



UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

EFFECTO DE LAS CARACTERÍSTICAS FÍSICAS DEL HÁBITAT SOBRE EL ÉXITO
REPRODUCTIVO DE CUATRO ESPECIES DE AVES QUE UTILIZAN LOS
TALARES BONAERENSES COMO SITIO DE NIDIFICACIÓN

EXEQUIEL GONZALEZ

Director: LUCIANO NOEL SEGURA

Tesis presentada para optar al título de Doctor en Ciencias Naturales

La Plata
2019

AGRADECIMIENTOS

La realización del doctorado implicó cinco años de esfuerzo y estudio. Con el condimento de que todo se dio en un nuevo destino, el cual vino de la mano con nuevas experiencias y personas. Muchas son las personas que me apoyaron en este proceso y se los quisiera reconocer.

En primer lugar a la Universidad Nacional de La Plata, por permitirme realizar mis estudios. Universidad pública y gratuita, lo cual no siempre sabemos apreciar.

Al Organismo Provincial para el Desarrollo Sostenible (OPDS) por habernos brindado los permisos para trabajar en el Refugio de Vida Silvestre “Bahía Samborombón”

A mi compañera de vida, la cual dejó todo para acompañarme en la aventura de viajar a una ciudad nueva y desconocida, para que yo pudiera dar un pasito más en mi carrera profesional, apoyándome siempre a pesar de todos los desafíos que pasamos.

A mi director, Lucho, el cual me brindó y facilitó la posibilidad de estudiar en la ciudad de La Plata y que estuvo presente ante cualquier necesidad personal. El cual acompañó y guio mi desempeño, ayudándome arduamente en el trabajo de campo, como así también en las discusiones teóricas.

A Adri, amigo y compañero de doctorado. Sin el cual todo este proceso hubiese sido infinitamente más complicado y menos llevadero. Compañero de escritorio, de campo, cursos y congresos. Con quién tuve las discusiones teóricas y filosóficas más jugosas de todo el proceso, tratando siempre de replantearnos una y otra vez el porqué y el cómo de hacer lo que hacemos.

A Diego Montalti, por haberme dado el lugar de trabajo y aceptado como becario de CONICET.

A todos los compañeros que formaron parte de la sección Ornitología del Museo de La Plata a lo largo de estos cinco años, con los cuales compartí muchísimas horas de trabajo.

A María Luisa, su familia y todos los trabajadores de la Estancia Luis Chico. Por permitirnos desarrollar la investigación con total libertad. Siendo extremadamente amables y siempre dispuestos a ayudarnos ante cualquier eventualidad.

A Judy Paxman, Silvan Stöckli, Sarah Naegl, María Ospina, Ellen Grim, Manon Fontaine, Daniel Hegedus, Michael Honeyman, Colin Tiernan, Christopher Dudley, Brandon Vidrio, Ariel Valencia, Tom Lansley y Anneke Wolf, voluntarios que vinieron de diferentes rincones del mundo a darnos, tanto a Adri como a mí, no solo una mano inmensa en la ayuda de la toma de datos de campo, sino que también fueron invaluable para que los largos meses de trabajo de campo fueran mucho más llevaderos y divertidos.

Finalmente a mi familia, padres, hermano y hermana. Los cuales si bien hace tiempo no tengo cerca, siempre están presentes en cada paso que doy.

TABLA DE CONTENIDOS

Resumen.....	7
Abstract.....	10
CAPÍTULO 1: Introducción general	13
Introducción.....	14
Especies bajo estudio	21
Tacuarita Azul.....	22
Churrinche	24
Naranjero	26
Fiofío Pico Corto	27
Objetivos generales	29
Objetivos particulares	29
Hipótesis de trabajo	30
Ordenamiento de la tesis.....	31
CAPÍTULO 2: Área de estudio y metodología general.....	32
Resumen.....	33
Área de Estudio.....	33
Sitio de Estudio	33
Clima.....	34
El Talar.....	35
Búsqueda y monitoreo de nidos.....	39
Medidas del nido, huevos y pichones	41
Variables temporales.....	41
Medidas de vegetación.....	42
Escala de árbol-nido	42
Escala de territorio	43
Escala de hábitat.....	45
Marco conceptual del análisis de los datos.....	45
CAPÍTULO 3: Parámetros reproductivos generales	51
Resumen.....	52
Introducción.....	53

Métodos	55
Período de construcción y morfometría de los nidos.....	56
Período de incubación, tamaño de puesta y morfometría de los huevos.....	57
Período de pichones y morfometría de los mismos	58
Parejas reproductivas	60
Éxito reproductivo	61
Resultados	62
Tacuarita Azul.....	62
Temporada reproductiva.....	62
Período de construcción y morfometría de los nidos.....	63
Período de incubación, tamaño de puesta y morfometría de los huevos	65
Período de pichones y morfometría de los mismos	66
Parejas reproductivas	67
Éxito reproductivo	68
Churrinche.....	69
Temporada reproductiva.....	69
Período de construcción y morfometría de los nidos.....	70
Período de incubación, tamaño de puesta y morfometría de los huevos	72
Período de pichones y morfometría de los mismos	74
Parejas reproductivas	75
Éxito reproductivo	76
Naranjero.....	77
Temporada reproductiva.....	77
Período de construcción y morfometría de los nidos.....	78
Período de incubación, tamaño de puesta y morfometría de los huevos	80
Período de pichones y morfometría de los mismos	81
Parejas reproductivas	83
Éxito reproductivo	83
Fiofío Pico Corto	84
Temporada reproductiva.....	84
Período de construcción y morfometría de los nidos.....	85
Período de incubación, tamaño de puesta y morfometría de los huevos	86

Período de pichones y morfometría de los mismos	88
Parejas reproductivas	90
Éxito reproductivo	90
Discusión	91
Tacuarita Azul	91
Churrinche	94
Naranjero	97
Fiofío Pico Corto	98
General	100
CAPÍTULO 4: Ectoparasitismo de moscas del género <i>Philornis</i>.....	103
Resumen	104
Introducción	105
Métodos	108
Obtención de datos	108
Análisis de datos	109
Resultados	111
Prevalencia, intensidad y latencia	111
Efecto sobre la supervivencia y crecimiento de los pichones	115
Relación entre prevalencia de parasitismo y variables ambientales	119
Tacuarita Azul	119
Churrinche	121
Naranjero	122
Fiofío Pico Corto	124
Discusión	125
CAPÍTULO 5: Parasitismo interespecífico de cría.....	130
Resumen	131
Introducción	132
Métodos	135
Especie parásita: el Tordo Renegrado	135
Análisis de datos	137
Resultados	139
Frecuencia e intensidad de Parasitismo	140

Tacuarita Azul.....	140
Naranjero	141
Efecto del Parasitismo.....	143
Tacuarita Azul.....	143
Naranjero	144
Relación entre la frecuencia de Parasitismo y variables ambientales.....	145
Tacuarita Azul.....	145
Naranjero	148
Discusión.....	151
Tacuarita Azul.....	152
Naranjero.....	153
Variables Ambientales	154
General.....	156
CAPÍTULO 6: Supervivencia de nidos.....	158
Resumen.....	159
Introducción.....	160
Métodos.....	162
Obtención de datos.....	162
Análisis de los datos.....	162
Resultados	166
Tacuarita Azul.....	166
Churrinche.....	168
Naranjero.....	171
Fiofío Pico Corto	175
Discusión.....	179
CAPÍTULO 7: Discusión general y consideraciones finales	183
Referencias bibliográficas.....	192
Apéndice I	209

RESUMEN

Este trabajo tuvo como objetivo principal evaluar el efecto temporal y de las características físicas del hábitat (a diferentes escalas de análisis) sobre el éxito reproductivo de cuatro especies de aves, la Tacuarita Azul (*Polioptila dumicola*), el Churrinche (*Pyrocephalus rubinus*) el Naranjero (*Pipraeidea bonariensis*) y el Fiofío Pico Corto (*Elaenia parvirostris*), en bosques del noreste de la provincia de Buenos Aires. Para ello se estudió la biología reproductiva, caracterizando su fenología, parámetros reproductivos y supervivencia de nidos. Además, se puso especial énfasis en registrar el efecto sobre el éxito reproductivo de dos tipos de parasitismo: el parasitismo interespecífico de cría del Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*) y el ectoparasitismo de moscas del género *Philornis*, determinando además si sus ocurrencias se vieron afectadas por las características temporales y del ambiente. Finalmente, se relacionaron las variaciones temporales y las características físicas del hábitat con las tasas de supervivencia diaria de los nidos. En este sentido, durante tres temporadas reproductivas consecutivas (2015-2018), se monitorearon un total de 663 nidos: 207 de Tacuarita Azul, 302 de Churrinche, 55 de Naranjero y 99 de Fiofío Pico Corto. Todas las especies (salvo un único nido de Fiofío Pico Corto) construyeron sus nidos en especies arbóreas nativas y, casi con exclusividad, en Tala. La temporada reproductiva duró aproximadamente cuatro meses, siendo el Fiofío Pico Corto el que tuvo la temporada más corta, con ~100 días de duración y la Tacuarita Azul la más larga, con ~140 días. El período de mayor cantidad de nidos activos ocurrió en los meses de noviembre y diciembre. El tamaño de puesta varió de 2 a 4 huevos, siendo de 3 huevos para la Tacuarita Azul, 2,9 huevos para el Churrinche y el Naranjero y 2,3 huevos para el Fiofío Pico Corto. La depredación fue la principal causa de fallo de nidos para

todas las especies (55% para Tacuarita Azul, 78% para Churrinche, 51% para Naranjero y 90% para Fiofío Pico Corto). El parasitismo de *Philornis* tuvo notables efectos perjudiciales para tres de las cuatro especies. El efecto fue letal, ya que significó un aumento en la mortalidad de los pichones, como subletal, ya que perjudicó sus parámetros de crecimiento. Un caso particular fue el del Fiofío Pico Corto para el cual no se registraron efectos negativos significativos, debido a que las larvas no se desarrollaron con normalidad, permaneciendo de pequeño tamaño en un bulto bajo la piel. El parasitismo de Tordo Renegrado tuvo un efecto diferencial para cada especie. Para el Churrinche no se registraron casos de parasitismo y para el Fiofío Pico Corto se registraron únicamente dos eventos en donde el pichón parásito fue exitoso. Para el Naranjero el ~25% de los nidos estuvieron parasitados. La supervivencia de huevos fue significativamente menor en los nidos parasitados que en los no parasitados y los pichones parásitos nunca lograron sobrevivir en el nido por más de ~4 días (debido probablemente a una incompatibilidad en la dieta). Para la Tacuarita Azul el ~34% de los nidos estuvieron parasitados y en este hospedador el Tordo Renegrado sí tuvo éxito. Tanto la supervivencia de huevos como el éxito de eclosión fueron significativamente menores en los nidos parasitados que en los no parasitados (debido principalmente al aplastamiento de los huevos del hospedador por los huevos parásitos durante la puesta). Tanto para el Naranjero como para la Tacuarita Azul, mientras mayor fue la distancia del nido al borde del bosque la probabilidad de que un nido fuese parasitado aumentó y, además, para la Tacuarita Azul la probabilidad de parasitismo también aumentó con la disminución de la cobertura de bosque a nivel del hábitat. Los valores de supervivencia de nidos fueron distintos para las especies estudiadas: ~19% para Tacuarita Azul, ~21% para Naranjero, ~33% para Churrinche y ~40% para Fiofío Pico Corto. Para la Tacuarita Azul se encontró que el parasitismo de cría tuvo un efecto negativo sobre la

tasa de supervivencia diaria y que la edad del nido tuvo un efecto cuadrático, alcanzando los mayores valores hacia la mitad del ciclo de nidificación y descendiendo al inicio y el final de este. Para el Naranjero la tasa de supervivencia diaria respondió de forma cuadrática al avance de la temporada reproductiva (siendo menor al inicio y al final de la misma) y disminuyó con el aumento de la cobertura de bosque en el territorio. Finalmente, para el Fiofío Pico Corto la edad del nido tuvo un efecto significativo sobre la tasa de supervivencia diaria cuando solo se consideró a la depredación como causa de fallo. Los resultados obtenidos son importantes para entender la biología reproductiva de estas especies y aportan información relevante para las aves paseriformes del cono sur del neotrópico. En este sentido, se destaca el registro detallado de las relaciones de estas aves con *Philornis* y el Tordo Renegrado, lo que fue posible por el monitoreo exhaustivo de los nidos. Además, se presentan datos relevantes que complementan y expanden la información disponible en relación a como las características físicas del hábitat afectan la reproducción de las aves. En este sentido, los resultados promueven la idea de conservar bosques en buen estado de conservación, principalmente sin presencia de especies arbóreas exóticas y de una extensión lo suficientemente grande como para que las aves no se vean tan afectadas por el parasitismo de Tordo Renegrado. Se espera que estos aportes puedan servir para la toma de decisiones de manejo y conservación de estos bosques nativos, los cuales se encuentran en un proceso continuo de degradación y fragmentación.

ABSTRACT

The main objective of the study was to evaluate the effect of time and the physical characteristics of the habitat (at different scales of analysis) on the reproductive success of four birds species, the Masked Gnatcatcher (*Poliioptila dumicola*), the Vermilion Flycatcher (*Pyrocephalus rubinus*) the Blue-and-yellow Tanager (*Pipraeidea bonariensis*) and the Small-billed Elaenia (*Elaenia parvirostris*), in northeastern forests of Buenos Aires province. For this goal, the breeding biology was studied, describing its phenology, reproductive parameters and nest survival. In addition, special emphasis was placed on recording the effect on the reproductive success of two types of parasitism: the brood parasitism of the Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*) and the ectoparasitism of flies of the genus *Philornis*, also determining whether their occurrences were affected by the temporal and environmental characteristics. Finally, the temporal variations and the physical characteristics of the habitat were related to the daily survival rates of the nests. In this sense, during three consecutive breeding seasons (2015-2018), a total of 663 nests were monitored: 207 for the Masked Gnatcatcher, 302 for the Vermilion Flycatcher, 55 for the Blue-and-yellow Tanager and 99 for the Small-billed Elaenia. All species (except for a single nest of Small-billed Elaenia) built their nests in native tree species, and almost exclusively in Tala. The reproductive season lasted around four months, being the Small-billed Elaenia with ~ 100 days the one with the shortest duration, and the Masked Gnatcatcher with ~ 140 days, the longest. The period of most active nests occurred in November and December. The clutch size varied from 2 to 4 eggs, being of 3 eggs for the Masked Gnatcatcher, 2.9 eggs for the Vermilion Flycatcher and the Blue-and-yellow Tanager and 2.3 eggs for the Small-billed Elaenia. Predation was the main cause of nest failure for all

species (55% for the Masked Gnatcatcher, 78% for the Vermilion Flycatcher, 51% for the Blue-and-yellow Tanager and 90% for the Small-billed Elaenia). The *Philornis* parasitism had a remarkable detrimental effect for three of the four species. The effect was lethal, as it meant an increase in chicks' mortality, and sub lethal, since it altered their growth parameters. A particular case was that of the Small-billed Elaenia for which no significant negative effects were registered, due that the larvae didn't develop normally, remaining small in lumps under the skin. The Shiny Cowbird parasitism had a differential effect for each species. For the Vermilion Flycatcher there were no events of parasitism and for the Small-billed Elaenia there were only two events in which the parasitic chick successfully fledged. For the Blue-and-yellow Tanager ~25% of the nests were parasitized. Egg survival was significantly lower in parasitized nests than in non-parasitized nests, and the parasitic chicks never survived in the nest for more than ~4 days (probably due to incompatibility of the diet). For the Masked Gnatcatcher ~34% of the nests were parasitized and in this species the Shiny Cowbird chicks successful fledged. Both egg survival and hatching success were significantly lower in parasitized nests than in non-parasitized nests (mainly due to crushing of host eggs by the parasitic eggs during the laying). For both the Blue-and-yellow Tanager and the Masked Gnatcatcher, the parasitism chance increased with the distance from the nest to the edge of the forest, and also, for the Masked Gnatcatcher the parasitism chance increased with the decrease in forest cover at habitat level. Nest survival values were different for the species studied: ~19% for the Masked Gnatcatcher, ~21% for the Blue-and-yellow Tanager, ~33% for the Vermilion Flycatcher and ~40% for the Small-billed Elaenia. For the Masked Gnatcatcher, the brood parasitism had a negative effect on the daily survival rate and the nest age had a quadratic effect (reaching the highest values towards the middle of the nesting cycle and descending at the ends of this). For

the Blue-and-yellow Tanager the daily survival rate was quadratic for the duration of the breeding season (being lower at the ends of it) and decreased with the increase of forest cover in the territory. Finally, for the Small-billed Elaenia the nest age had a significant effect on the daily survival rate when predation was considered as the only cause of failure. The results reported are important to understand the breeding biology of these species and provide valuable information for the passerine birds of the southern cone of the Neotropics. In this regard, excels the detailed record of the relationships of these birds with *Philornis* and the Shiny Cowbird, which was possible by the exhaustive monitoring of the nests. In addition, relevant data are presented that complement and expand the information available on how the characteristics of the habitat affect the birds' breeding biology. In this sense, the results promote the idea of conserving forests in good condition, especially without the presence of exotic tree species and of an extension large enough so that the birds are not that affected by the Shiny Cowbird parasitism. It is expected that these contributions can be used for management and conservation decisions related to these native forests, which are in a continuous process of degradation and fragmentation.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

INTRODUCCIÓN

La fragmentación y pérdida de hábitat es un fenómeno que afecta negativamente a todos los organismos (Lord y Norton 1990, Saunders et al. 1991, Fahrig 2003) y es sin dudas, una de las causas más importantes de pérdida de biodiversidad a nivel global (Rolstad 1991, Fahrig 2003, Fischer y Lindenmayer 2007). Puede generar disminución en la riqueza de especies (Findlay y Houlihan 1997), cambios en las distribuciones y abundancia de las poblaciones (Hinsley et al. 1995, Thompson et al. 2002, Segura et al. 2014), alteraciones en las interacciones entre especies (Taylor y Merriam 1995, Thompson et al. 2002, Tewksbury et al. 2006), disminución del éxito reproductivo (Kurki et al. 2000, Stephens et al. 2003), disminución del éxito de dispersión (Bélisle et al. 2001) y cambios en las tasas de depredación (Robinson et al. 1995, Bergin et al. 2000, Chalfoun et al. 2002, Thompson et al. 2002, Tewksbury et al. 2006, Segura y Berkunsky 2012, Segura y Reboresda 2012a).

En la literatura existe un fuerte debate en relación a las implicancias y alcances de los términos ‘fragmentación’ y ‘pérdida de hábitat’, las medidas que se utilizan para dar cuenta de cada una, y las escalas a las que dichos procesos suceden (Fahrig 2003, Didham et al. 2012). Una definición ampliamente utilizada de fragmentación del hábitat refiere al proceso por el cual la pérdida de hábitat genera un mayor número de parches de menor superficie, aislados unos de otros por una matriz de un hábitat diferente al original (Wilcove et al. 1986, Fahrig 2003, Didham et al. 2012). Esta definición implica además, un incremento en la intensidad de uso de la tierra en los ambiente modificados, y una mayor influencia de las áreas modificadas sobre los parches remanentes de vegetación nativa (McIntyre y Hobbs 1999). Un componente clave de esta definición es la dependencia de la configuración espacial de la pérdida de hábitat, en otras palabras, es posible que se produzca pérdida de hábitat sin fragmentación, pero no que

exista fragmentación sin pérdida de hábitat (Didham et al. 2012). En este sentido, los efectos de la pérdida de hábitat están mediados en gran parte por los cambios en la configuración espacial del hábitat, es decir que la pérdida de hábitat actúa a través de cambios en la configuración espacial y no es independiente de ella. Contraria a esta definición, autores como Fahrig (2003) han intentado independizar los conceptos de pérdida de hábitat y fragmentación, lo que supone en primera instancia que la fragmentación (denominada fragmentación *per se*) sea entendida como la separación de un ambiente en un mayor número de partes. Sin embargo, ello no implica que esas partes deban ser de menores dimensiones, proceso que como ya se destacó, no ocurre en la naturaleza y que por lo tanto debe ser modelado para poder ser cuantificado y medido. Por lo tanto, en el presente trabajo, siguiendo a Didham et al. (2012), se considerará la interdependencia de los procesos de pérdida y fragmentación de hábitat. Bajo este marco, el hábitat del presente estudio se caracteriza por una disminución de la cobertura original (menor cantidad de cordones de bosque), menor tamaño de los fragmentos de bosque remanentes, y aumento en el aislamiento de dichos fragmentos (Rolstad 1991, Fahrig 2003, Stephens et al. 2003, Didham et al. 2012).

Los efectos de la fragmentación y pérdida de hábitat pueden variar al ser medidos a diferentes escalas (Stephens et al. 2003) y la extensión y resolución espacial y temporal de un estudio pueden afectar los fenómenos observados en un sistema y las inferencias que se extraen de ellos (Lopez de Casenave et al. 2007). En este sentido, dada la gran variedad de factores que pueden afectar la fragmentación y pérdida de hábitat y las inferencias que se extraen de ello, adoptamos un enfoque de múltiples escalas para el análisis de los datos.

Las aves no se ven exentas del impacto de los procesos de fragmentación y pérdida de hábitat, y si bien cada especie responde de manera particular (Thiollay 1999, Lens et al. 2002),

hay suficiente consenso en que el impacto tiene un efecto negativo (Rolstad 1991, Chalfoun 2002). En este sentido, se ha demostrado que afecta negativamente la reproducción, el éxito de apareamiento, la supervivencia de adultos y pichones, la disponibilidad de recursos alimenticios y la dinámica poblacional de las aves (Rolstad 1991, Robinson et al. 1995, Zanette et al. 2000, Chalfoun 2002, Lampila et al. 2005, Borges y Marini 2010, Poulin y Villard 2011,). Las consecuencias son producto de múltiples factores, entre los que destaca la influencia que genera el hábitat sobre los depredadores (Robinson et al. 1995, Lahti 2001, Tewskbury et al. 2006), las especies ectoparásitas de pichones (Dudaniec et al. 2007, Antoniazzi et al. 2011, O'Connor et al. 2010a, Segura y Reboresda 2011, Manzoli 2013), sobre la especie parásita de cría, el Tordo Renegrido (*Molothrus bonariensis*, Robinson et al. 1995c, Zanette et al. 2005, Tewskbury et al. 2006) y sobre el microclima de los fragmentos de bosque (Saunders 1991, Loye y Carroll 1998).

