birds. Springer, Cham, pp. 133–154
- Ward, M.P., Schlossberg, S., 2004. Conspecific attraction and the conservation of territorial songbirds. Conserv. Biol. 18, 519–525. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00494.x.
- Zuria, I., Rendón-Hernández, G., 2010. Notes on the breeding biology of common resident birds in an urbanized area of Hidalgo, Mexico. Huitzil 11, 35–41. https://doi.org/10. 28947/hrmo.2010.11.1.112.