Se ha demostrado que las tasas de depredación de nidos se ven aumentadas por la fragmentación del hábitat (Hoover 1995, Tewskbury et al. 2006) y, teniendo en cuenta que la depredación es la fuente primaria de fracaso de nidos en la mayoría de las aves (Schmidt y Whelan 1999), sus consecuencias podrían afectar y alterar las relaciones de las especies con su hábitat. En este sentido, las características de la cobertura en el entorno inmediato al nido puede influir sobre la supervivencia de los mismos, ya que se genera un intercambio entre favorecer el ocultamiento y la inaccesibilidad contra los depredadores visuales (Martin 1992, Segura et al. 2012) y la necesidad por parte de la pareja reproductiva de mantener un campo visual alrededor del nido, para facilitar la comunicación y visualizar posibles depredadores y conespecíficos a una mayor distancia (Götmark et al. 1995). Hay estudios que no encuentran relación entre las tasas de depredación y el grado de cobertura alrededor del nido (Holway

1991, Howlett y Stutchbury 1996, Burhans y Thompson III 1998); y estudios que concluyen que la mayor cobertura en las inmediaciones del nido aumenta el ocultamiento y, por lo tanto, el riesgo de depredación disminuye (Alonso et al. 1991, Martin 1992, Norment 1993, Gregg et al. 1994, Segura et al. 2012). Además, otras características, como la altura del nido, la distancia del mismo al borde de la copa y la altura del árbol nido pueden ser relevantes. Algunos autores han encontrado que las aves seleccionan la localización de sus nidos en función de características que le ayuden a ocultarlo de los depredadores. Por ejemplo, Segura y Arturi (2009) encontraron que la frecuencia de anidación del Cardenal Común (*Paroaria coronata*) fue mayor en árboles más altos y con mayor cobertura de copa, y Alonso et al. (1991) encontraron que el Rabilargo Asiático (*Cyanopica cyanus*) colocó sus nidos en una posición preferencial, a una altura intermedia en la copa y alejados del tronco central, pero no lo suficiente como para quedar al borde de copa.

Las características del hábitat a escalas mayores, como la del territorio y el hábitat, también influyen sobre las tasas de depredación de nidos (Hoover 1995, Kerns et al. 2010, Segura y Reboresda 2012a). Por ejemplo, los parches de bosque con mayor cobertura arbórea podrían afectar las capacidades auditivas, olfativas y visuales de los depredadores para acceder al nido (Martin 1993, Kerns et al. 2010), o afectar directamente sus capacidades motoras (Martin y Li 1992), minimizando de esta manera el riesgo de depredación. A esta escalas, se ha demostrado que una mayor fragmentación promueve el aumento en la abundancia y diversidad de depredadores a medida que los parches de bosque disminuyen (Small y Hunter 1988, Hartley y Hunter 1998, Chalfoun et al. 2002, Thompson et al. 2002), lo que en definitiva se traduce en un aumento en las tasas de depredación de nidos (Marini et al. 1995, Donovan et al. 1997, Chalfoun et al. 2002).

La presencia e intensidad del ectoparasitismo de moscas del género *Philornis*, puede generar efectos perjudiciales sobre sus hospedadores, disminuyendo la supervivencia y las tasas de crecimiento de los pichones de las aves (Arendt 1985a, b, Delannoy y Cruz 1991, Dudaniec y Kleindorfer 2006, Rabuffetti y Reboresda 2007, Segura y Reboresda 2011, Quiroga y Reboresda 2012). Este género incluye un total de 50 especies (Couri y Carvalho 2003, Dudaniec y Kleindorfer 2006), donde la gran mayoría de sus larvas (no así los adultos) son parásitas de numerosas especies de aves (Teixeira 1999, Dudaniec y Kleindorfer 2006, McNew y Clayton 2018). Se ha demostrado que el parasitismo de *Philornis* se ve influenciado por características ambientales, como la cantidad de precipitaciones (Dudaniec et al. 2007, Antoniazzi et al. 2011, Manzoli 2013) y las características estructurales del bosque (O'Connor et al. 2010a, Segura y Reboresda 2011; ver capítulo 4 para más detalles sobre este ectoparásito).

El parasitismo de cría es una de las fuentes primarias de fracaso de nidos (Schmidt y Whelan 1999), y su efecto puede magnificarse por la fragmentación del hábitat (Hoover 1995, Tewskbury et al. 2006). Las características del entorno que las especies nidificantes seleccionan para favorecer el ocultamiento y la inaccesibilidad contra las especies parásitas de cría podrían perder efectividad si el hábitat se ve modificado (Martin 1992, Burhans 1997, Segura y Reboresda 2012b). A su vez, las especies parásitas de cría del género *Molothrus* utilizan diferentes ambientes para las actividades de alimentación y nidificación. Se alimentan en ambientes abiertos mientras que la mayoría de las especies que parasita nidifican en los parches de bosque (Thompson 1994, Chace et al. 2005). Por lo tanto, los ambientes altamente modificados en los que se remueven sectores de bosque y son reemplazados con matriz de pastizal, pueden soportar grandes poblaciones de la especie, lo que aumenta la virulencia de

parasitismo para las especies que nidifican en los parches de bosque remanentes (Robinson 1992, Thompson et al. 2002).

Las alteraciones del microclima dentro y en los alrededores de los parches remanentes producto del cambio en la cobertura y estructura de los bosques pueden generar mayor desprotección de los nidos frente a las inclemencias climáticas (Saunders 1991). Además, pueden producir una pérdida de la efectividad de las características del entorno al nido que las especies seleccionan para mantener ciertas condiciones microclimáticas de temperatura y humedad con el fin de disminuir la frecuencia de ectoparásitos (Loye y Carroll 1998).

Existen características del ambiente que pueden verse influenciadas por el paso del tiempo y afectan la reproducción de las aves. Por ejemplo, las tasas de supervivencia de los nidos pueden disminuir a medida que avanza el ciclo de nidificación (edad del nido), debido a que en la etapa de pichones se produce un incremento en la frecuencia de las visitas de alimentación y los depredadores pueden utilizarlo como pistas para encontrarlos (Skutch 1949, Martin et al. 2000). A su vez, también se incrementa la frecuencia y el volumen de las vocalizaciones de los pichones a medida que crecen (Briskie et al. 1999), lo que también puede ser una señal para los depredadores de nidos. Sin embargo, otros autores (Martin et al. 2000, Segura y Reboresda 2012a) reportaron el patrón inverso, es decir, que las tasas de supervivencia diaria de los nidos aumentaron con la edad del mismo. Los nidos más vulnerables son depredados más tempranamente dentro del ciclo reproductivo. Además, se ha discutido que los padres defenderían el nido con mayor intensidad en la etapa de pichones, ya que la inversión que han realizado en el intento reproductivo será mayor a medida que se incrementa la edad del nido (Montgomerie y Weatherhead 1988, Grant et al. 2005, Segura y Reboresda 2012a). El segundo factor temporal a considerar es el momento de inicio de la nidada dentro de la

temporada reproductiva. De manera general, la supervivencia de los nidos disminuye conforme avanza la temporada reproductiva producto de un aumento en la abundancia y movimiento (dispersión de juveniles) de los depredadores (Grant et al. 2005, Segura y Reboveda 2012a).

Los bosques naturales del noreste de la provincia de Buenos Aires, conocidos localmente como talaes, constituyen una de las más importantes comunidades boscosas de la Pampa Oriental, asociadas a elementos faunísticos del Espinal y la Pampa. Por su cercanía a los grandes centros urbanos, la fuerte actividad agrícola-ganadera, la tala indiscriminada en las últimas décadas, la extracción de material calcáreo y el establecimiento de plantaciones forestales, se encuentra en un progresivo proceso de degradación, lo que los convierte en uno de los bosques en mayor riesgo de conservación en Argentina (Goya et al. 1992, Arturi y Goya 2004, Athor et al. 2004). En la actualidad, remanentes de estos bosques se encuentran protegidos dentro de reservas naturales de carácter nacional, provincial o municipal, sin embargo, la mayor parte de la superficie es de propiedad privada sin regulación por parte del estado (Stupino et al. 2004).

Si bien los estudios en los que se intenta relacionar la fragmentación y pérdida de hábitat son abundantes, los realizados en bosques templados del hemisferio sur son aún escasos (Cueto y Lopez de Casenave 2000, Segura y Reboveda 2012a, Segura et al. 2014). Además, aunque los bosques del sitio de estudio presentan cierto grado de alteración, la configuración de los remanentes de bosque todavía permite un grado de comparación y análisis. En este sentido, el presente trabajo de tesis doctoral tiene como objetivo principal analizar el efecto de un determinado conjunto de características del hábitat, varias de las cuales reflejan los procesos de fragmentación y pérdida de hábitat, sobre el éxito reproductivo de cuatro especies de aves paseriformes, generando datos que puedan ser relevantes como

herramientas para la toma de decisiones en conservación de estos bosques y de las aves que reproducen en ellos.

Especies bajo estudio

Las especies a estudiar son: Tacuarita Azul (*Polioptila dumicola*), Churrinche (*Pyrocephalus rubinus*), Naranjero (*Pipraeidea bonariensis*) y Fiofio Pico Corto (*Elaenia parvirostris*). Las mismas han sido seleccionadas por presentar relativa abundancia de individuos en el área de estudio, lo que aumenta las probabilidades de hallar nidos. Además, al igual que para la mayoría de las aves neotropicales, es necesario contar con información más detallada sobre la biología reproductiva de dichas especies. Por otra parte, las especies presentan diferentes características como: 1) estrategias de alimentación, la Tacuarita Azul es una especie que se alimenta buscando y capturando insectos en las ramas y el follaje de la copa de los árboles (Cueto y Lopez de Casenave 2002), el Churrinche se alimenta cazando insectos al vuelo (Fitzpatrick 2004), el Fiofio Pico Corto busca y detecta sus presas desde una percha y las captura en el follaje con maniobras aéreas (Cueto y Lopez de Casenave 2002), y el Naranjero es una especie frugívora que se alimenta directamente de especies arbóreas (Hilty 2011) como Mora, Tala y Coronillo; 2) la nidificación podría ser diferente en varios aspectos, por ejemplo, los requisitos estructurales del hábitat podrían no ser similares para todas las especies, podrían necesitar tamaños y alturas de los fragmentos de bosque diferentes y especies arbóreas diferentes; 3) las especies podrían presentar también diferencias comportamentales, en cuanto a la intensidad y forma de defensa del nido, tasa de entrega de alimento a los pichones y cantidad de intentos reproductivos a lo largo de la temporada. Debido a la posible variabilidad en todos esos aspectos, se espera que la respuesta de cada especie a las variaciones en las características del hábitat difiera (ver también Rolstad 1991, Thiollay 1999). Esto significa que

algunas especies podrían responder positivamente a ciertas variaciones en el hábitat, otras de forma negativa, ser neutrales a los cambios, o responder diferencialmente según la escala de análisis.

En la actualidad, las cuatro especies seleccionadas están categorizadas como de 'baja preocupación' según la IUCN (2019), sin embargo, las poblaciones de dos de las especies, la Tacuarita Azul y el Churrinche, podrían encontrarse en declinación debido a la destrucción y fragmentación de los hábitats donde residen (IUCN 2019). El área de estudio comprende el sur de la distribución geográfica de las cuatro especies seleccionadas (Ridgely et al. 2013) y todas ellas nidifican en los talaes del noreste de la provincia de Buenos Aires (Pagano y Mérida 2009).

Tacuarita Azul

La Tacuarita Azul (Familia: Polioptilidae) se distribuye desde el centro y este de Brasil hasta el centro-este de Argentina y nidifica de septiembre a enero (Atwood y Lerman 2006) (Figura 1.1). Es una especie de pequeño tamaño (11 cm) de color azul grisáceo dorsalmente, con ventral más claro tornándose blanquecino hacia el vientre, cola algo erecta de color negra con timoneras externas blancas. El macho, a diferencia de la hembra, presenta un antifaz negro, característica que los diferencia (Figura 1.1) (Atwood y Lerman 2006, Narosky e Yzurieta 2012). Es una especie monógama, en la que las parejas pueden mantenerse juntas por más de una temporada reproductiva y donde los juveniles pueden permanecer con los padres hasta 7 meses (Fraga 1979). Habita diversos tipos de ambientes, como sabanas y bosques, en sectores donde las copas de los árboles no forman una cobertura continua (Atwood y Lerman 2006, de la Peña 2016).

Antecedentes de su Biología reproductiva

Es una especie de la que se conocen las características generales de su biología reproductiva, pero los reportes son en su mayoría de tipo descriptivo, no existiendo estudios completos sobre su biología o sobre tasas de supervivencia de nidos. Los trabajos de de la Peña (2005, 2013, 2016) resumen de forma general la duración del periodo reproductivo, material y ubicación de los nidos, tamaño de huevos, alimentación, periodos de incubación y permanencia de pichones en el nido, comportamiento y presencia de parasitismo de cría del Tordo Renegrado. En particular el trabajo de de la Peña (2016), recopila datos de biología reproductiva de observaciones de diversas fuentes.

La especie construye nidos en forma de taza de 5,5 a 6 cm de diámetro con fibras vegetales y líquenes en la cara externa, a una altura del suelo de entre 1 y 4 m (de la Peña 2005, de la Peña 2013). Presenta un tamaño de puesta de 3 a 5 huevos (comúnmente 3) blancos con tinte celeste verdoso con pintas castañas más abundantes en el polo mayor (Atwood y Lerman 2006, de la Peña 2013). Tiene un período de incubación y de pichones de 14-15 días (Atwood y Lerman 2006, de la Peña 2013). Es un ave inquieta que recorre incansablemente las ramas y el follaje de los árboles alimentándose de insectos y arañas (Cueto y Lopez de Casenave 2002). Esta especie es parasitada por el Tordo Renegrado (Lowther 2018). de la Peña (2005) reporta un éxito reproductivo aparente para la especie de ~72%.

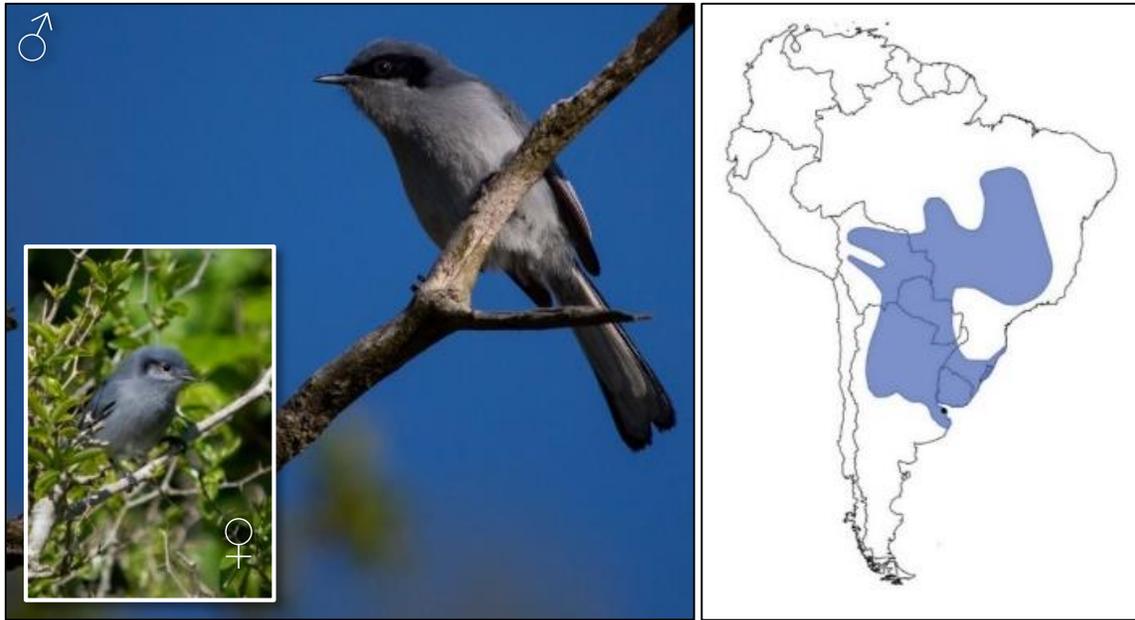


Figura 1.1. Ejemplares adultos de Tacuarita Azul (izquierda) y distribución de la especie (derecha).
Fotos: Gonzalez Exequiel.

Churrinche

El Churrinche (Familia: Tyrannidae), también conocido como bolita de fuego o brasita de fuego, tiene un amplio rango de distribución, habita de forma discontinua desde el sur de Estados Unidos hasta el centro-este de Argentina y nidifica de octubre a enero (Fitzpatrick 2004) (Figura 1.2). Es una especie que pertenece a la subfamilia Fluvicolinae y dentro de ésta, a la tribu Fluvicolini (72 especies). Existen 12 subespecies, siendo *P. rubinus rubinus* la subespecie presente en el área de estudio. Tiene un tamaño de 13 cm, el macho es muy llamativo, con corona, semicopete y ventral rojos y el resto negruzco, la hembra es menos llamativa, con dorso pardo, ventral claro estriado de gris y subcaudal rosáceo (Fitzpatrick 2004, Narosky e Yzurieta 2012) (Figura 1.2). La población reproductiva de la región es migradora, arribando mayormente en el mes de septiembre de zonas tan al norte como el sureste de Colombia (Fitzpatrick 2004).

Se lo encuentra en diversos tipos de hábitat, incluyendo bosques abiertos, praderas arboladas, estepas arbustivas y sabanas (Fitzpatrick 2004).

Antecedentes de su Biología reproductiva

Es una especie conspicua y con un amplio rango de distribución, por lo que varios aspectos de su historia natural han sido documentados, y su biología está relativamente bien estudiada. Es una especie que construye nidos en forma de taza de 4,3 cm de diámetro interno y a una altura de 2 a 4 m, con fibras vegetales, palitos, líquenes, musgos y telas de arañas e internamente lo recubre con plumas (Fitzpatrick 2004, Romero Munhoz 2015, de la Peña 2016). Presenta un tamaño de puesta de 2-3 huevos (raramente 4, Maugeri 2009) ovoidales de color crema con manchas de color castaño oscuro y grises más concentradas en el polo mayor (de la Peña 2016). Presenta un período de incubación de 13 a 15 días (Fraga 1977, Fitzpatrick 2004), pudiendo tener más de una puesta por temporada reproductiva (Fraga 1977, Fitzpatrick 2004) y en ciertos casos haciendo reutilización del nido (Ellison 2008). El período de pichones dura de 16-18 días (Fitzpatrick 2004). Esta especie presenta registros de parasitismo de Tordo Renegrado (Lowther 2018). Es un ave que se observa perchando en ramas desde donde localiza a sus presas (insectos) los cuales captura con un vuelo característico rápido y elástico (Fitzpatrick 2004). Fitzpatrick (2004) reporta un éxito aparente para una población al suroeste de Ecuador de ~49% ($n = 188$ nidos), mientras que Romero Munhoz (2015) reporta un éxito aparente de 17% para una población al sur de Brasil ($n = 52$ nidos), y Borrero (1972) reporta un éxito aparente de ~33% para una población en el centro de Colombia ($n = 18$ nidos).

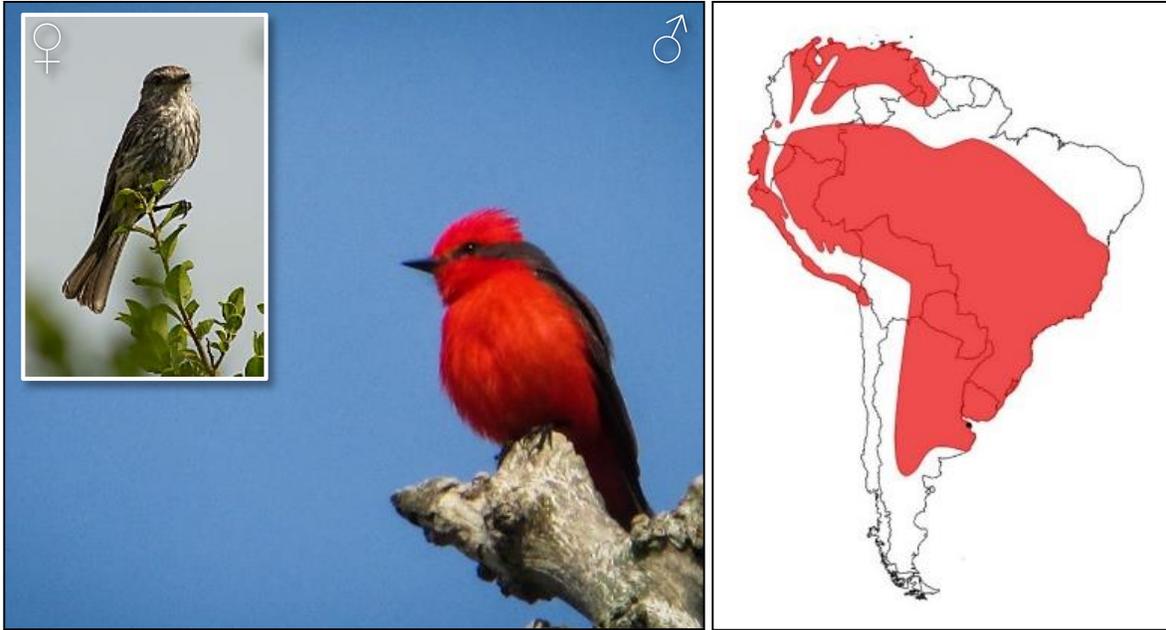


Figura 1.2. Ejemplares adultos de Churrinche (izquierda) y distribución de la especie en América del Sur (derecha). Fotos: Jauregui Adrián (macho), Gonzalez Exequiel (hembra).

Naranjero

El Naranjero (Familia: Thraupidae), también conocido localmente como Sietecolores, se distribuye por el oeste de Sudamérica desde Ecuador hasta el centro y este de Argentina y nidifica de diciembre a enero (Hilty 2011) (Figura 1.3). Su tamaño alcanza los 17 cm, de llamativa coloración, con capuchón celeste violáceo, dorso y loreal negros, rabadilla y pecho anaranjado, ventral amarillo y filetes en las alas y cola celestes. La hembra, a diferencia del macho, es de coloración más modesta, de dorso oliváceo y ventral ocráceo (Hilty 2011, Narosky e Yzurieta 2012) (Figura 1.3).

Antecedentes de su Biología Reproductiva

Es una especie que si bien tiene un amplio rango de distribución, su biología reproductiva es mayormente desconocida y solo existen reportes anecdóticos como los de Mason (1985) y de la Peña (2013) de tan solo uno y cuatro nidos, respectivamente. No existen datos de

supervivencia de nidos y éxito reproductivo, crecimiento de pichones, causa de fallo de los nidos, entre otros. Construye un nido simple en forma de taza, comúnmente a no más de 2 m de altura del suelo y presenta un tamaño de puesta de entre 2 y 4 huevos (Hilty 2011). Esta especie es parasitada por el Tordo Renegrado (Lowther 2018).

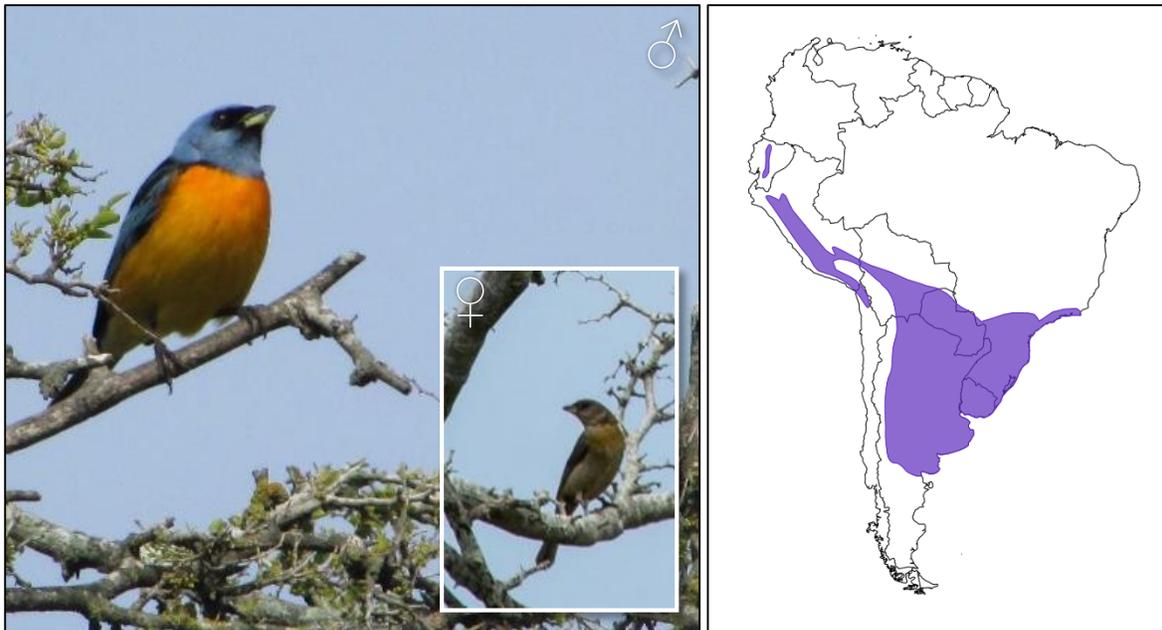


Figura 1.3. Ejemplares adultos de Naranjero (izquierda) y distribución de la especie (derecha). Fotos: Jauregui Adrián (macho), Gonzalez Exequiel (hembra).

Fiofío Pico Corto

El Fiofío Pico Corto (Familia: Tyrannidae): se encuentra dentro de la subfamilia Elaeniinae y dentro de ésta, en la tribu Elaeniini (133 especies) (Fitzpatrick 2004). Es una especie migradora que reproduce desde el este y sureste de Bolivia, Paraguay, sur de Brasil, Uruguay, hasta el centro este de Argentina, para migrar luego a la cuenca del Amazonas, llegando a lugares tan al norte como el noreste de Colombia y Venezuela (Fitzpatrick 2004, Capllonch y Lobo 2005) (Figura 1.4). Esta especie es poco conspicua, dorsalmente de color verde oliváceo y ventralmente blanquecina, con tres notables bandas blancas en las remeras. Presenta un fino

contorno blanco alrededor de los ojos y un parche blanco oculto en la corona, al igual que otros tiránidos. Ambos sexos son similares (Fitzpatrick 2004, Narosky e Yzurieta 2012). Habita gran variedad de bosques, preferentemente bordes de bosques y áreas relativamente abiertas (Fitzpatrick 2004).

Antecedentes de su Biología Reproductiva

Es una especie que si bien tiene un amplio rango de distribución, no se conoce mucho de su biología reproductiva, particularmente no se tienen datos de supervivencia de nidos y éxito reproductivo. El nido es una pequeña taza, de 6,5 cm de diámetro y 5 cm de profundidad construido con pequeñas ramas y fibras vegetales, recubierto externamente con musgos, telas de arañas y líquenes (Narosky y Salvador 1998, de la Peña 2013). Con una puesta de 2 a 3 huevos, un período de incubación de 14 días y período de pichones de 15 días (de la Peña 2013). También hay registrados eventos de parasitismo por Tordo Renegrido para la especie (Lowther 2018).



Figura 1.4. Ejemplar adulto de Fiofío Pico Corto (izquierda) y distribución de la especie (derecha). Foto: Anónima.

Objetivos generales

Evaluar el efecto temporal y de las características físicas del hábitat a diferentes escalas espaciales de análisis sobre el éxito reproductivo de cuatro especies de aves paseriformes, en bosques del noreste de la provincia de Buenos Aires.

Objetivos particulares

- a. Estudiar la biología reproductiva de las especies seleccionadas, describiendo y caracterizando su fenología y parámetros reproductivos.
- b. Evaluar el efecto del parasitismo de cría del Tordo Renegrado sobre el éxito reproductivo de las especies.
- c. Evaluar el efecto del ectoparasitismo de moscas del género *Philornis* sobre el éxito reproductivo de las especies.
- d. Evaluar el efecto temporal y de las características físicas del hábitat sobre la ocurrencia de parasitismo de cría del Tordo Renegrado y del ectoparasitismo de moscas del género *Philornis*.
- e. Evaluar las tasas de supervivencia diaria de nidos de las especies estudiadas en relación al efecto temporal y a las características físicas del hábitat, considerando las distintas escalas espaciales de análisis.

Hipótesis de trabajo

Para mayor detalle con respecto a las hipótesis que hay detrás de cada variable explicativa, ver las Tablas 4.1, 5.1 y 6.1. Se plantea a continuación una hipótesis general de trabajo de la cual se desprenden predicciones correspondientes a cada escala de análisis considerada:

Hipótesis general: Existe un conjunto de variables ambientales actuando a distintas escalas espaciales de análisis, que influyen sobre el éxito reproductivo de las especies estudiadas.

- Predicción 1: A escala del árbol-nido (menor escala de análisis), los nidos ubicados a mayor altura, con menor cobertura en su proximidad y en árboles de menor tamaño, presentarán una menor tasa de supervivencia diaria, mayor depredación, mayor frecuencia de parasitismo de cría, pero también menor prevalencia de *Philornis*.
- Predicción 2: A escala del territorio (escala intermedia de análisis), los nidos con menor cobertura arbórea y mayor índice de forma presentarán menor tasa de supervivencia diaria, mayor depredación y mayor frecuencia de parasitismo de cría. Además, los principales parámetros de crecimiento de los pichones se verán perjudicados.
- Predicción 3: A escala del hábitat (la mayor escala de análisis), los nidos que se encuentren en sectores con menor cobertura arbórea, mayor índice de forma y menor distancia al borde de bosque, presentarán menor tasa de supervivencia diaria, mayor depredación, mayor frecuencia de parasitismo de cría, pero también menor prevalencia de *Philornis*.

Ordenamiento de la tesis

Esta tesis está organizada en siete capítulos. En el presente capítulo se presentó el marco general del estudio, las especies bajo estudio (haciendo énfasis en lo que se desconoce para cada una) y finalmente los objetivos, hipótesis y predicciones que guían el desarrollo del estudio. En el segundo capítulo se describe el área de estudio, centrado en los bosques y su importancia de conservación. Además se detalla la metodología general de búsqueda y monitoreo de nidos y el marco conceptual del análisis de los datos. En el tercer capítulo se presentan los parámetros reproductivos generales para cada especie y las curvas de crecimiento poblacionales de los pichones. En el cuarto capítulo se presentan los datos del efecto del ectoparasitismo por moscas del género *Philornis* para cada especie, haciendo hincapié en las especies que se ven más afectadas, el efecto que produce en la supervivencia de los nidos y la relación que las variables temporales y del hábitat tienen con la prevalencia de este parásito. En el quinto capítulo se describe el efecto del parasitismo de cría sobre la reproducción, con énfasis en las especies que se ven más afectadas, y se analiza la relación entre las características del ambiente y la ocurrencia del parasitismo. En el sexto capítulo se presenta el efecto de las variables temporales y del hábitat sobre la tasa de supervivencia diaria de los nidos, con énfasis en las variables que se espera que representen los procesos de fragmentación y pérdida de hábitat. El capítulo siete incluye una discusión general y las consideraciones finales del trabajo de tesis.

CAPÍTULO 2

ÁREA DE ESTUDIO Y METODOLOGÍA

GENERAL

RESUMEN

En este capítulo se presenta una descripción del sitio de estudio, su localización geográfica y el clima que lo caracteriza. Se hace énfasis en la caracterización de los bosques presentes, destacando la importancia de los mismos para la región y las amenazas que enfrentan en la actualidad. Además, se presenta la metodología general de búsqueda y monitoreo de nidos aplicada en el trabajo de campo, y la forma en que se tomaron las medidas de vegetación en sus diferentes escalas de análisis.

ÁREA DE ESTUDIO

Sitio de Estudio

El estudio se llevó a cabo dentro de la estancia “Luis Chico”, la cual cuenta con una superficie de 2000 ha y está ubicada al noreste de la provincia de Buenos Aires, entre las localidades de Punta Indio y Verónica (35°20’S, 57°11’O) (Figura 2.1). El bosque presente, es en gran parte bosque nativo, conformado en su mayoría por bosques de renovales y en menor medida por algunos sectores con bosque maduro. También, cuenta con sectores donde el bosque nativo ha sido desmontado para generar potreros (zonas de pastoreo) para el ganado, y plantaciones de Eucalipto (*Eucalyptus camaldulensis*) que se utilizan como recurso maderero. El casco de la estancia y sectores puntuales de la estancia cuentan con una gran variedad de árboles exóticos, como Mora (*Morus alba*), Acacia Australiana (*Acacia melanoxylon*), Álamo (*Populus* spp.), Paraíso (*Melia azedarach*), y Acacia Negra (*Gleditsia triacanthos*) (Arturi y Goya 2004).

El sitio de estudio forma parte de la Reserva de Biosfera ‘Parque Costero del Sur’ (MAB-UNESCO) y del Refugio de Vida Silvestre ‘Bahía Samborombón’ (Dirección de Áreas Naturales

Protegidas, OPDS). La Reserva de Biosfera ‘Parque Costero del Sur’ fue declarada en el año 1984, abarcando una faja costera de 23500 ha entre las localidades de Magdalena y Pipinas, con el objetivo de lograr un desarrollo sustentable para la región, incluyendo ecosistemas costeros y terrestres en los que se trata de compatibilizar la conservación de los recursos naturales con el uso sustentable de los mismos. Esta área debe cumplir un rol importante como centro para estudios de investigación y de educación ambiental, teniendo siempre como fin último el desarrollo sustentable (SIB 2019). El Refugio de Vida Silvestre ‘Bahía Samborombón’ fue creado en el año 1997 abarcando una extensión de 402351 ha entre los partidos de Magdalena y La Costa, con el objetivo de Preservar las especies y la diversidad genética (OPDS 2019).

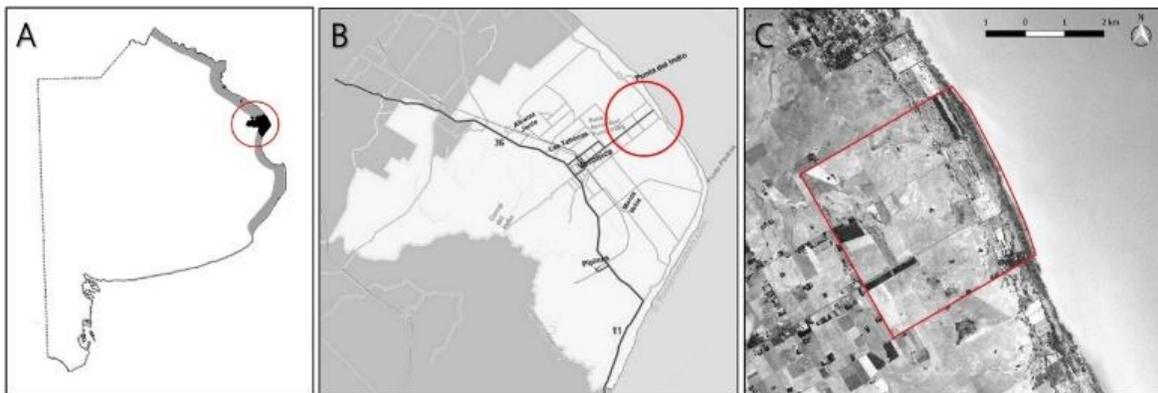


Figura 2.1. A) En gris se muestra el área de distribución de los talares en la Provincia de Buenos Aires, y dentro del círculo rojo se destaca el partido de Punta Indio, B) sector de la Reserva de Biosfera Parque Costero del Sur donde se encuentra el sitio de estudio (círculo rojo), C) límites de la Estancia Luis Chico. Imagen SPOT6 (1,5 m resolución especial) provista por la CONAE.

Clima

La región se caracteriza por tener veranos cálidos y lluviosos, con la mayoría de las precipitaciones entre los meses de octubre y marzo. El Servicio Meteorológico Nacional reporta una precipitación anual de 1023 mm y una temperatura media anual de 16 °C para el período

1981–2010 (Tabla 2.1). La cercanía del Río de La Plata y el Océano Atlántico confieren características oceánicas al clima de esa región, generando bajas amplitudes térmicas diarias y estacionales (Arturi y Goya 2004).

Tabla 2.1. Datos de precipitación acumulada y temperatura promedio durante las tres temporadas de muestreo y durante el período 1981-2010. Los datos fueron provistos por el Servicio Meteorológico Nacional. S/D = sin datos.

	1981-2010		2015-2016		2016-2017		2017-2018	
	Temp	Prec	Temp	Prec	Temp	Prec	Temp	Prec
Octubre	15,7	100,2	S/D	S/D	15,9	70	15,9	81
Noviembre	18,5	107,9	18,1	97	18,3	53	17,7	25
Diciembre	21,2	78,7	22	32	23,1	79	21,7	87,9
Enero	22,8	84,1	23,2	41	23,5	97,5	23,2	156
Febrero	22,0	112,6	24,1	85	24	141	22,2	43
Total	<i>20</i>	<i>483,5</i>	21,9	255	21	440,5	20,1	392,9

El Talar

Los bosques dominados por Tala (*Celtis ehrenbergiana*) y Coronillo (*Scutia buxifolia*) son conocidos localmente como ‘talares’ y constituyen la principal comunidad boscosa de la Provincia de Buenos Aires (Goya et al. 1992). El Tala es una especie arbórea caducifolia de copa amplia y extendida, que se caracteriza por estar ramificada en abundancia y presentar fuertes espinas (Figura 2.2). El Coronillo, a diferencia del Tala, es una especie perennifolia de copa esférica extendida y muy densa, y presenta grandes espinas cónicas (Figura 2.2). Ambas especies, debido a las características de sus copas, presencia de espinas y frutos comestibles, son especies de importancia para la alimentación, nidificación y refugio de muchas especies de aves. Además de las especies dominantes pueden hallarse Molle (*Schinus longifolius*), Ceibo (*Erythrina crista-galli*), Ombú (*Phytolacca dioica*) y Espinillo (*Acacia caven*) como

especies acompañantes (Arturi y Goya 2004). Estos bosques se distribuyen desde San Nicolás de los Arroyos al noreste de la provincia de Buenos Aires, en la ribera del Paraná, hasta las cercanías de la localidad de Mar del Plata al norte del litoral Atlántico (Figura 2.1) (Parodi 1940, Cabrera 1944, Goya et al. 1992). Este tipo de bosque se encuentra fuera del área de inundación de los ríos y se desarrolla sobre suelos más sueltos y permeables lo cual permite un mayor crecimiento del sistema radicular facilitando la instalación de las plántulas y su desarrollo (Parodi 1940, Facelli y León 1986). En la zona sur de su distribución, los talaes ocupan las áreas de relieve positivo (Parodi 1940) constituidas por depósitos calcáreos (conchilla) (Fidalgo et al. 1973). Estos depósitos forman cordones paralelos a la costa y presentan un ancho de entre 15 y 50 m. Los cordones alternan con áreas de relieve negativo (intercordones) cubiertas por pastizales anegables, por lo tanto, las diferencias en las características edáficas determinan la existencia de límites netos entre el bosque y el pastizal. El anegamiento reduce el desarrollo de las especies arbóreas (Nambiar y Sands 1993) ya que produce mortalidad de raíces por anoxia, lo que se suma a una alta cobertura de gramíneas que reducen la colonización por parte de las leñosas (Parodi 1942, Facelli y León 1986). Debido a esto, en el sitio de estudio los talaes se caracterizan por estar dispuestos en franjas paralelas al río de La Plata en el sector más cercano al mismo, donde los cordones más cercanos al río presentan mayor cantidad de ejemplares de Coronillo, ya que la mayor superficialidad de la napa en las cercanías de la costa constituye una limitante para el Tala (Figura 2.3), mientras que los cordones siguientes presentan en mayor medida ejemplares de Tala, pero el Coronillo sigue estando relativamente bien representado. En las zonas más alejadas del río se pueden encontrar parches de bosque aislado dominados por Tala, cuyo diámetro puede variar de 30 a 200 m (Figura 2.4). La altura del dosel del Talar varía entre 7 m y 11 m.

Los talares cuentan con una gran cantidad de especies características de flora y fauna. Con lo que respecta a las aves, es considerado un área importante para la conservación de las mismas (Hummel y Rodriguez 2005). Se han registrado a la fecha más de 200 especies de aves, destacándose 6 especies globalmente amenazadas (*Buteo swainsoni*, *Bartramia longicauda*, *Tryngites subruficollis*, *Larus atlanticus*, *Spartonoica maluroides* y *Polystictus pectoralis*) y un endemismo (*Asthenes hudsoni*).

Los talares han sufrido un proceso de degradación muy importante desde principios de siglo debido a la expansión de las fronteras urbana y agropecuaria, la utilización de su madera como leña (Parodi 1940), extracción de material calcáreo, ganadería, y plantaciones de bosques comerciales (Arturi y Goya 2004). La extracción de madera que se realizó con mayor intensidad en las décadas del 40' y 50' fue utilizada principalmente como combustible por algunas industrias locales. La baja renovación del bosque por reproducción sexual y la alta capacidad de rebrote de cepa, indican que su persistencia depende de la supervivencia de los ejemplares adultos. Considerando que el efecto combinado de la pérdida y degradación del hábitat son los factores más importantes que amenazan a las aves (Temple 1986, Boyce 1992), estos bosques tienen un alto valor de conservación (Di Giacomo et al. 2007).

El estudio fue realizado con permisos otorgados por la Dirección de Áreas Naturales Protegidas del Organismo Provincial para el Desarrollo Sostenible (OPDS #17717), en el marco del proyecto 'Efecto de las características físicas del hábitat sobre la reproducción de las aves en bosques naturales del noreste de la provincia de Buenos Aires'.



Figura 2.2. Ejemplar de Tala con el detalle de sus hojas (izquierda). Ejemplar de Coronillo con el detalle de sus hojas, (derecha). Fotos: Gonzalez Exequiel.

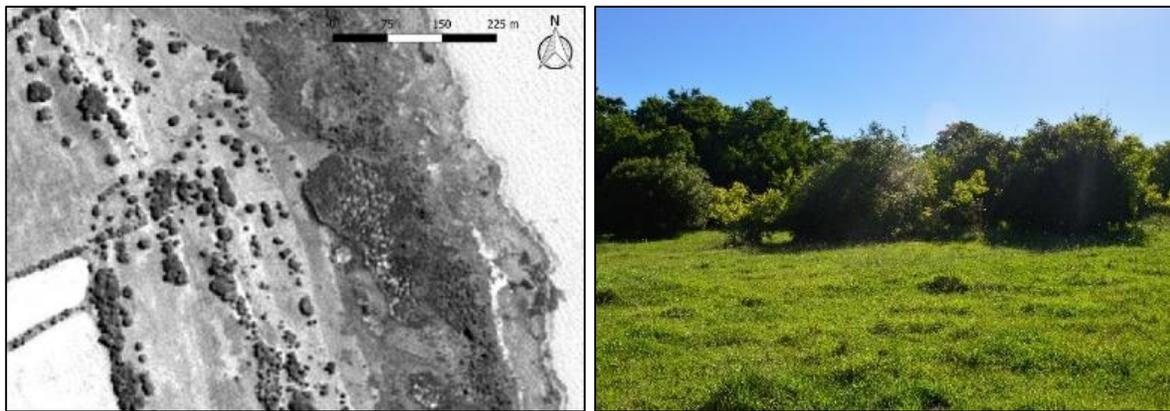


Figura 2.3. Sector de la estancia donde se observan cordones paralelos al río de La Plata con sectores donde hay predominancia de Coronillo. Foto: Gonzalez Exequiel.

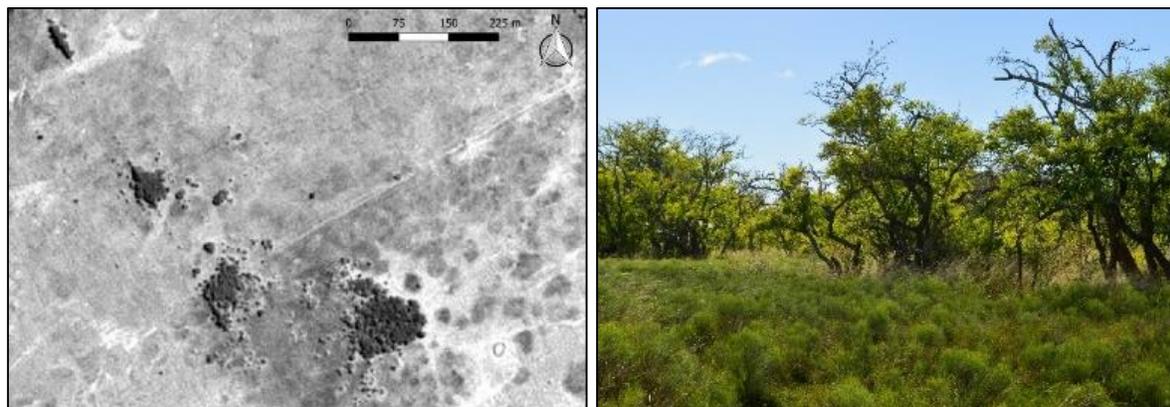


Figura 2.4. Sector de la estancia donde se observan parches de bosque aislados con predominancia de Tala. Foto: Gonzalez Exequiel.

BÚSQUEDA Y MONITOREO DE NIDOS

La búsqueda y monitoreo de los nidos se llevó a cabo desde octubre a mediados de febrero durante tres temporadas reproductivas (2015-2016, 2016-2017 y 2017-2018). Los nidos fueron encontrados mediante búsqueda sistemática en los lugares potenciales que las especies suelen utilizar para nidificar y observando el comportamiento de las parejas reproductivas previa identificación de sus territorios (Martin y Geupel 1993). Los métodos de búsqueda variaron ligeramente dependiendo de la especie, ya que cada una tiene un comportamiento particular y además prefieren determinados sectores del bosque y dentro de las copas de los árboles. Para la Tacuarita Azul se identificaron los territorios y luego se procedió a seguir a los adultos hasta el momento en que retornaran al nido, o se buscó el nido en las ramas de los árboles una vez identificada la zona por la que los adultos se desplazaban repetidamente. Para esta especie además se utilizó el uso de playback para atraer a los adultos (es una especie que defiende muy activamente su territorio) y poder así seguirlos. Para el Churrinche la técnica consistió en identificar los territorios, en la mayoría de los casos por la visualización inicial del macho, el cual es muy conspicuo, para luego tratar de encontrar a la hembra y seguirla hasta que visitara el nido. También para esta especie, en muchas ocasiones, el nido era hallado buscando activamente en las ramas de los árboles, ya que nidifican generalmente en sectores abiertos del bosque y prefieren horquetas en las copas de los árboles que no estén muy cubiertas de vegetación. Para el Naranjero, la búsqueda fue más compleja y difícil, ya que los territorios son más grandes y menos definidos y tienen un comportamiento social particular, en donde es frecuente observar grupos de 3 a 6 individuos y eso dificultaba la identificación correcta de los territorios. Cuando se identificaba una zona donde una pareja se movía con regularidad, el nido era encontrado buscando activamente entre las ramas. En otras ocasiones,

se procedía a realizar playback para así identificar el lugar de donde la hembra salía a encontrarse con el macho y defender el territorio, encontrando así el nido. Para el Fiofío Pico Corto se identificaron las parejas a través del canto y las llamadas, ya que es una especie poco conspicua y que suele estar oculta entre el follaje de los árboles. Una vez identificada la pareja, se procedía a buscar activamente el nido entre las ramas, ya que los adultos suelen permanecer en las inmediaciones del mismo. La localización de cada nido fue georreferenciada con GPS (Garmin) para facilitar el monitoreo posterior.

Los nidos se visitaron diariamente durante la puesta de huevos y el período esperado de eclosión, y cada 2-3 días durante el período de incubación y cría de los pichones. Cuando los pichones se aproximaban a la fecha de abandonar el nido (10-12 días de edad), los nidos fueron inspeccionados a una distancia de 1-3 m para minimizar el riesgo de vuelo prematuro. Todos los nidos fueron monitoreados hasta que los pichones abandonaron exitosamente el nido, o hasta que el intento de nidificación fracasó. Para poder realizar el monitoreo de los nidos, en los casos en que fue necesario, se accedió a los mismos trepando por las ramas del árbol nido, o bien, se utilizó una escalera.

Se consideró un nido desierto si los huevos se encontraban fríos o si no se observaba actividad parental cercana al nido durante la visita al mismo (período de 5-10 min), o cuando todos los pichones murieron como resultado del parasitismo de *Philornis* spp. (ver Segura y Reboreda 2011). Un nido se consideró depredado si el contenido del nido desapareció entre dos visitas consecutivas y no se observaba actividad parental cercana (Segura y Reboreda 2012a). En los casos en los que una pareja realizó reintentos de nidificación, los mismos se monitorearon de la misma manera propuesta.

Para evaluar el posible efecto que podría tener el monitoreo de los nidos sobre el éxito de la nidada, debido a una posible utilización de los predadores del rastro dejado por el investigador, o por el contrario, que el monitoreo disuada a los depredadores (Mayer-Gross et al. 1997, Ortega et al. 1997, Weidinger 2008), se dejó en cada temporada y para cada especie un subconjunto de nidos a los cuales únicamente se los monitoreó a una distancia prudencial (3 a 5 m) para determinar éxito o fracaso.

Medidas del nido, huevos y pichones

Los parámetros que se midieron del nido y la puesta fueron: a) datos morfométricos de la taza-nido (altura, diámetro externo e interno, y profundidad de la cámara); b) materiales utilizados para la construcción; c) fechas de encuentro del nido, construcción, puesta, eclosión, fracaso y abandono del nido; d) número de huevos puestos; e) número de pichones nacidos; f) número de pichones que abandonaron el nido; g) tamaño de los huevos (masa y diámetros mayor y menor); h) medidas morfométricas de pichones (masa, longitud del tarso, ala y culmen); i) día en que se encuentra la primera larva de *Philornis* spp. en el pichón; j) intensidad de ectoparasitismo (número de larvas por pichón); k) día que se produce un evento de parasitismo de Tordo Renegrado; l) intensidad de parasitismo de cría (número de huevos parásitos por nido). Para mayores detalles sobre las metodologías aplicadas para obtener estas variables ver capítulos 3, 4 y 5, según corresponda.

Variables temporales

Para tener en cuenta el efecto temporal sobre el éxito reproductivo de las especies se consideraron las siguientes variables temporales: a) momento de la temporada reproductiva, medida como el día en que inicia el intento de nidificación, es decir, el día de puesta del primer

huevo), b) edad del nido, la cual se determinó con certeza para los nidos que se encontraron durante la construcción del nido (y posterior puesta) y la puesta de huevos; y fue estimada a partir de la fecha de eclosión de los huevos o el tamaño de los pichones según se encontrara en período de incubación o pichones, respectivamente. Cabe destacar que las variables temporales son una medida indirecta de los cambios en los parámetros reproductivos de las aves, ya que el efecto propiamente dicho es ejercido por características del ambiente y de los individuos que responden al paso del tiempo de alguna manera particular.

MEDIDAS DE VEGETACIÓN

Considerando el alcance del presente estudio, el muestreo de vegetación se realizó a tres escalas espaciales de análisis, siguiendo lo propuesto por Thompson et al. (2002). De esta manera, se intenta detectar el efecto que cada una de estas variables podría tener sobre el éxito reproductivo de las aves, ya que la escala a la que se realiza el estudio puede afectar la probabilidad de encontrar dichos efectos (Saab 1999, Stephens et al. 2003). Las medidas para las escalas de análisis de territorio y hábitat fueron realizadas a partir de una imagen SPOT6, de una resolución espacial de 1,5 m cedida por la Comisión Nacional de Actividades Espaciales (CONAE).

Escala de árbol-nido

Esta escala considera las características físicas de la vegetación en la vecindad inmediata al nido (Saab 1999, Thompson III et al. 2002, Segura et al. 2012), como así también las características físicas del árbol nido donde la especie realizó el intento de nidificación (Saab 1999, Thompson III et al. 2002, Segura y Reborada 2012a). Se registraron las siguientes

características luego de que el nido fracasó o los pichones abandonaron exitosamente el nido (Segura y Berkunsky 2012, Segura et al. 2012):

- a. Cobertura del nido: medida como la cobertura de hojas y ramas en los 50 cm alrededor del nido en línea recta en dirección a los 4 puntos cardinales, por encima y por debajo del nido. Para ello se tomó una medida del porcentaje de cobertura de hojas y ramas cada 10 cm con una varilla graduada. Debido a que esta clasificación en categorías se realiza de manera visual, y por lo tanto puede haber diferencias entre distintos observadores, la misma fue realizada por el mismo observador para todos los nidos.
- b. especie de árbol sobre la que construye el nido.
- c. altura del árbol-nido: medida desde el suelo hasta la rama más alta del árbol con una varilla graduada de 3 m de largo y en los casos en las que el árbol era demasiado alto se utilizaba la técnica de triángulos semejantes, en la cual a partir de desplazarse una distancia conocida de la base del árbol y luego medir su altura relativa con una regla graduada, se puede obtener la distancia aproximada con la siguiente fórmula: $H = h \left(\frac{D}{d} \right)$, donde H = altura estimada del árbol, D = distancia del árbol al observador, d = distancia de la regla al observador, y h = altura aparente del árbol en la regla.
- d. altura del nido desde el suelo: medida con una varilla graduada de 3 m de largo.
- e. distancia desde el nido al borde de la copa: medida como la menor distancia desde el borde del nido al borde de la copa, con una varilla graduada de 3 m de largo.

Escala de territorio

Esta escala considera las características del fragmento de bosque presente en el territorio de la pareja donde tienen el nido (Thompson III et al. 2002, Segura y Reboresda 2012a). Para ello

se realizaron medidas a nivel del territorio de cada especie. Para obtener la extensión del territorio se siguió el siguiente procedimiento para todas las especies (a excepción del Naranjero, ver más adelante): De las parejas que se lograban obtener al menos tres intentos (Tacuarita y Churrinche) o dos intentos (Fiofío Pico Corto) reproductivos a lo largo de la temporada se realizaron seguimientos de los adultos para registrar los desplazamientos desde el nido, registrando dichas localizaciones para así generar el polígono de mayor tamaño a partir de la unión de los puntos correspondientes a la geolocalización de los individuos. Luego los territorios reproductivos fueron promediados por especie obteniendo así un área media de territorio, la cual fue luego extrapolada a la superficie de una circunferencia que se utilizó como parcela para la medición de las variables. Para el caso del Naranjero, debido a que es una especie que conllevó mayor dificultad para encontrar los nidos, sumado al hecho de que se observan grupos de adultos, los cuáles a su vez pueden desplazarse distancias considerables (lo suficiente para perderlos de vista al intentar realizar un seguimiento) se tomó como tamaño de territorio promedio el resultado obtenido por Duca y Marini (2014) para la Tangara Bandeada (*Neothraupis fasciata*) otra especie de la misma familia y de características reproductivas similares, y que por las observaciones realizadas en el campo, se asemeja al territorio que podría tener un Naranjero. Las medidas que se tomaron en cada parcela resultante, fueron:

- a. porcentaje de cobertura arbórea: calculada como la proporción de superficie boscosa presente en cada parcela (como se detalló previamente, el tamaño de la parcela es específica para cada especie).
- b. índice de forma: se calculó dividiendo el perímetro del fragmento de bosque por su área y ajustándolo para compensar por la disminución de la relación área/perímetro causada por el incremento en el tamaño del fragmento de bosque (ver Schumaker

1996 para más detalles). El índice de forma da cuenta de la complejidad de la cobertura arbórea medida. De forma general, a mayor valor del índice de forma la cobertura arbórea presenta una estructura más reticulada, mientras que, a menor valor del índice de forma, la cobertura arbórea es más homogénea (menos reticulada, con menor cantidad de superficie no boscosa).

Escala de hábitat

Esta escala considera las características del fragmento de bosque donde se encuentra el nido (Thompson III et al. 2002, Segura y Reboresda 2012a). Para ello se realizaron medidas que intentan reflejar las diferencias de los fragmentos de bosques presentes en el sitio de estudio. La extensión del diámetro de la parcela circular se definió en función del tamaño de los fragmentos de bosque nativo remanentes en el sitio de estudio, con el objetivo de que la parcela represente el grado de aislamiento, conectividad y cobertura de los fragmentos de bosque. Para ello, basándonos en la imagen satelital del sitio de estudio se estimó el tamaño de la parcela circular en 500 m de radio. Las medidas que se tomaron en cada parcela resultante, fueron:

- a. distancia del nido al borde de bosque.
- b. porcentaje de cobertura arbórea: ídem a la escala de territorio.
- c. índice de forma: ídem a la escala del territorio.

Marco conceptual del análisis de los datos

En el presente trabajo de tesis doctoral se utilizan modelos para explicar las relaciones entre las características del hábitat y el éxito reproductivo de las especies. Los modelos son aproximaciones o simplificaciones de la realidad que surgen a partir de preguntas sobre cómo la misma funciona (Burnham y Anderson 2002) y sirven para describir, explicar y predecir los

patrones observados en la naturaleza (Burnham y Anderson 2002, Quinn y Keough 2002). El grado de precisión y exactitud con la que los modelos estadísticos pueden predecir la mayoría de los patrones observados en la naturaleza no es total ni definitiva (Guisan y Zimmermann 2000, Burnham y Anderson 2002). Los sistemas biológicos son extremadamente complejos (Guisan y Zimmermann 2000) y, por lo tanto, no existe un modelo verdadero que pueda representarlos (Guisan y Zimmermann 2000, Burnham y Anderson 2002). Si se intentase querer predecir con exactitud un fenómeno, el modelo resultante sería tan complejo y rebuscado, que sería incomprensible (Burnham y Anderson 2002).

Los modelos generados fueron analizados con el enfoque de la teoría de la información de Akaike que permitió seleccionar el mejor modelo, dados los datos y un set de modelos particular (Anderson et al. 2000, Burnham y Anderson 2002, Burnham et al. 2011). Akaike se basó en la función de verosimilitud y el concepto de la información de Kullback-Leibler (K-L) (el cual representa la distancia entre un modelo y la realidad; Anderson et al. 2000, Burnham y Anderson 2002, Burnham et al. 2011) para deducir un criterio de información, que denominó AIC, por sus siglas en inglés “Akaike’s Information Criterion”, el cual estima la información K-L del modelo i (Anderson et al. 2000, Burnham et al. 2011).

$$AIC = -2\log(\mathcal{L}(\theta' | x, g)) + 2K$$

Donde $\log \mathcal{L}(\theta' | x, g)$ es la verosimilitud del modelo estimado, y K es el número de parámetros estimables del modelo (Burnham y Anderson 2002). El primer término de la fórmula implica una medida del ajuste del modelo, y el segundo una medida de la complejidad (Burnham y Anderson 2002), así el mejor modelo resultará de un balance entre ajuste y complejidad (Burnham y Anderson 2002). Es decir, a medida que aumenta la cantidad de parámetros en el modelo, aumenta su ajuste y aproximación a la realidad, pero también

aumenta su complejidad, lo cual suele generar problemas de sobre-ajuste del modelo (Burnham y Anderson 2002). Así, a partir de un set de modelos candidatos formulados, la clasificación a partir de los valores de AIC permite seleccionar el mejor modelo en el sentido de K-L y el principio de parsimonia (Anderson et al. 2000, Burnham y Anderson 2002,).

Siguiendo el método de múltiples hipótesis propuesto por Chamberlin (1965), la formulación de un set reducido de modelos candidatos, cada uno representando una hipótesis plausible fue planteado y generado a través de un razonamiento riguroso, creativo y holístico, teniendo en cuenta la teoría existente y lo observado en el campo, por lo tanto solo aquellas hipótesis que surjan de este procedimiento fueron tenidas en cuenta. Esto implica que no se consideran todas las posibles variables explicativas, ni todas las combinaciones posibles de las variables explicativas seleccionadas, ya que esta forma de proceder carece del razonamiento científico previo que se pretende aplicar, y puede producir modelos sin sentido y/o sobre-ajustados (Burnham y Anderson 2002). Para generar el set de modelos candidatos las variables explicativas fueron centradas y estandarizadas. Solo se consideraron aquellas variables pertinentes en función de la variable respuesta, para lo cual se siguió el siguiente criterio:

- Modelo global: que incluye todas las variables explicativas consideradas.
- Modelo nulo: modelo sin variables explicativas.
- Modelos con variables simples: conjunto de modelos en el que cada uno incluye una única variable explicativa. Para la variable temporada la misma se consideró tanto en forma lineal como cuadrática.
- Modelos del árbol-nido: modelos aditivos con variables que pertenecen a la escala del árbol-nido.

- Modelos del territorio: modelos aditivos con variables que pertenecen a la escala del territorio.
- Modelos de hábitat: modelos aditivos con variables que pertenecen a la escala del hábitat.
- Modelos combinados: modelos aditivos que incluyen variables de distintas escalas espaciales, generados a partir de hipótesis teóricas y del resultado del análisis exploratorio (gráfico) de los datos.

Para la selección de modelos, se calcularon los valores de AIC para cada uno, y según este criterio se compararon y ordenaron todos de ‘mejor’ a ‘peor’. El mejor modelo fue aquel que tuvo el menor valor de AIC, es decir el modelo dentro del set de modelos candidatos que más se aproximó a la realidad (esto no implica que efectivamente el mejor modelo represente dicha realidad, ver w_i más adelante). Luego se estimó la fuerza relativa de la evidencia de cada modelo candidato del set mediante la diferencia entre los criterios de información del modelo i y el mejor modelo (i.e., $\Delta_i = AIC_i - \min AIC$). Cabe destacar que los valores de Δ están en una escala de información, y por lo tanto son comparables sin importar la escala o tipo de variable medida en cada modelo candidato (Burnham et al. 2011). Parte de la literatura sugiere que los modelos que presentan un $\Delta > 2$ en relación al mejor modelo deberían ser descartados. Este criterio es el resultado de una mala interpretación de una regla aproximada que puede ser tenida en cuenta para la selección de modelos, y por lo tanto, debe ser evitada. Así, modelos donde el valor de Δ está en el rango de 2–7 tienen algo de soporte y no deberían ser descartados. La inferencia hecha a partir de los modelos debe estar basada en verosimilitud, probabilidades y ‘evidence ratios’, ver más adelante) (Anderson et al. 2000, Burnham y Anderson 2002, Burnham et al. 2011).

Además de los valores de Δ para clasificar los modelos candidatos existen otras formas para expresar la fuerza de la evidencia que soporta a cada modelo. Por un lado, la verosimilitud de cada modelo candidato $\mathcal{L}_i = \exp(-1/2 * \Delta_i)$, la cual provee la fuerza de la evidencia que soporta a cada modelo dentro de set de modelos. El peso de Akaike para cada modelo candidato $w_i = \mathcal{L}_i / \sum \mathcal{L}_n$, que se puede interpretar como el grado de importancia relativa para un modelo i , dado el set de modelos candidatos. En este sentido, el w_i provee una idea de la incertidumbre de la selección de modelos, es decir, que cuanto más bajo sea el w_i del mejor modelo, mayor es la incertidumbre de la selección de dicho modelo. Además, hay que tener en cuenta que el valor de w_i depende de todo el set de modelos candidatos, por lo tanto si un modelo es descartado o añadido, los valores de w_i deben ser obtenidos nuevamente para dicho set de modelos candidatos. A partir del w_i se pueden obtener los ‘evidence ratios’ (w_i / w_j), que sirven para expresar cuanto más la evidencia sustenta a un modelo i en relación a un modelo j . Teniendo en cuenta las formas planteadas de cuantificar e inferir sobre un modelo, los términos “significativo” y “rechazo” debe ser evitados, ya que los mismos no son apropiados para este enfoque (Anderson et al. 2000, Burnham y Anderson 2002, Burnham et al. 2011). Bajo este enfoque la inferencia estadística realizada a partir del mejor modelo está condicionada por el set de modelos candidatos, y, cuando hay suficiente confianza en la selección del modelo (i.e., el mejor modelo tiene un $w_i > 0,9$; Grueber et al. 2011).

En los casos en los que el mejor modelo dentro del set de modelos candidatos no presentó un $w_i > 0,9$ se procedió a realizar el promediado de modelos, el cual implica promediar una porción de los modelos superiores en función de una condición propuesta, en este caso se utilizó como medida de corte a todos los modelos cuyos w_i sumen el 90%. Una vez definido el conjunto de modelos a ser promediado se definió bajo qué metodología fueron definidos los

parámetros del promediado de modelos (Burnham y Anderson 2002, Grueber et al. 2011). En el presente estudio, debido a su naturaleza, esto es, saber cuál/es de un conjunto de variables explicativas tienen un efecto sobre la variable respuesta, la metodología a utilizar será la de “zero method”, la cual agrega el valor de “0” para el parámetro (y su error) en aquellos modelos donde el parámetro está ausente. El parámetro es obtenido de promediar todos los modelos del subconjunto definido (Burnham y Anderson 2002, Grueber et al. 2011).

Para mayores detalles en la selección de las variables explicativas, las hipótesis y predicciones asociadas a cada una y el análisis de los datos ver el apartado ‘Análisis de Datos’ en los ‘Métodos’ de cada capítulo particular (capítulos 4, 5 y 6). Todos los análisis fueron realizados con el Software R (versión 3.4.4, R Development Core Team 2018). Los resultados se reportan como media \pm EE.

CAPÍTULO 3

PARÁMETROS REPRODUCTIVOS GENERALES

RESUMEN

El objetivo del presente capítulo es describir los principales parámetros reproductivos de las cuatro especies, para lo cual se reportan: datos de tamaño de puesta, tamaño de huevos, períodos de incubación y pichones, características del nido y el árbol-nido, duración de la temporada reproductiva, éxito aparente, supervivencia de huevos, éxito de eclosión, supervivencia de pichones y productividad, entre otras. Los detalles del parasitismo de cría del Tordo Renegrado, el ectoparasitismo de *Philornis* y las tasas de supervivencia diarias se tratan en los siguientes capítulos. Más allá de las particularidades de cada especie algunos resultados fueron comunes a todas ellas, como por ejemplo la duración de la temporada reproductiva de aproximadamente 100 días y los tamaños de puesta promedio que variaron entre 2 y 3 huevos, valores que coincidieron con el de las aves de las zonas templadas del hemisferio sur. La depredación de nidos fue la principal causa de fallo, al igual que ha sido encontrado en la mayoría de los estudios de aves en la región Neotropical. Todas seleccionaron en el 100% de los intentos reproductivos árboles nativos para nidificar, a pesar de que hay sectores con dominancia de especies arbóreas exóticas. Los resultados de la biología reproductiva de estas especies representan un aporte significativo a la información disponible para las mismas, contribuyendo al conocimiento de las historias de vida de las aves Neotropicales y, especialmente, de las aves de regiones templadas del hemisferio sur.

INTRODUCCIÓN

La reproducción es un proceso fundamental en la historia de vida de los seres vivos, ya que si bien conlleva un alto costo energético para los organismos, es el mecanismo por el cual una especie puede perpetuarse a lo largo del tiempo. En este sentido, los estudios de biología reproductiva en aves no solo han sido importantes para entender sus historias de vida, sino que también han sido la base para el desarrollo general de la teoría de historias de vida (Ricklefs 1990, Stutchbury y Morton 2001, Martin 2004), siendo uno de los temas más estudiados en ecología y biología evolutiva (Lima 2009).

Los estudios de biología reproductiva pueden proporcionar información sobre parámetros reproductivos básicos, las tasas de supervivencia diaria y la productividad de una población, datos fundamentales en el modelado demográfico de las poblaciones (Sutherland 2000, Armstrong 2002, Jehle 2004). Además, son cada vez más importantes para la aplicación de estrategias de manejo de hábitat y conservación de especies (Boyce 1992, Armstrong et al. 2002, Jehle 2004) ya que son un buen indicador de los efectos que las características del hábitat pueden tener sobre los organismos (Armstrong et al. 2002).

La gran mayoría de los estudios de biología reproductiva de aves se han enfocado en especies de regiones templadas del hemisferio norte, particularmente Estados Unidos y Europa (Martin 1996, Martin 2004, Xiao et al. 2017), mientras que las aves neotropicales han recibido considerable menor atención (Xiao et al. 2017). Como consecuencia, la información disponible sobre la biología reproductiva de las especies de la región templada del hemisferio sur es escasa, basada frecuentemente en observaciones aisladas más que en estudios sistemáticos con un monitoreo exhaustivo (Martin 2004). En este sentido, todas las especies bajo estudio

en este trabajo de tesis pertenecen casi exclusivamente a familias neotropicales (Fitzpatrick 2004, Arlott 2005, Atwood y Lerman 2006, Hilty 2011). Los datos sobre biología reproductiva para la familia Thraupidae son conocidos únicamente para un pequeño número de especies (Hilty 2011), particularmente para Argentina las más estudiadas son el Cardenal Amarillo (*Gubernatrix cristata*, Dominguez et al. 2015) y el Cardenal Común (*Paroaria coronata*, Segura y Berkunsky 2012, Segura y Rebores 2012a, Segura et al. 2015, entre otros). En relación a la familia Polioptilidae, si bien cuenta solo con 17 especies, la mayoría de los datos sobre biología reproductiva corresponden a tres especies del hemisferio norte Perlita Californiana (*Polioptila californica*), Perlita Cubana (*Polioptila lembeyei*) y Perlita Grisilla (*Polioptila caerulea*) (Atwood y Lerman 2006). La familia Tyrannidae es la más grande y una de las más diversas de América, por lo tanto, los datos de biología reproductiva son abundantes para algunas especies, pero totalmente desconocidos para otras. En este sentido, el Churrinche, al ser una especie conspicua y relativamente abundante en su rango de distribución, cuenta con algunos estudios que describen algunos aspectos de su reproducción, mientras que para el Fiofío Pico Corto la información disponible es escasa, no existiendo trabajos específicos (Fitzpatrick 2004, Arlott 2005, de la Peña 2013).

La vida de todas las aves está caracterizada por un período crítico en el que están atadas a una ubicación específica: el nido (Ibáñez-Álamo 2015). Cada intento de nidificación de un ave incluye un período de construcción del nido, seguido de la puesta e incubación de los huevos, y finalmente la cría de los pichones hasta el momento en que abandonan el nido. Cada uno de estos períodos se encuentra bajo una serie de presiones selectivas, siendo generalmente las características del ambiente y el riesgo de depredación las principales fuerzas moduladoras (Chalfoun et al. 2002). En este sentido, el enfoque del presente capítulo está

puesto en las características de nidificación de las especies a lo largo de toda la temporada reproductiva.

El objetivo general del presente capítulo es describir los principales parámetros reproductivos de las cuatro especies bajo estudio presentes en un Talar del este de la provincia de Buenos Aires. Los detalles del parasitismo de cría del Tordo Renegrado y el ectoparasitismo de moscas del género *Philornis* serán tratados en los siguientes capítulos. Los objetivos particulares son: 1) describir la frecuencia de intentos de nidificación a lo largo de la temporada reproductiva, duración del período de construcción y características del nido, medidas morfométricas de los huevos propios y parásitos, duración del período de incubación, duración del período de pichones, obtención de las curvas de crecimiento de los pichones, supervivencia de huevos, éxito de eclosión, supervivencia de pichones, y productividad por nido; 2) según los datos disponibles para cada especie, evaluar si existen diferencias en el tamaño de los huevos entre temporadas, a lo largo de la temporada reproductiva, y según el orden de puesta; 3) describir el desempeño de las parejas reproductivas a lo largo de la temporada reproductiva, el éxito aparente, y las causas de fallo para cada especie; 4) caracterizar las curvas de crecimiento de los pichones.

MÉTODOS

En el presente apartado se describen las particularidades de la metodología empleada para medir las variables de biología reproductiva de las especies. Los detalles de la metodología de búsqueda y monitoreo de los nidos se describieron en el capítulo 2. Para cada nido encontrado se determinó, siempre que fue posible, la duración de las distintas etapas del intento de nidificación.

Período de construcción y morfometría de los nidos

Esta sección incluye la estimación de la duración del período de construcción de los nidos, como así también las medidas de los mismos. El período de construcción fue definido desde el momento en que se identificó un nido en sus etapas más tempranas de construcción (i.e. cuando el nido solo presentó muy escasa cantidad de material, Figura 3.1) hasta que la hembra puso el primer huevo.

Para la toma de las medidas morfométricas de cada nido, se esperó hasta el momento en que los pichones abandonaron exitosamente el mismo, procediendo luego a recolectarlo y tomar las medidas. No se recolectaron nidos de intentos reproductivos fallidos, cualquiera fuese la causa, ya que los adultos pueden hacer reutilización del material para la construcción del nuevo nido. Las medidas tomadas a cada nido fueron: a) diámetro externo, calculado como el promedio entre el diámetro mayor del nido y su diámetro perpendicular; b) diámetro interno, calculado como el promedio entre el diámetro mayor de la cámara del nido y su diámetro perpendicular; c) ancho de la pared, calculada como el promedio de 3 medidas opuestas de la pared del nido; d) altura del nido, medida desde la base del nido hasta el borde superior de la pared del nido; e) profundidad de la cámara, medida desde el fondo de la cámara hasta el borde superior de la pared del nido. Para las medidas del nido se utilizó un calibre de Vernier y una regla graduada.

Las medidas que corresponden al árbol-nido se encuentran detalladas en el apartado 'Escala de árbol-nido' en las Medidas de Vegetación del capítulo 2.



Figura 3.1. Nido de Churrinche en sus etapas iniciales de construcción (visto desde abajo). Foto: Gonzalez Exequiel.

Período de incubación, tamaño de puesta y morfometría de los huevos

Esta sección incluye la estimación del período de incubación de los huevos, como así también el tamaño de puesta y las medidas morfométricas de los huevos. El período de incubación fue definido como el número de días transcurridos desde la puesta del último huevo hasta la eclosión del último huevo. El tamaño de puesta fue estimado a partir de los nidos que fueron encontrados durante la puesta de huevos e incubación temprana, ya que los nidos en incubación avanzada podrían haber perdido uno o más huevos por diferentes causas.

Los huevos fueron marcados con marcador permanente no tóxico, para la identificación individual, con un número si se lograba identificar el orden de puesta de los huevos (i.e. 1, 2, 3), o con letras si el nido ya se encontraba en incubación (i.e. A, B, C), pudiendo darse también escenarios intermedios (i.e. A, B, 3 o 1, B, C, entre otras). Los huevos fueron pesados con una precisión de 0,1 g con una balanza de resorte de 10 g (Pesola Swiss Light line) y se midió el largo y el ancho con un calibre de Vernier con una precisión de 0,1 mm, dentro de los 3 días de completada la puesta (Figura 3.2). Para obtener el volumen de los huevos se aplicó la

siguiente fórmula: $V = 0,51 \times (\text{largo}) \times (\text{ancho})^2$ (Hoyt 1979). Las medidas de los huevos fueron promediadas por cada nido.



Figura 3.2. Midiendo un huevo de Churrinche. Foto: Grim Ellen.

Período de pichones y morfometría de los mismos

Esta sección incluye la estimación del tiempo que los pichones pasan en el nido, como así también las medidas morfométricas de los pichones y las curvas de crecimiento asociadas. El período de pichones abarca desde el día en que el primer huevo eclosiona hasta el día en que los volantones abandonan el nido (para el caso de las especies estudiadas, resultados preliminares indican que los volantones abandonan juntos el nido).

Los pichones fueron marcados con marcador permanente no tóxico en el tarso para la identificación individual. Se siguió el siguiente protocolo de marcado de los pichones: tarso derecho para el primer pichón, tarso izquierdo para el segundo, ambos tarsos para el tercero, y ningún tarso marcado para el cuarto pichón (en pocos casos se tuvieron nidos con 4 pichones). Las marcas fueron chequeadas en cada visita y remarcadas de ser necesario.

Las medidas morfométricas que se tomaron de los pichones fueron: masa corporal, largo de tarso (medido desde la unión metatarsal hasta la parte más distal del tarsometatarso), cuerda del ala (manteniendo el ala con su curvatura natural se midió desde el pliegue del ala hasta la punta de la primaria más larga) y culmen (medida desde la base a la punta del pico). Para la masa corporal se usaron balanzas de resorte (Pesola Swiss Light line) de 10 g, 20 g o 50 g de capacidad (0,1, 0,2 y 0,25 g de precisión, respectivamente) dependiendo de la especie y el tamaño del pichón. Para la medición de largo de tarso, cuerda del ala y culmen se utilizó un calibre de Vernier con una precisión de 0,1 mm. Las medidas de los pichones se tomaron en cada visita al nido (Figura 3.3). En la última visita al nido (días previos a que los pichones abandonaran el nido) los pichones fueron anillados con anillos metálicos para su posterior identificación.

La fecha de abandono del nido se estableció directamente en algunos casos en los que se observó a los volantones volar del nido, pero en la mayoría de los casos ocurrió entre dos visitas sucesivas, en cuyo caso se consideró que abandonaron el nido en un punto medio entre esas dos visitas. Finalmente, un ciclo de nidificación fue definido como el número de días transcurridos desde la puesta del primer huevo hasta el día que los pichones abandonaron exitosamente el nido.

Usando modelos mixtos no lineales (paquete nlme, versión 3.1-131.1) (Pinheiro y Bates 2000) se calcularon las curvas de crecimiento para masa corporal, tarso, cuerda del ala, y culmen, ajustando el set de datos a una ecuación de Richards usando la parametrización propuesta por Tjørve y Tjørve (2010). La identidad del pichón y del nido fueron incluidas como efectos aleatorios para estimar los parámetros de las curvas de crecimiento: asíntota superior (A), tasa máxima de crecimiento (K) y punto de inflexión o punto de máximo crecimiento (t_i).

reportado en días) (ver Vrána et al. 2018 para más detalles). A partir de esta curva de crecimiento pueden ser obtenidas curvas de crecimiento individuales y estimarse la edad de los pichones en función de su tamaño. Como referencia para el peso de los adultos se siguió a Dunning (2008) y Alderete y Capllonch (2010).



Figura 3.3. Medidas morfométricas tomadas a los pichones en cada visita al nido. Fotos: Grim Ellen.

Parejas reproductivas

Debido a que los adultos no se encontraban anillados, se identificaron los diferentes intentos reproductivos de una misma pareja de forma indirecta. Para ello, primero se identificaron los territorios de cada pareja y los nuevos nidos fueron asignados a una misma pareja cuando la misma se mantenía en el territorio y las fechas se correspondían con la fecha estimada de inicio de un nuevo intento de nidificación (ya sea por fallo del nido o abandono exitoso de los pichones, ver detalles en Segura et al. 2015). Algunos individuos anillados en el primer año

fueron observados en las temporadas siguientes reproduciéndose, lo que permitió confirmar que las parejas mantuvieron el territorio durante toda la temporada reproductiva.

Debido al elevado número de nidos para monitorear a lo largo de la temporada reproductiva, no fue posible obtener con certeza el registro de todos los intentos de nidificación de todas las parejas reproductivas. Sin embargo, existen registros completos de un cierto número de parejas que permiten caracterizar el esfuerzo realizado a lo largo de la temporada reproductiva.

Éxito reproductivo

Un nido se consideró exitoso cuando al menos un pichón abandonó exitosamente el nido. Se consideró un nido abandonado si: a) los huevos se encontraron fríos y no se observó actividad parental cercana al nido por un período de 5-10 min (pudiendo ser producto de condiciones climáticas y en algunos casos causas desconocidas); b) cuando todos los pichones murieron resultado del parasitismo de moscas ectoparásitas (*Philornis* spp., Segura y Reboreda 2011); c) si el nido tenía huevos parásitos de Tordo Renegrido, pero los huevos se encontraron fríos y no se observó actividad parental durante 5-10 min. Un nido se consideró depredado si los huevos desaparecieron entre dos visitas consecutivas o si los pichones desaparecieron del nido entre dos visitas consecutivas antes de la fecha estimada de abandono del nido y no se observó actividad parental cercana al nido.

Se estimó el éxito aparente como la proporción de nidos que produjeron al menos un volantón. El éxito reproductivo se estimó usando cuatro parámetros: 1) supervivencia de huevos, calculado como la proporción de huevos que sobrevivieron hasta el final de la incubación a partir de los nidos que sobrevivieron al menos hasta la etapa de pichones; 2) éxito de eclosión, calculado como la proporción de huevos que eclosionaron del número total de huevos en un

nido al momento de la eclosión; 3) supervivencia de pichones, calculado como la proporción de pichones que abandonaron el nido en relación a la cantidad de pichones nacidos en los nidos que sobrevivieron todo el ciclo de nidificación; 4) productividad, calculada como la proporción de pichones que abandonaron el nido del número de huevos puestos en nidos que sobrevivieron todo el ciclo de nidificación.

RESULTADOS

Teniendo en cuenta que solo fueron considerados aquellos nidos en donde la puesta inició (es decir, donde se observó al menos un huevo), en total se monitorearon 663 nidos: 226 nidos en la temporada 2015-2016, 203 nidos en 2016-2017 y 234 nidos en 2017-2018. Del total de los nidos, el 35,3% ($n = 234$) fue encontrado durante la construcción, el 17,6% ($n = 117$) en el período de puesta, el 34,1% ($n = 226$) se encontró durante el período de incubación y el 13% ($n = 86$) durante el período de pichones. Los resultados que siguen serán mostrados de forma separada por especie para mayor claridad.

Tacuarita Azul

Temporada reproductiva

Se encontraron y monitorearon un total de 207 nidos (84 en 2015-2016, 58 en 2016-2017, y 65 en 2017-2018). Del total de nidos, 112 fueron encontrados durante el período de construcción (54,1%), 25 durante la puesta de huevos (12,1%), 43 durante la incubación (20,8%) y 27 en el período de pichones (13%). La evidencia más temprana de construcción de un nido para cada temporada fue: 18 de octubre para la temporada 2015-2016, 16 de octubre para la temporada 2016-2017, y 1 de octubre para la temporada 2017-2018. Mientras que la evidencia

más tardía de un nido activo para cada temporada reproductiva fue: el 8 de febrero para la temporada 2015-2016, 5 de febrero para la temporada 2016-2017, y 18 de febrero para la temporada 2017-2018. Por lo tanto la temporada reproductiva tuvo una duración total media de $122 \pm 9,2$ días, con un máximo de 140 días. La frecuencia de inicios de puesta fue unimodal, sin un pico muy claro, pero en general con mayor cantidad de nidos iniciados en los meses de noviembre y diciembre (Figura 3.4).

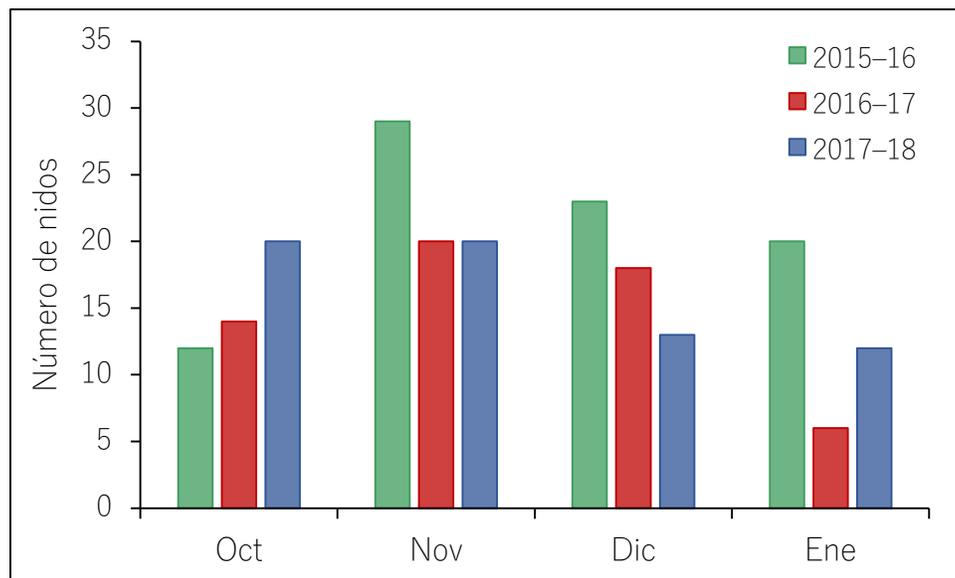


Figura 3.4. Distribución temporal del inicio de los nidos de la Tacuarita Azul durante las tres temporadas reproductivas (2015-2018).

Período de construcción y morfometría de los nidos

La construcción del nido duró en promedio $7,8 \pm 0,3$ días (rango = 6–11 días, $n = 23$ nidos), tarea de la que se encargaron ambos adultos. El nido de esta especie es una pequeña taza, construida con fibras vegetales y pelos de forma compacta, recubierta íntegramente con líquenes (a veces también ootecas de arañas) en su cara exterior, lo que hace que el nido sea muy similar a las ramas donde se encuentra ubicado. El nido es fijado a las ramas con fibras

vegetales y telas de araña. La parte interna del nido es recubierta con fibras vegetales y pequeñas plumas y/o plumón (Figura 3.5).

Se midieron a lo largo de las tres temporadas reproductivas un total de 72 nidos (29 en 2015-2016, 14 en 2016-2017, y 29 en 2017-2018), obteniendo un diámetro externo de $66,4 \pm 0,6$ mm (rango = 55,4–79 mm), diámetro interno $41,1 \pm 0,4$ mm (rango = 32–52,6 mm), ancho de pared $13,4 \pm 0,3$ mm (rango = 7,5–20,2 mm), altura $48,6 \pm 0,8$ mm (rango = 32–64,6 mm), y profundidad $28,6 \pm 0,6$ mm (rango = 12–40,4 mm). Treinta y tres de estos nidos fueron colectados y depositados en la colección ornitológica del Museo de La Plata.

De la totalidad de los nidos, la gran mayoría estuvieron ubicados en Tala (93,7%, $n = 194$), y los restantes, 7 en Coronillo (3,5%), 3 en Ceibo (1,4%) y 3 en Molle (1,4%). La altura media del nido desde el suelo fue de $4,1 \pm 0,11$ m (rango = 1–8,9 m) y la altura promedio del árbol nido fue de $6,9 \pm 0,13$ m (rango = 2,3–11,3 m). Además, la distancia promedio del nido al borde de la copa fue de $0,62 \pm 0,03$ m (rango = 0–3 m).



Figura 3.5. Nidos de Tacuarita Azul, nótese el mimetismo con respecto a las ramas donde se encuentran ubicados. Fotos: Gonzalez Exequiel.

Período de incubación, tamaño de puesta y morfometría de los huevos

Los huevos fueron puestos en días sucesivos en horas tempranas de la mañana (6:00 a 8:00 horas) y la incubación comenzó con la puesta del anteúltimo huevo, tarea que fue compartida por ambos adultos. El período de incubación para la especie fue de $13,9 \pm 0,1$ días (rango = 13–15 días, $n = 45$ nidos), sin embargo, el período de incubación en los nidos que fueron parasitados por el Tordo Renegrado y no resultaron abandonados fue de $12,9 \pm 0,2$ días (rango = 12–14 días, $n = 12$ nidos).

Los huevos de esta especie son ovoidales de color celeste verdoso claro con pintas castañas de pequeño tamaño distribuidas por toda la superficie (en ciertas ocasiones más concentradas en el polo mayor) (Figura 3.6). Los huevos midieron $15,8 \pm 0,01$ mm (rango = 14,7–17,6 mm) de largo, $12,1 \pm 0,03$ mm (rango = 11,4–12,8 mm) de ancho, y tuvieron una masa promedio de $1,3 \pm 0,01$ g (rango = 1–1,5 g), basado en 80 nidos (que totalizaron 244 huevos). El volumen promedio del huevo fue de $1,2 \pm 0,01$ cm³ (rango = 1–1,4 cm³). Las medidas de los huevos parásitos se detallan en la sección 'Frecuencia e intensidad de Parasitismo' en el capítulo 5.

El tamaño de puesta promedio fue de $3 \pm 0,4$ huevos (rango = 2–4 huevos, $n = 80$). El tamaño de los huevos no varió entre temporadas (Anova: masa, $F = 0,26$, $p = 0,77$, $gl = 68$; largo, $F = 1,40$, $p = 0,25$, $gl = 68$; ancho, $F = 0,81$, $p = 0,45$, $gl = 68$), ni a lo largo de la temporada reproductiva (Anova: masa, $F = 2,64$, $p = 0,11$, $gl = 65$; largo, $F = 1,62$, $p = 0,21$, $gl = 65$; ancho, $F = 0,04$, $p = 0,84$, $gl = 65$). La puesta de 3 huevos es la más común para la especie, y el tamaño de los huevos según el orden de puesta para la misma no varió para ninguna de las medidas (masa, $F = 0,99$, $p = 0,37$, $gl = 75$; largo, $F = 1,77$, $p = 0,20$, $gl = 75$; ancho, $F = 2,38$, $p = 0,10$, $gl = 75$).



Figura 3.6. Puestas de Tacuarita Azul. A la izquierda una puesta de dos huevos y a la derecha una puesta de 3 huevos donde se observa la relación de tamaño con el huevo parásito del Tordo Renegrido. Fotos: Gonzalez Exequiel.

Período de pichones y su morfometría

El período de pichones tuvo una duración de $13,5 \pm 0,1$ días (rango = 12–16 días, $n = 46$; Figura 3.7). Los pichones de Tacuarita Azul tuvieron un peso promedio en las primeras horas de vida de $1,2 \pm 0,01$ g (rango = 0,9–1,8 g, $n = 21$ pichones), alcanzando su tasa de máximo crecimiento alrededor de los ~4 días de edad. En la Tabla 3.1 se detallan los parámetros de crecimiento para la población estudiada. Los pichones alcanzaron el 50% de la masa corporal a los 4,5 días, a los 4,7 días para el tarso y a los 6,8 días para la cuerda del ala, abandonando el nido con una masa corporal que corresponde al 99% de la masa corporal de un adulto (Figura 3.8).



Figura 3.7. Pichón de Tacuarita Azul en distintos estadios de su desarrollo. A) momento de la eclosión del huevo, B) 6 días de edad, C) 12 días de edad. Fotos: A) Stockli Silvan, B) Ospina María; C) Naeghl Sarah.

Tabla 3.1. Parámetros de crecimiento de la Tacuarita Azul para masa corporal, largo de tarso, cuerda del ala y culmen resultantes de la ecuación de Richard. Donde A = la asíntota superior, t_i = punto de inflexión o punto de máximo crecimiento (reportado en días), K = tasa máxima de crecimiento relativo, y d = parámetro de forma de la curva. Análisis basado en 94 pichones de 35 nidos. Los valores se reportan como media \pm EE.

	A	t_i	K	d
Masa corporal (g)	7,92 \pm 0,13	4,34 \pm 0,16	0,113 \pm 0,002	2,08 \pm 0,42
Tarso (mm)	18,77 \pm 0,24	4,72 \pm 0,15	0,095 \pm 0,002	4,18 \pm 0,35
Cuerda del Ala (mm)	36,44 \pm 1,39	7,29 \pm 0,12	0,104 \pm 0,005	3,52 \pm 0,41
Culmen (mm)	6,67 \pm 0,14	3,95 \pm 0,40	0,074 \pm 0,003	5,05 \pm 1,09

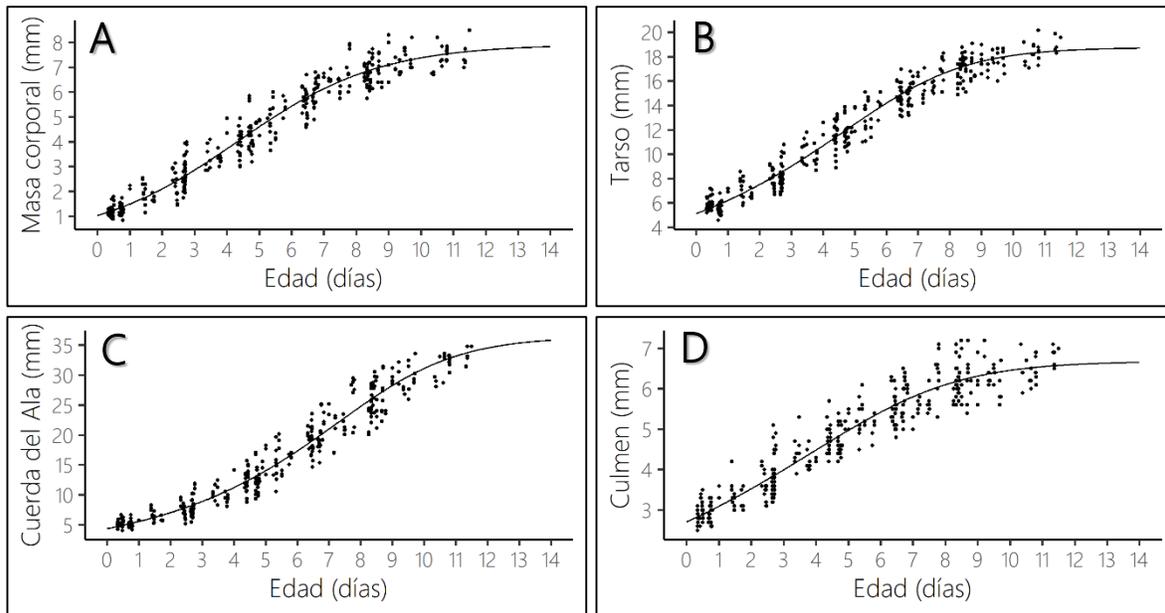


Figura 3.8. Curvas de crecimiento de la Tacuarita Azul para masa corporal (A), tarso (B), cuerda del ala (C), y culmen (D). Las curvas de crecimiento fueron obtenidas de modelos no lineales mixtos aplicados a la ecuación de Richard ($n = 94$ pichones de 35 nidos).

Parejas reproductivas

Se detectaron un total de 39 parejas reproductivas para la temporada 2015-2016, 21 parejas en 2016-2017 y 25 parejas en la temporada 2017-2018. En la temporada 2016-2017 se registró el máximo de intentos reproductivos de una pareja, con siete intentos en una misma temporada,

ninguno de los cuales fue exitoso (registrándose la puesta del primer huevo el 8 de noviembre y el inicio del último intento el 22 de enero). El mismo escenario de parejas no exitosas en toda la temporada se registró para cinco parejas de las cuales se registraron un máximo de cinco intentos reproductivos para cada una. En el otro extremo, se registró el caso de dos parejas que tuvieron dos intentos reproductivos exitosos y consecutivos, produciendo un total de seis volantones en la temporada. En algunos casos fue posible observar a algunas parejas realizando un intento de nidificación para tener una segunda camada de pichones, y los volantones del primer intento exitoso todavía se encontraban en las cercanías del nido.

Éxito reproductivo

De la totalidad de los nidos ($n = 207$), 55 nidos fueron exitosos (26,6%, éxito aparente), 84 nidos fueron depredados (40,6%), 12 nidos fueron abandonados por el ectoparasitismo de *Philornis* spp. (5,8%), 34 nidos fueron abandonados producto del parasitismo de Tordo Renegrado (16,4%), 5 nidos fueron abandonados por condiciones climáticas adversas (2,4%), 4 nidos fueron abandonados a causa de un error en la manipulación del mismo (1,9%; esto incluyó tres casos en los que uno o más huevos se rompieron mientras eran manipulados para extraerlos del nido o medirlos y un caso en el que se quebró una rama utilizada para llegar al nido, la cual desplazó el nido de posición y produjo el posterior abandono del mismo), 10 nidos fueron abandonados por causas desconocidas (4,8%) y de 3 nidos no se supo el destino final debido a la imposibilidad de estar presentes en la fecha estimada de abandono del nido (1,5%) (Figura 3.9). De los 84 nidos depredados, 10 fueron depredados durante la puesta de huevos (11,9%), 54 durante la incubación (64,3%), y 20 en el período de pichones (23,8%, de los cuales 9 contenían pichones de Tordo Renegrado).

La supervivencia de huevos fue de $0,95 \pm 0,02$ (rango = 0,67–1, $n = 58$ nidos), el éxito de eclosión fue de $0,92 \pm 0,02$ (rango = 0,33–1, $n = 58$ nidos), la supervivencia promedio de pichones fue de $0,95 \pm 0,02$ (rango = 0,33–1, $n = 47$ nidos), y la productividad fue de $0,71 \pm 0,04$ (rango = 0–1, $n = 46$ nidos). El número promedio de volantones por nido exitoso fue de 2,41 (rango = 1–4, $n = 46$ nidos).

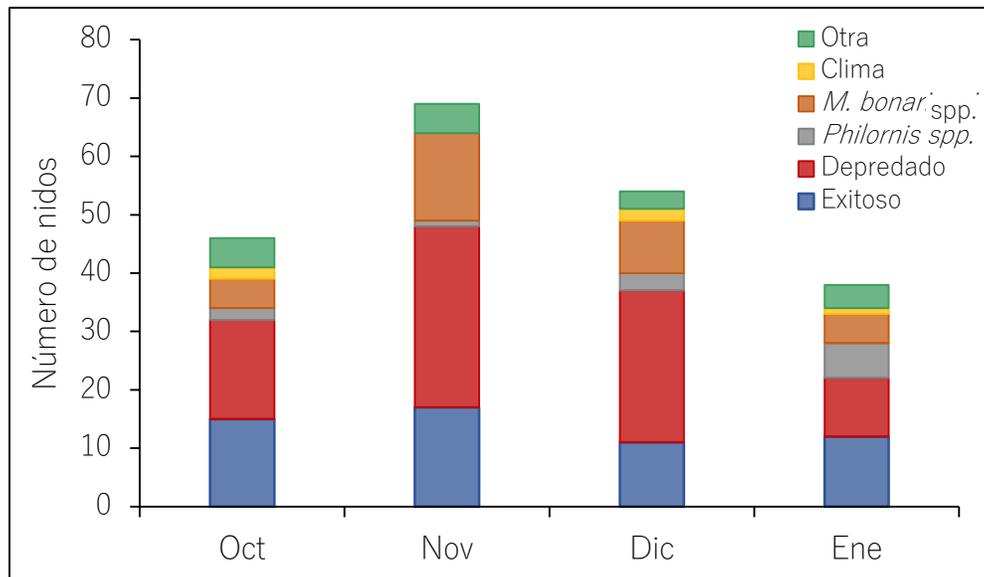


Figura 3.9. Distribución temporal de los destinos de los nidos de Tacuarita Azul. Se presentan las tres temporadas reproductivas combinadas (2015-2018).

Churrinche

Temporada reproductiva

Se encontraron y monitorearon un total de 302 nidos (93 en 2015-2016, 96 en 2016-2017, y 113 en 2017-2018). Del total de nidos, 92 fueron encontrados durante el período de construcción (30,5%), 67 durante la puesta de huevos (22,2%), 112 durante la incubación (37,1%) y 31 en el período de pichones (10,2%). La evidencia más temprana de construcción de un nido para cada temporada fue: 16 de octubre para la temporada 2015-2016, 6 de octubre para la temporada 2016-2017, y 11 de octubre para la temporada 2017-2018. La evidencia

más tardía de un nido activo para cada temporada reproductiva fue: 26 de enero para la temporada 2015-2016, 30 de enero para la temporada 2016-2017, y 20 de enero para la temporada 2017-2018. Por lo tanto, la temporada reproductiva tuvo una duración media de $106 \pm 4,8$ días, con una duración máxima de 116 días. La frecuencia de inicios de puesta fue unimodal. Si se consideran los nidos de las temporadas en su conjunto, el mes de noviembre fue el de mayor iniciación de nidos, y en enero el número de nidos baja drásticamente (Figura 3.10).

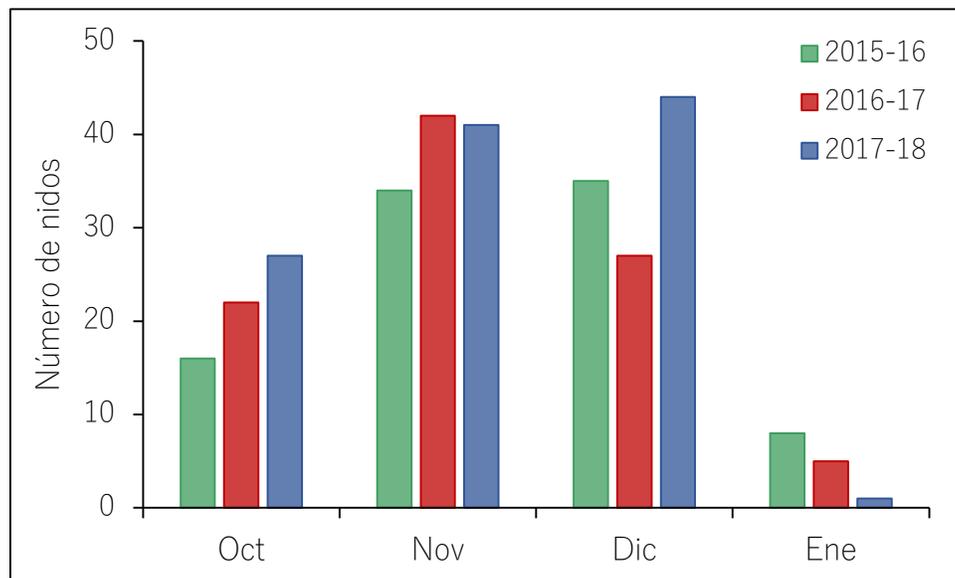


Figura 3.10. Distribución temporal del inicio de los nidos de Churrinche durante las tres temporadas reproductivas (2015-2018).

Período de construcción y morfometría de los nidos

La construcción del nido duró en promedio $8,4 \pm 0,3$ días (rango = 6-11 días, $n = 18$ nidos). El nido es una taza de pequeño tamaño relativamente de baja altura, construida con fibras vegetales, zarcillos de enredaderas, pelos, pequeñas ramas (generalmente recubiertas de líquenes), musgos, telas y ootecas de arañas, mimetizándose con las ramas donde se

encuentra ubicado. El nido es fijado a las ramas con telas de araña. Internamente está recubierto típicamente de plumas (Figura 3.11).

Se midieron a lo largo de las tres temporadas reproductivas un total de 80 nidos (37 en 2015-2016, 23 en 2016-2017, y 20 en 2017-2018), obteniendo un diámetro externo de $77,5 \pm 0,7$ mm (rango = 63-102 mm), diámetro interno de $51,1 \pm 0,5$ mm (rango = 39,5-68,7 mm), ancho de pared de $13,8 \pm 0,3$ mm (rango = 8-19,8 mm), altura de $38,8 \pm 0,9$ mm (rango = 21-63 mm), y profundidad de $18,5 \pm 0,4$ mm (rango = 10-28,5 mm). Treinta y cuatro de estos nidos fueron colectados y depositados en la colección ornitológica del Museo de La Plata.

Del total de nidos encontrados para esta especie, el 98,6% de los mismos estuvieron ubicados en Tala (298 nidos), el resto correspondió a 2 nidos ubicados en Coronillo (0,7%) y 2 en Ceibo (0,7%). La altura media del nido desde el suelo fue de $3,1 \pm 0,08$ m (rango = 1–8,1 m) y la altura promedio del árbol nido fue de $5,4 \pm 0,09$ m (rango = 1,8–12,4 m). Además, la distancia promedio del nido al borde de la copa fue de $0,45 \pm 0,02$ m (rango = 0–2,4 m).



Figura 3.11. A la izquierda se observa un nido de Churrinche listo para comenzar la puesta y a la derecha un nido con pichones de edad avanzada. Fotos: izquierda, Naeghl Sarah; derecha, Gonzalez Exequiel.

Período de incubación, tamaño de puesta y morfometría de los huevos

El Churrinche puso sus huevos en días sucesivos, en horas de la mañana (6:00 a 9:00 horas) y la incubación comenzó con la puesta del anteuúltimo huevo. El período de incubación para la especie fue de $13,8 \pm 0,04$ días (rango = 12–15 días, $n = 157$ nidos). En la temporada 2017-2018 se registró un caso atípico donde un nido con un tamaño de puesta de 3 huevos tuvo un período de incubación de 20 días y los huevos finalmente eclosionaron (este caso atípico no fue tenido en cuenta en el cálculo del período promedio de incubación para la población). El tamaño de puesta promedio fue de $2,9 \pm 0,03$ huevos (rango = 2–5 huevos, $n = 242$ nidos). Hubo únicamente dos casos de puestas mayores a tres huevos. Un caso de una puesta de cuatro huevos, en la que la eclosión de todos los huevos fue exitosa. Otro caso con una puesta de cinco huevos, que podría haber sido producto de la puesta de dos hembras diferentes o de la misma hembra en dos momentos distintos, ya que dos de los huevos tenían una coloración distinta y un grado de desarrollo más avanzado que los tres restantes (solo eclosionaron exitosamente los huevos correspondientes a la posible 'puesta' de 3 huevos) (Figura 3.12).

Los huevos son ovoidales de color crema con manchas pardas y grises más concentradas en el polo mayor (Figura 3.12). Los huevos midieron $17,2 \pm 0,06$ mm (rango = 15,9–19,9 mm) de largo y $13 \pm 0,03$ mm (rango = 12,1–13,9 mm) de ancho, con una masa promedio de $1,5 \pm 0,01$ g (rango = 0,9–1,9 g), basado en 131 nidos (que totalizaron 375 huevos). El volumen promedio del huevo fue de $1,5 \pm 0,01$ cm³ (rango = 1,2–1,8 cm³). El tamaño de los huevos varió entre temporadas únicamente para la masa (Anova: masa, $F = 6$, $p = 0,003$, $gl = 123$; contraste significativo entre temporada 2016-2017 y 2017-2018 [$p = 0,002$]; largo, $F = 1,87$, $p = 0,16$, $gl = 123$; ancho, $F = 2,44$, $p = 0,09$, $gl = 123$; Figura 3.13). El tamaño de los huevos no varió a lo largo de la temporada reproductiva (Anova: masa, $F = 0,71$,

$p = 0,40$, $gl = 116$; largo, $F = 0,01$, $p = 0,92$, $gl = 116$; ancho, $F = 0,35$, $p = 0,56$, $gl = 116$).
 Para las puestas de 3 huevos, el tamaño de los huevos según el orden de puesta no varió para ninguna de las medidas (masa, $F = 0,44$, $p = 0,64$, $gl = 81$; largo, $F = 0,05$, $p = 0,95$, $gl = 81$; ancho, $F = 0,30$, $p = 0,74$, $gl = 81$).



Figura 3.12. Distintos nidos de Churrinche donde se pueden observar las características del huevo y distintos tamaños de puesta, siendo las puestas de cuatro y cinco huevos (centro y derecha) eventos raros registrados para la especie. Fotos: izquierda, Lansley Tom; centro y derecha, Gonzalez Exequiel.

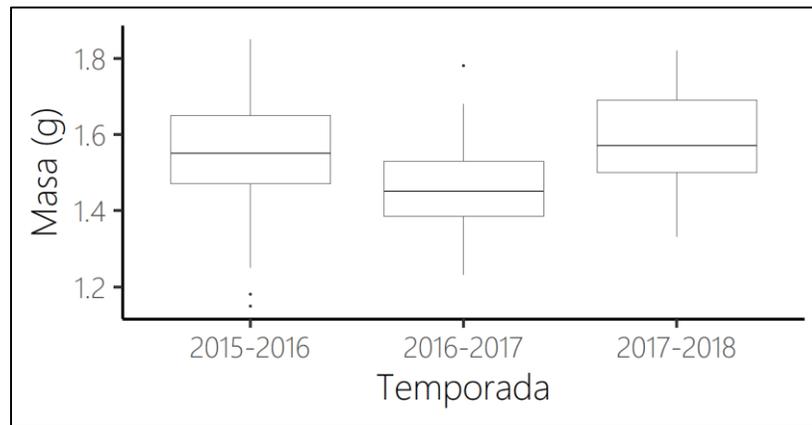


Figura 3.13. Masa promedio del huevo para cada temporada reproductiva. Se muestra la mediana, el rango intercuartílico, los máximos y mínimos, y los valores extremos (puntos).

Período de pichones y morfometría de los mismos

El período de pichones tuvo una duración de $13,3 \pm 0,2$ días (rango = 11–16 días, $n = 88$; Figura 3.14). Los pichones tuvieron una masa corporal promedio en las primeras horas de vida de $1,4 \pm 0,3$ g (rango = 1–2,2 g, $n = 62$ pichones), alcanzando su tasa de máximo crecimiento alrededor de los ~6 días de edad. En la Tabla 3.2 se presentan los parámetros de crecimiento obtenidos para la población de la especie. Los pichones alcanzaron el 50% de la masa corporal necesaria para abandonar el nido a los 5,5 días, a los 6 días para el tarso y a los 7,8 días para la cuerda del ala, y abandonaron el nido con una masa promedio igual al 108% de la masa corporal de un adulto promedio (Figura 3.15).



Figura 3.14. Pichones de Churrinche en distintos estadios de su desarrollo. A) momento de la eclosión del huevo, B) 2 días de edad, C) 3 días de edad, D) 6 días de edad, E) 8 días de edad, F) 13 días de edad. Fotos: A), D) y E) Gonzalez Exequiel; B) y F) Ospina María; C) Grim Ellen.

Tabla 3.2. Parámetros de crecimiento del Churrinche para masa corporal, largo de tarso, cuerda del ala y culmen resultantes de la ecuación de Richard. Donde A = asíntota superior, t_i = punto de inflexión o punto de máximo crecimiento (reportado en días), K = tasa máxima de crecimiento relativo y d = parámetro de forma de la curva. Análisis basado en 249 pichones de 98 nidos. Los valores se reportan como media \pm EE.

	A	t_i	K	d
Masa corporal (g)	13,65 \pm 0,16	5,86 \pm 0,08	0,116 \pm 0,002	2,45 \pm 0,14
Tarso (mm)	16,59 \pm 0,22	5,24 \pm 0,17	0,072 \pm 0,002	3,44 \pm 0,30
Cuerda del Ala (mm)	47,59 \pm 0,85	8,56 \pm 0,07	0,111 \pm 0,003	3,97 \pm 0,26
Culmen (mm)	7,27 \pm 0,12	4,08 \pm 0,37	0,060 \pm 0,002	4,06 \pm 0,67

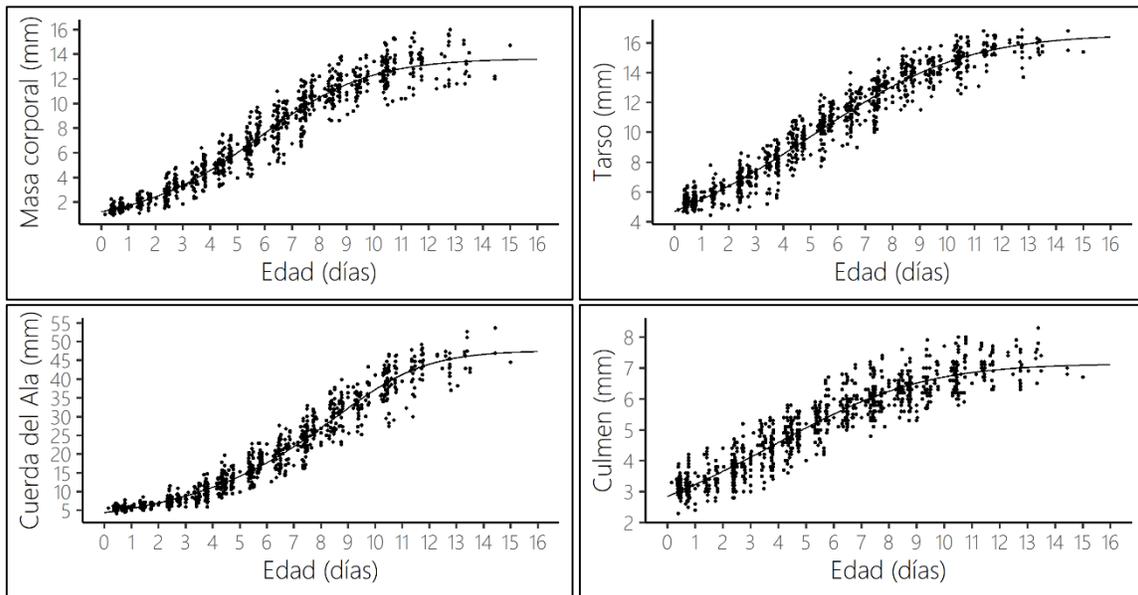


Figura 3.15. Curvas de crecimiento del Churrinche para masa corporal (A), tarso (B), cuerda del ala (C), y culmen (D). Las curvas de crecimiento fueron obtenidas de modelos no lineales mixtos aplicados a la ecuación de Richard ($n = 249$ pichones de 98 nidos).

Parejas reproductivas

Se detectaron un total de 51 parejas reproductivas para la temporada 2015-2016, 53 parejas en 2016-2017 y 57 parejas en la temporada 2017-2018. Para esta especie se registró un máximo de cinco intentos reproductivos para una pareja (ninguno fue exitoso) y también a cinco

parejas que realizaron hasta cuatro intentos reproductivos, de las cuales solo dos de esas parejas lograron tener éxito en el último intento. Todos los demás intentos fueron depredados. En estas parejas, de las que se encontraron y monitorearon un mayor número de intentos, la fecha de inicio de los primeros intentos de nidificación ocurrió en la segunda quincena de octubre, y los últimos intentos ocurrieron entrada la segunda quincena de diciembre. Opuesto a esto, se registró para un total de 7 parejas, 2 intentos exitosos y consecutivos. En este caso, al igual que las parejas con múltiples intentos, realizaron el primer intento de nidificación en la segunda quincena de octubre (que coincide con el inicio de la temporada reproductiva), y el segundo intento, en la primera quincena de diciembre. La cantidad de intentos reproductivos dependió del destino particular que sufrió cada nido (y en qué etapa del ciclo de nidificación sucedió).

Éxito reproductivo

De la totalidad de los nidos ($n = 302$), 91 nidos fueron exitosos (30,1%), 164 nidos fueron depredados (54,3%), 20 nidos fueron abandonados por el ectoparasitismo de *Philornis* spp. (6,6%), 10 nidos fueron abandonados producto de condiciones climáticas adversas (3,3%), 2 nidos fueron abandonados a causa de un error en la manipulación del mismo (0,7%; en ambos casos uno o más huevos se rompieron mientras eran manipulados para extraerlos del nido), y 15 nidos fueron abandonados por causas desconocidas (5%) (Figura 3.16). De los 164 nidos depredados, 7 fueron depredados durante la puesta de huevos (4,3%), 82 durante la incubación (50%), y 75 en el período de pichones (45,7%).

La supervivencia de huevos fue de $0,95 \pm 0,01$ (rango = 0,33–1, $n = 183$ nidos), el éxito de eclosión fue de $0,91 \pm 0,02$ (rango = 0–1, $n = 183$ nidos), la supervivencia promedio de pichones fue de $0,90 \pm 0,02$ (rango = 0,33–1, $n = 87$ nidos), y la productividad fue de 0,82

$\pm 0,03$ (rango = 0,33–1, $n = 86$ nidos). El número promedio de volantones por nido exitoso fue de $2,33 \pm 0,08$ (rango = 1–3, $n = 87$ nidos).

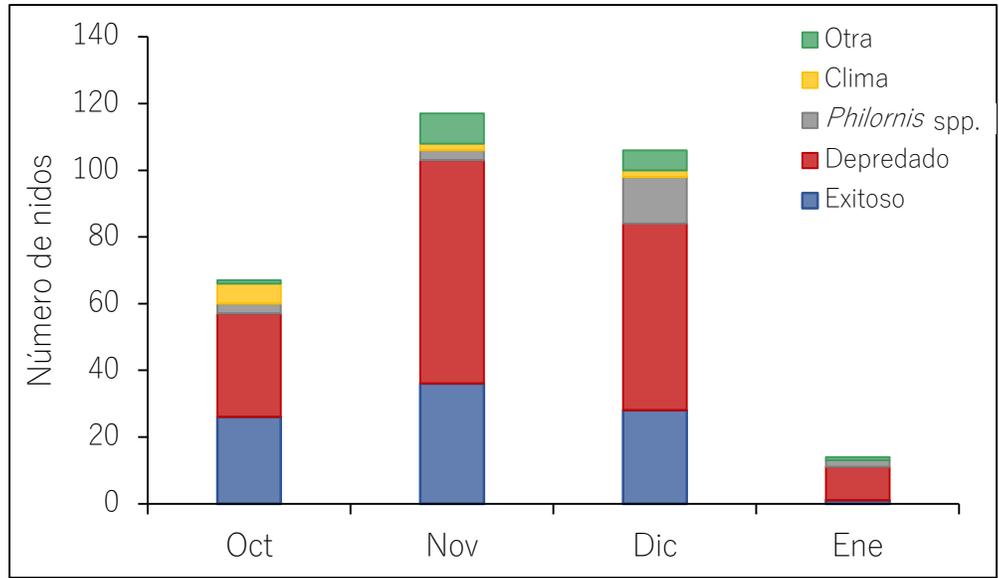


Figura 3.16. Distribución temporal de los destinos de los nidos de Churrinche. Se presentan las tres temporadas reproductivas combinadas (2015-2018).

Naranjero

Temporada reproductiva

Para esta especie se encontraron y monitorearon un total de 55 nidos (12 en 2015-2016, 16 en 2016-2017, y 27 en 2017-2018). Del total de nidos, 8 fueron encontrados durante el período de construcción (14,6%), 7 durante la puesta de huevos (12,7%), 27 durante la incubación (49,1%) y 13 en el período de pichones (23,6%). La evidencia más temprana de construcción de un nido para cada temporada fue: 1 de noviembre para la temporada 2015-2016, 27 de octubre para la temporada 2016-2017, y 12 de octubre para la temporada 2017-2018. La evidencia más tardía de un nido activo para cada temporada reproductiva fue: 17 de enero para la temporada 2015-2016, 27 de enero para la temporada 2016-2017, y 12 de febrero para la

temporada 2017-2018. Por lo tanto, la temporada reproductiva tuvo una duración media de $97 \pm 13,5$ días, y un máximo de 123 días. El mayor período de iniciación de nidos se registró durante los meses de octubre y noviembre (Figura 3.17).

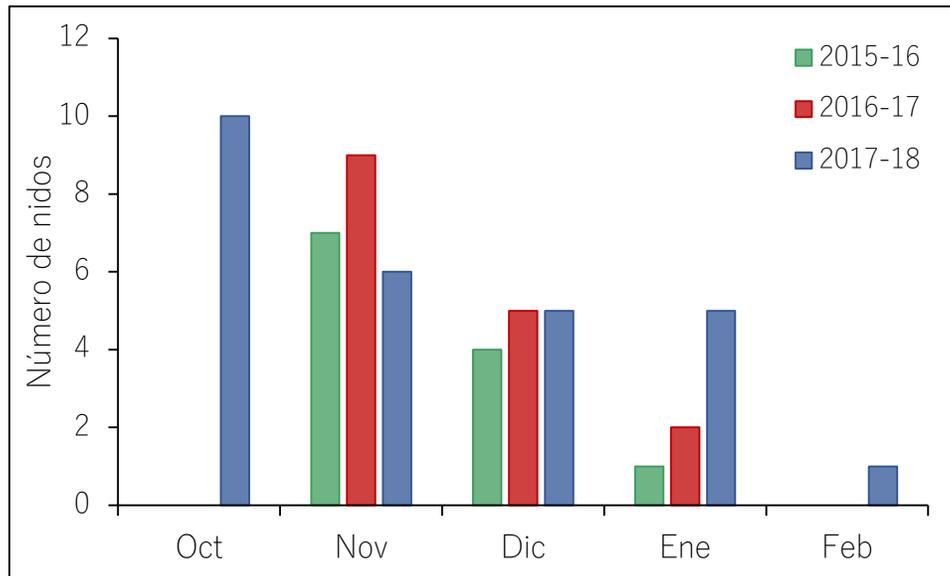


Figura 3.17 Distribución temporal del inicio de los nidos de Naranjero durante las tres temporadas reproductivas (2015-2018).

Período de construcción y morfometría de los nidos

La construcción del nido duró en promedio $5,3 \pm 0,3$ días (rango = 5–6 días, $n = 4$ nidos). El nido de esta especie es una estructura semiesférica abierta, construida con fibras vegetales y ramas finas, la base del nido generalmente cuenta con ramas espinosas y de mayor tamaño para ayudar a la fijación del nido a las ramas del árbol soporte. Internamente se encuentra recubierto con finas fibras vegetales o pelos de caballos y/o vacas (Figura 3.18).

Se midieron a lo largo de las tres temporadas reproductivas un total de 20 nidos (1 en 2015-2016, 13 en 2016-2017, y 6 en 2017-2018), obteniendo un diámetro externo de $129,7 \pm 2,7$ mm (rango = 109,3–148,3 mm), diámetro interno de $73,8 \pm 1,4$ mm (rango = 58,2–81 mm), ancho de pared de $29 \pm 1,4$ mm (rango = 17,4–40,2 mm), altura de $59,2 \pm 3,1$ mm (rango =

34,4–95,1 mm), y una profundidad de $29,4 \pm 1,4$ mm (rango = 19–42,5 mm). Catorce de estos nidos fueron recolectados y depositados en la colección ornitológica del Museo de La Plata.



Figura 3.18. Nido recolectado de Naranjero. Foto: Grim Ellen.

De la totalidad de los nidos, el 58,2% estuvo ubicados en Tala ($n = 32$) y el 41,8% en Coronillo ($n = 23$). La altura media del nido desde el suelo fue de $4,6 \pm 0,2$ m (rango = 2,5–9,1 m) y la altura promedio del árbol nido fue de $6,3 \pm 0,2$ m (rango = 3,65–10 m). La altura a la que estuvo ubicado el nido estuvo influenciada por la especie de árbol (Anova: $F = 6,41$, $p = 0,01$, $gl = 51$; Figura 3.19). Además, la distancia promedio del nido al borde de la copa fue de $0,44 \pm 0,03$ m (rango = 0,2–1,2 m).

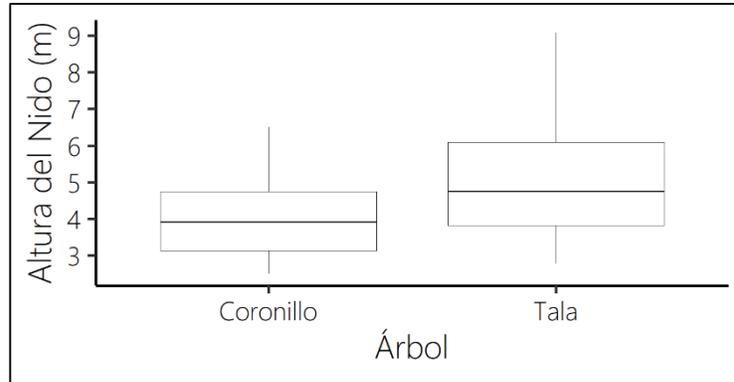


Figura 3.19. Diferencia de altura del nido desde el suelo para el Naranjero en función de la especie de árbol en el que fue construido. Se muestra la mediana, el rango intercuartílico y los máximos y mínimos.

Período de incubación, tamaño de puesta y morfometría de los huevos

Esta especie puso los huevos en días consecutivos en horas tempranas de la mañana. El período de incubación para la especie fue de $12,3 \pm 0,1$ días (rango = 12–14 días, $n = 19$) y comenzó con la puesta del segundo huevo. Los huevos son ovoidales, de color blanco verdoso con pequeñas manchas claras de color pardo y manchas negras irregulares de color negro (Figura 3.20). El tamaño de puesta promedio fue de $2,9 \pm 0,08$ huevos (rango = 2–4 huevos, $n = 28$). Los huevos midieron $25 \pm 0,2$ mm (rango = 23,3–26,6 mm) de largo y $17,6 \pm 0,12$ mm (rango = 16,1–18,4 mm) de ancho, y tuvieron una masa promedio de $3,9 \pm 0,07$ g (rango = 3,4–4,5 g), basado en 22 nidos (que totalizaron 65 huevos). El volumen promedio del huevo fue de $3,9 \pm 0,07$ cm³ (rango = 3,4–4,4 cm³). El tamaño de los huevos no varió entre temporadas (Anova: masa, $F = 0,17$, $p = 0,84$, $gl = 16$; largo, $F = 0,04$, $p = 0,96$, $gl = 16$; ancho, $F = 0,99$, $p = 0,39$, $gl = 16$), ni a lo largo de la temporada reproductiva (Anova: masa, $F = 1,92$, $p = 0,19$, $gl = 13$; largo, $F = 0,08$, $p = 0,77$, $gl = 13$; ancho, $F = 2,07$, $p = 0,1$, $gl = 13$). Las medidas de los huevos parásitos se detallan en la sección ‘Frecuencia e intensidad de Parasitismo’ en el capítulo 5.



Figura 3.20. Puesta de 3 huevos de Naranjero, pueden observarse las marcas para identificación individual en los huevos. Foto: Gonzalez Exequiel.

Período de pichones y morfometría de los mismos

El período de pichones tuvo una duración de $11,7 \pm 0,4$ días (rango = 10–15 días, $n = 14$; Figura 3.21). Los pichones tuvieron una masa promedio en las primeras horas de vida de $5,4 \pm 0,8$ g (rango = 2–4,4 g, $n = 6$), alcanzando su tasa de máximo crecimiento alrededor de los 4 días de edad. En la Tabla 3.3 se presentan los parámetros de crecimiento para la población estudiada. Los pichones alcanzaron el 50% de la masa corporal necesaria para abandonar el nido a los 4,8 días, a los 5,2 días para el tarso y a los 7,2 días para la cuerda del ala. Los pichones abandonaron el nido con una masa promedio correspondiente al 87% de la masa corporal de un adulto promedio (Figura 3.22).



Figura 3.21. Pichones de Naranjero en distintos estadios de su desarrollo. A) momento de la eclosión del huevo, B) 3 días de edad, C) 8 días de edad. Fotos: A) Gonzalez Exequiel; B) Ospina María; C) Paxman Judy.

Tabla 3.3. Parámetros de crecimiento para masa corporal, largo de tarso, cuerda del ala y culmen resultantes de la ecuación de Richard. Donde A = asíntota superior, t_i = punto de inflexión o punto de máximo crecimiento (reportado en días), K = tasa máxima de crecimiento relativo, y d = parámetro de forma de la curva. Análisis basado en 31 pichones de 13 nidos. Los valores se reportan como media \pm EE.

	A	t_i	K	d
Masa corporal (g)	30,83 \pm 1,49	4,03 \pm 0,31	0,109 \pm 0,008	1,25 \pm 0,28
Tarso (mm)	23,35 \pm 0,81	4,69 \pm 0,44	0,077 \pm 0,005	3,39 \pm 0,83
Cuerda del Ala (mm)	48,52 \pm 3,94	7,74 \pm 0,26	0,104 \pm 0,012	3,34 \pm 0,85
Culmen (mm)	10,06 \pm 0,29	4,01 \pm 0,64	0,060 \pm 0,003	5,33 \pm 1,59

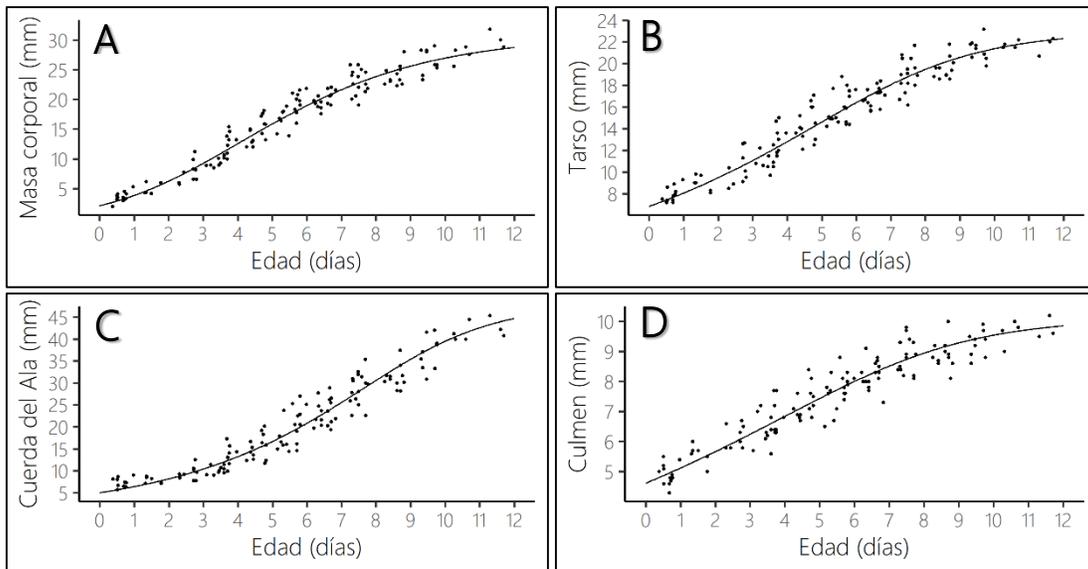


Figura 3.22. Curvas de crecimiento del Naranjero para masa corporal (A), tarso (B), cuerda del ala (C), y culmen (D). Las curvas de crecimiento fueron obtenidas de modelos no lineales mixtos aplicados a la ecuación de Richard ($n = 31$ pichones de 13 nidos).

Parejas reproductivas

Para esta especie se monitorearon un total de ocho parejas reproductivas para la temporada 2015-2016, 12 parejas en 2016-2017 y 24 parejas en la temporada 2017-2018, lo cual no refleja la cantidad aproximada de parejas reproductivas que pudieron haber en la zona monitoreada, producto de la dificultad para encontrar sus nidos y definir sus territorios. Debido a esto, únicamente se logró registrar una pareja con un máximo de 3 intentos reproductivos, la cual dada la duración de la temporada reproductiva y las fechas de los nidos encontrados, podría al menos haber tenido un intento más.

Éxito reproductivo

De la totalidad de los nidos ($n = 55$), 16 nidos fueron exitosos (29,1%), 20 nidos fueron depredados (36,4%), 9 nidos fueron abandonados por el ectoparasitismo de *Philornis* spp. (16,4%), 1 nido fue abandonado producto del parasitismo de Tordo Renegrado (1,8%), 4 nidos fueron abandonados producto de condiciones climáticas adversas (7,3%), 2 nidos fueron abandonados a causa de un error en la manipulación del mismo (3,6%; esto incluyó un caso en el que los huevos se rompieron mientras eran manipulados para extraerlos del nido y un caso en el que la acción de trepar hasta el nido lo desplazó de lugar y causó el abandono), y 3 nidos fueron abandonados por causas desconocidas (5,4%) (Figura 3.23). De los 20 nidos depredados, 1 fue depredado durante la puesta, 10 durante la incubación y 9 con pichones.

La supervivencia de huevos fue de $0,90 \pm 0,03$ (rango = 0,67–1, $n = 29$ nidos), el éxito de eclosión fue de $0,89 \pm 0,05$ (rango = 0–1, $n = 29$ nidos), la supervivencia promedio de pichones fue de $0,97 \pm 0,03$ (rango = 0,67–1, $n = 13$ nidos), y la productividad fue de $0,81 \pm 0,06$ (rango = 0,33–1, $n = 12$ nidos). El número promedio de volantones por nido exitoso fue de $2,38 \pm 0,21$ (rango = 1–4, $n = 13$ nidos).

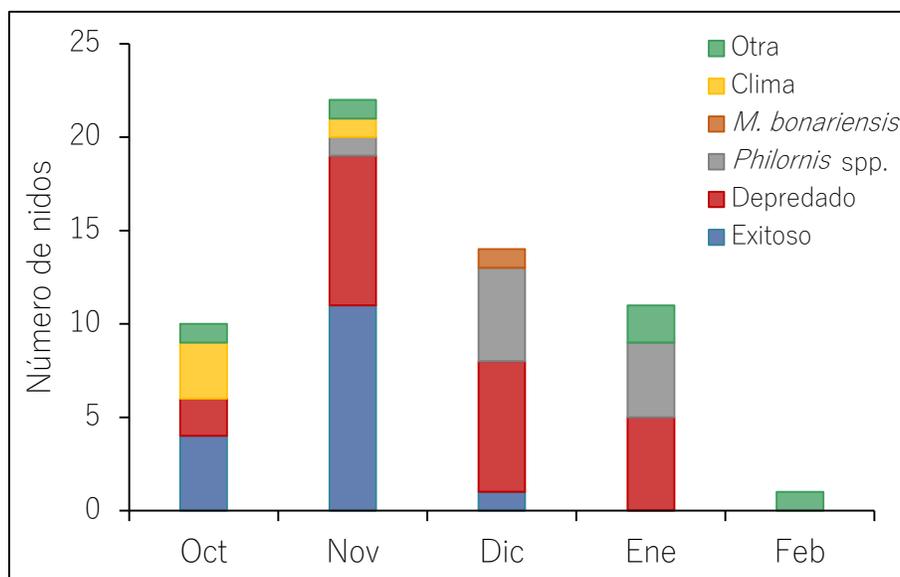


Figura 3.23. Distribución temporal de los destinos de los nidos de Naranjero. Se presentan las tres temporadas reproductivas combinadas (2015-2018).

Fiofío Pico Corto

Temporada reproductiva

Se encontraron y monitorearon un total de 99 nidos (37 en 2015-2016, 33 en 2016-2017, y 29 en 2017-2018). Del total de nidos, 22 fueron encontrados durante el período de construcción (22,2%), 18 durante la puesta de huevos (18,2%), 44 durante la incubación (44,4%), y 15 con pichones (15,2%). La evidencia más temprana de construcción de un nido para cada temporada fue: 31 de octubre para la temporada 2015-2016, 28 de octubre para la temporada 2016-2017, y 18 de octubre para la temporada 2017-2018. La evidencia más tardía de un nido activo para cada temporada reproductiva fue: 26 de enero para la temporada 2015-2016, 27 de enero para la temporada 2016-2017, y 30 de enero para la temporada 2017-2018. Por lo tanto, la temporada reproductiva tuvo una duración media de $99 \pm 4,4$ días, y una duración máxima de 115 días. El mayor pico de iniciación de nidos se registró en el mes de noviembre (Figura 3.24).

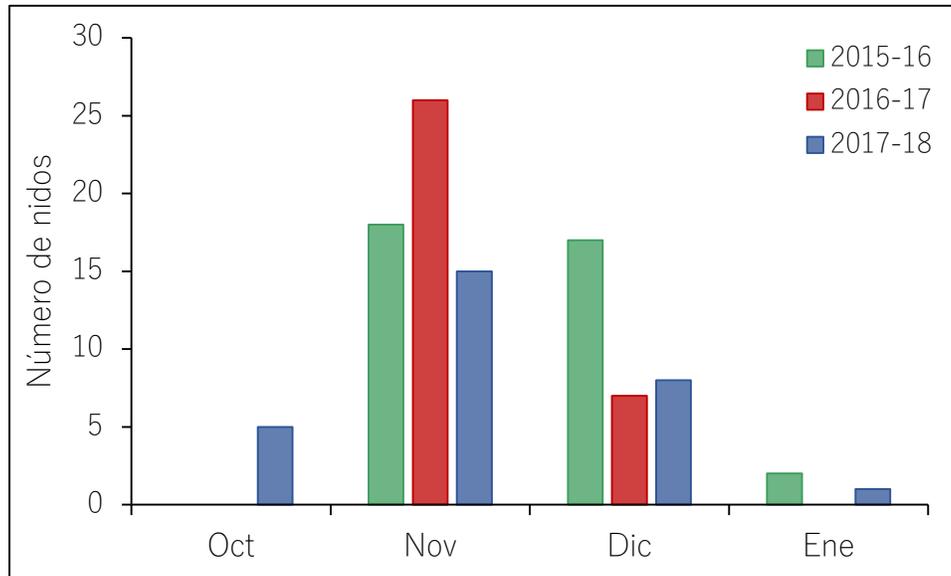


Figura 3.24. Distribución temporal de la iniciación de los nidos de Fiofio Pico Corto durante las tres temporadas reproductivas (2015-2018).

Período de construcción y morfometría de los nidos

La construcción del nido duró en promedio $7,8 \pm 0,2$ días (rango = 7–8 días, $n = 6$ nidos). El nido es una pequeña taza, construida con fibras vegetales, musgos y pelos, la cara externa generalmente queda recubierta de musgos y, en algunos casos, cubierta con líquenes. La estructura del nido es similar a la del de la Tacuarita Azul, pero menos compacta. Interiormente el nido es recubierto con plumas, generalmente de color claro (blanco o gris claro) (Figura 3.25).

Se midieron a lo largo de las tres temporadas reproductivas un total de 37 nidos (19 en 2015-2016, 6 en 2016-2017, y 12 en 2017-2018), obteniendo un diámetro externo de $74,3 \pm 1$ mm (rango = 56,5–91,1 mm), diámetro interno de $49,9 \pm 0,7$ mm (rango = 39–56,7 mm), ancho de pared de $13,6 \pm 0,5$ mm (rango = 8–18,9 mm), altura de $40,3 \pm 1$ mm (rango = 29,4–57,8 mm), y una profundidad de $23,8 \pm 0,9$ mm (rango = 11–35 mm). Veintidós de estos nidos fueron colectados y depositados en la colección ornitológica del Museo de La Plata.

De la totalidad de los nidos, la mayoría estuvieron ubicados en Tala (86,9%, $n = 86$), 1 en Molle (1%), 9 en Coronillo (9,1%), 2 en Ceibo (2%), y 1 en Álamo (1%). La altura media del nido desde el suelo fue de $3,64 \pm 0,12$ m (rango = 1,05–8,1 m) y la altura promedio del árbol nido fue de $6,2 \pm 0,18$ m (rango = 2,75–11,54 m). Además la distancia promedio del nido al borde de la copa fue de $0,49 \pm 0,03$ m (rango = 0,05–1,6 m).



Figura 3.25. Nidos de Fiofío Pico Corto en diferentes momentos del ciclo de nidificación. Nido con una puesta de 1 huevo (izquierda) y nido con 2 volantones (derecha). Fotos: Gonzalez Exequiel.

Período de incubación, tamaño de puesta y morfometría de los huevos

Esta especie es la única de las cuatro estudiadas que puso sus huevos día por medio y la misma comienza a incubar con el anteúltimo huevo. El período de incubación fue de $14 \pm 0,03$ días (rango = 13–14 días, $n = 37$). En la temporada 2015-2016 se registró un caso atípico donde un nido con una puesta de un único huevo tuvo un período de incubación de tan solo 9 días y la eclosión fue exitosa (este nido no fue tenido en cuenta en el cálculo del período promedio de incubación para la población). Los huevos son de color blanco con escasas manchas pardo rojizas más concentradas en el polo mayor (Figura 3.25). Midieron en promedio $19,7 \pm 0,2$ mm (rango = 16,7–22,3 mm) de largo y $14,3 \pm 0,12$ mm (rango = 11,8–15,8 mm)

de ancho, con una masa promedio de $2,1 \pm 0,05$ g (rango = 1,5–2,8 g), basado en 36 nidos (que totalizaron 84 huevos). El volumen promedio del huevo fue de $2,1 \pm 0,04$ cm³ (rango = 1,4–2,6 cm³). El tamaño de puesta promedio fue de $2,3 \pm 0,07$ huevos (rango = 1–4 huevos, $n = 61$). El tamaño de los huevos varió entre temporadas únicamente para el largo (Anova: largo, $F = 6,39$, $p = 0,005$, $gl = 29$; contraste significativo entre temporada 2016-2017 y 2017-2018 [$p = 0,003$]; masa, $F = 3,40$, $p = 0,05$, $gl = 29$; ancho, $F = 0,05$, $p = 0,95$, $gl = 29$) (Figura 3.26). El tamaño de los huevos no varió a lo largo de la temporada reproductiva (Anova: masa, $F = 0,93$, $p = 0,34$, $gl = 28$; largo, $F = 0,35$, $p = 0,56$, $gl = 28$; ancho, $F = 0,003$, $p = 0,95$, $gl = 28$).

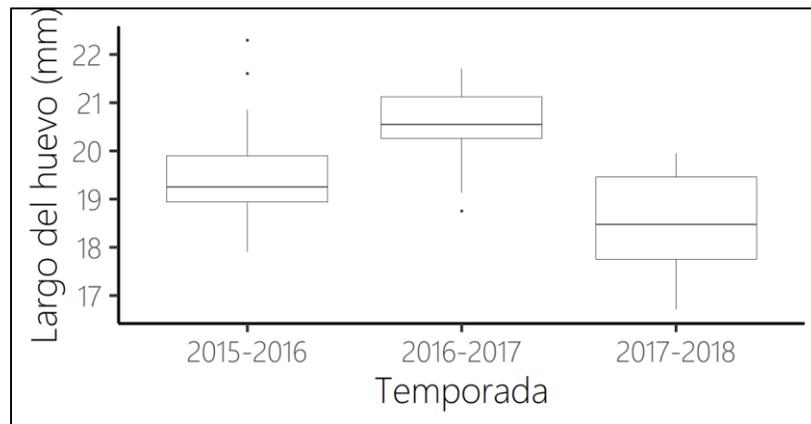


Figura 3.26. Largo promedio del huevo para cada temporada reproductiva. Se muestra la mediana, el rango intercuartílico, los máximos y mínimos, y los valores extremos (puntos).

Para esta especie solo se registraron dos eventos de parasitismo del Tordo Renegrido, ambos en la temporada 2016-2017 y en ambos casos el morfo del huevo fue blanco con escasas pintas pardas de pequeño tamaño (Figura 3.27).



Figura 3.27. Puesta de Fiofío Pico Corto, donde se observa a la izquierda el morfo del huevo parásito de Tordo Renegrido. Foto: Gonzalez Exequiel.

Período de pichones y morfometría de los mismos

El período de pichones tuvo una duración de $13,9 \pm 0,3$ días (rango = 11–16 días, $n = 32$; Figura 3.28). Los pichones tuvieron un peso promedio en las primeras horas de vida de $4,21 \pm 0,5$ g (rango = 1,6–2,6 g, $n = 5$), alcanzando su tasa de máximo crecimiento alrededor de los ~4 días de edad. En la Tabla 3.4 se presentan los parámetros de crecimiento para la población estudiada. Los pichones alcanzaron el 50% de la masa corporal para dejar el nido a los 4,9 días, a los 5,6 días para el tarso y a los 8,1 días para la cuerda del ala, y abandonaron el nido con un peso promedio de 93% de la masa corporal de un adulto (Figura 3.29).



Figura 3.28. Pichones de Fiofío Pico Corto en distintos momentos de su desarrollo. A) 2 días de edad, B) 7 días de edad, C) 16 días de edad. Fotos: Gonzalez Exequiel.

Tabla 3.4. Parámetros de crecimiento del Fiofío Pico Corto para masa corporal, largo de tarso, cuerda del ala y culmen resultantes de la ecuación de Richard. Donde A es la asíntota superior, t_i es el punto de inflexión o punto de máximo crecimiento (reportado en días), K es la tasa máxima de crecimiento relativo, y d es el parámetro de forma de la curva. Análisis basado en 44 pichones de 22 nidos. Los valores se reportan como media \pm EE.

	A	t_i	K	d
Masa corporal (g)	14,08 \pm 0,38	4,49 \pm 0,27	0,100 \pm 0,004	1,66 \pm 0,25
Tarso (mm)	19,21 \pm 0,31	4,81 \pm 0,30	0,070 \pm 0,002	3,34 \pm 0,44
Cuerda del Ala (mm)	47,66 \pm 1,93	8,21 \pm 0,17	0,085 \pm 0,005	2,73 \pm 0,32
Culmen (mm)	8,02 \pm 0,17	4,02 \pm 0,57	0,076 \pm 0,004	4,32 \pm 1,14

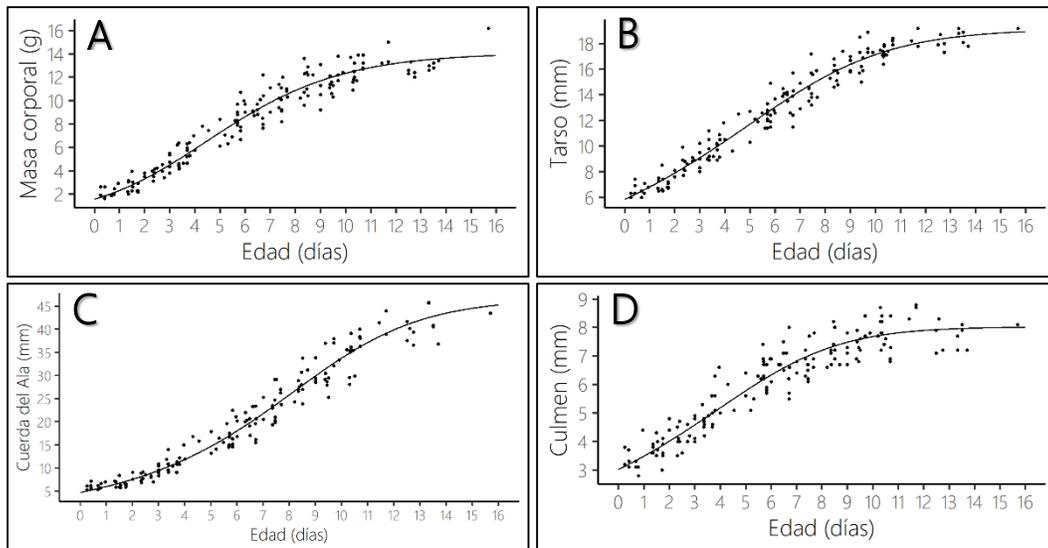


Figura 3.29. Curvas de crecimiento del Fiofío Pico Corto para masa corporal (A), largo del tarso (B), cuerda del ala (C), y culmen (D). Las curvas de crecimiento fueron obtenidas de modelos no lineales mixtos aplicados a la ecuación de Richard ($n = 44$ pichones de 22 nidos).

Parejas reproductivas

Se detectaron un total de 32 parejas reproductivas para la temporada 2015-2016, 21 parejas en 2016-2017 y 25 parejas en la temporada 2017-2018. Para esta especie se registró un máximo de dos intentos reproductivos para 14 parejas reproductivas, de las cuales la mitad tuvieron éxito en uno de esos intentos. Dada las fechas de inicio y finalización de los intentos de nidificación, no se descarta que la especie pueda realizar más de dos intentos reproductivos, más aún si el abandono de los nidos es en una etapa temprana del ciclo de nidificación.

Éxito reproductivo

De la totalidad de los nidos ($n = 99$), 37 nidos fueron exitosos (37,4%), 56 nidos fueron depredados (56,6%), un nido fue abandonado por el ectoparasitismo de *Philornis* spp. (1%), un nido fue abandonado producto de condiciones climáticas adversas (1%), un nido fue abandonado a causa de un error en la manipulación del mismo (1%; los huevos se rompieron mientras eran manipulados para extraerlos del nido), y tres nidos fueron abandonados por causas desconocidas (3%) (Figura 3.30). De los 56 nidos depredados, 12 fueron depredados en el período de puesta, 27 durante la incubación, y 17 con pichones.

La supervivencia de huevos fue de $0,99 \pm 0,01$ (rango = 0,67–1, $n = 47$ nidos), el éxito de eclosión fue de $0,49 \pm 0,03$ (rango = 0–1, $n = 47$ nidos), la supervivencia promedio de pichones fue de $0,97 \pm 0,02$ (rango = 0,50–1, $n = 33$ nidos), y la productividad fue de $0,91 \pm 0,03$ (rango = 0,50–1, $n = 29$ nidos). El número promedio de volantones por nido exitoso fue de $2,03 \pm 0,11$ (rango = 1–3, $n = 33$ nidos).

(Grishaver et al. 1998) y de Perlita Cubana (*Polioptila lembeyei*) en Cuba (~125 días) (Sánchez-Losada et al. 2015).

El período de construcción del nido registrado para la población fue de ~8 días, lo cual difiere levemente de los 10-12 días reportados por de la Peña (2005) para la población de Santa Fe, pero es similar a lo reportado para otras especies del mismo género, como es el caso de la Perlita Californiana (~7 días, Grishaver et al. 1998). En general, los materiales, el aspecto del nido y las dimensiones son similares en todas las especies del género (Atwood y Lerman 2006), lo que sí suele tener variación entre las especies es la altura promedio a la que ubican sus nidos, como por ejemplo de 3 y 2,5 m para las poblaciones estudiadas por de la Peña (2003), Olgúin (2017) y León (2018), o los escasos 0,8 m reportados para Perlita Californiana debido a que nidifica principalmente sobre especies arbustivas (Grishaver et al. 1998). El Tala es la especie dominante del bosque, sin embargo, hay diversos sectores en el sitio de estudio que cuentan con una gran cantidad de especies exóticas, pero la Tacuarita Azul nunca las utilizó, prefiriendo casi exclusivamente el Tala. La estructura del Tala les permite fijar el nido efectivamente y mimetizar el nido con la corteza del mismo. En otros estudios, la especie vegetal más utilizada para nidificar también coincidió con especies nativas, como por ejemplo, el Espinillo (*Acacia caven*) y el Chañar (*Geoffroea decorticans*) para las poblaciones de Santa Fe (de la Peña 2005, Olgúin 2017, León 2018) y *Acacia macracantha* para la Perlita Cubana en Cuba (Sánchez-Losada et al. 2015).

Con respecto a los períodos de incubación y pichones, la duración de los mismos es similar a otras especies del mismo género, variando entre 13-15 días ambos períodos (Grishaver 1998, de la Peña 2005, Sánchez-Losada et al. 2015, Olgúin 2017, León 2018). Si bien la morfometría y coloración de los huevos es similar en todas las especies, se registran

pequeñas variaciones en los tamaños de puesta. Por ejemplo, Olgúin (2017) registró un tamaño de puesta medio de 2 huevos para una población de Santa Fe, Grishaver (1998) reportó 3,6 huevos para la Perlita Californiana, y nuestro estudio y el de Sánchez-Losada et al. (2015) para la Perlita Cubana registraron un tamaño de puesta de 3 huevos.

De todas las parejas monitoreadas, se siguió una que llegó a realizar siete intentos reproductivos en una temporada, poniendo como mínimo un total de 18 huevos, lo que representa aproximadamente el 334% de la masa de una hembra adulta (si se considera que una hembra adulta pesa en promedio 7 g, Dunning 2008). Esta gran cantidad de intentos reproductivos en una única temporada también ha sido registrada para otras especies de la misma familia, como los 10 intentos para la Perlita Californiana (Grishaver et al. 1998) y los siete intentos para la Perlita Grisilla (*Polioptila caerulea*, Kershner 2001). La cantidad de intentos reproductivos que una pareja llega a realizar dependerá del grado de avance que alcance cada intento reproductivo, por ejemplo, para el caso de la pareja de siete intentos reproductivos, cinco de esos fueron abandonados a causa del parasitismo de Tordo Renegrado, por lo tanto, los nidos únicamente llegaron hasta el período de incubación temprana, y por ende la pareja tuvo mayor cantidad de tiempo disponible para seguir realizando intentos. A las especies que presentan esta estrategia reproductiva se las considera 'reproductoras persistentes' (Atwood y Lerman 2006). Estas especies, en vez de seleccionar sitios para evitar la depredación, compensan la pérdida de nidos con una alta capacidad para realizar múltiples intentos de nidificación (Roper 2005). En este sentido, considerando que ambos adultos deben destinar preciado tiempo a la construcción de múltiples nidos a lo largo de la temporada, se observó una estrategia de reutilización de materiales del nido previo (no así del nido en sí

mismo), lo que disminuye considerablemente el tiempo y esfuerzo que destinan a la búsqueda de materiales para realizar sus nidos (ver también Atwood y Lerman 2006, Segura 2011).

En este estudio el abandono por parasitismo implicó el ~16% del total de nidos y fue la segunda causa más importante de fallo de nidos (~22%), por detrás de la depredación. De los nidos parasitados, el 49% fue abandonado durante el proceso de puesta, y de los restantes tan solo dos nidos produjeron un volantón de Tacuarita Azul. Para otras especies del género el parasitismo cobró mayor relevancia, por ejemplo, para una población de Perlita Californiana se obtuvo que el 59% de los nidos estuvieron parasitados, de los cuales en solo el 2% eclosionaron los huevos del hospedador y sus volantones nunca lograron abandonar exitosamente el nido (Atwood y Lerman 2006). Para una población de Perlita Grisilla el 56% de los nidos estuvieron parasitados y ningún volantón del hospedador logró abandonar exitosamente el nido (Kershner 2001). Este tema se abordará con más detalles en el capítulo 5.

Churrinche

De las cuatro especies bajo estudio, el Churrinche es la que cuenta con mayor cantidad de información disponible (Bancroft 1930, Taylor y Handson 1970, Fraga 1977, Ellison 2008, de la Peña 2013, 2016, Romero Munhoz 2015, de la Peña 2016). La temporada reproductiva tuvo una duración de casi 4 meses, período similar al reportado por Fraga (1977) para otra población cercana, en la localidad de Lobos, provincia de Buenos Aires y por de la Peña (2013, 2016) en la provincia de Santa Fe. La duración es de casi 30 días más que la reportada por Romero Munhoz (2015) para una población del sur de Brasil, pero en todos los casos abarcaron los mismos meses, de octubre a enero. Sin embargo, en poblaciones del extremo norte de distribución de la especie, se reporta una temporada reproductiva de enero a mayo lo que estaría próximo a ~150 días (Marchant 1960). En Estados Unidos, también hay datos para

Arizona, donde la población nidifica de abril a mediados de junio (Bancroft 1930, Taylor y Handson 1970) y para Texas, donde nidifica de principios de abril a mitad de julio (Ellison 2008).

Existen diferencias en los reportes de la duración en la construcción del nido. En este sentido, Borrero (1972) registró una duración de 14 días para una población de Colombia, y de la Peña (2013) y Romero Munhoz (2015) una duración de tan solo 6 días, para poblaciones del sur de Brasil y de la provincia de Santa Fe, respectivamente. Siendo el caso de la población del presente estudio una situación intermedia, con una duración promedio de ~8,5 días. En estudios previos (Marchant 1960, Borrero 1972, Ellison 2008) se han obtenido casos de reutilización del mismo nido durante la misma temporada reproductiva, situación que no se registró en el presente estudio. Lo que sí se registró en dos ocasiones fueron dos parejas que nidificaron en el mismo lugar exacto, pero en diferentes momentos de la temporada y donde el nido previo ya no se encontraba presente. La altura media del nido desde el suelo para la población fue de 3,1 metros, medida que varía según la población, ya que la misma está condicionada por el tipo de hábitat y la especie arbórea usada predominantemente. En Arizona Bancroft (1930) reporta una altura de 2,7 m. En Ecuador, donde la mayoría de los nidos se ubicaron en arbustos muertos, la altura promedio fue de ~2 m (Marchant 1960). En el sur de Brasil, la altura promedio fue de ~2,2 m (Romero Munhoz 2015). El Churrinche, al igual que lo que sucedió para la Tacuarita Azul, solo utilizó para nidificar especies nativas, y casi con exclusividad el Tala. En otras poblaciones estudiadas generalmente también utilizaron especies nativas, como el Chañar y *Prosopis* spp. en Argentina (Mezquida 2002, de la Peña 2013), *Prosopis* spp. en Estados Unidos (Bancroft 1930) y Brasil (Romero Munhoz 2015), pero también hay registro de poblaciones que no utilizaron ninguna especie en particular (Borrero

1972) o utilizaron especies exóticas como *Tamarix* spp. y *Cupressus* spp. (Maugeri 2009) o *Robina pseudoacacia* (Fraga 1977).

El período de incubación para la especie fue de 13,8 días, similar al reportado por los demás estudios (Taylor y Hanson 1970, Borrero 1972, Fraga 1977, de la Peña 2013, Romero Munhoz 2015), con períodos de incubación de 13-14 días. El tamaño de puesta promedio tiene un rango de variación desde un mínimo de 2,5 huevos para una población en Argentina (Mezquida 2002) a un máximo de 3,1 huevos reportado para una población de Texas, Estados Unidos (Ellison 2008), todos los demás reportes, incluidos el del presente estudio, representan valores intermedios. De forma general, las poblaciones al norte de la distribución de la especie (Estados Unidos), tienen tamaños de puesta mayor o cercana a 3 huevos (Bancroft 1930, Ellison 2008) y las de distribución austral menores a 3 huevos. Si bien no son muy comunes, las puestas mayores a 3 huevos han sido reportadas por otros autores, de 4 huevos por Bancroft (1930) y Maugeri (2009) y de 5 huevos únicamente por Ellison (2008).

El período de pichones tuvo una duración de 13,3 días. Este valor es similar en todos los estudios que reportan la variable, con una duración de 13-15 días (Marchant 1960, Borrero 1972, Romero Munhoz 2015), siendo un caso atípico el reportado por Fraga (1977) de entre 16-18 días. La capacidad de esta especie de realizar múltiples intentos reproductivos en una misma temporada reproductiva fue definida por el presente estudio en cinco intentos (nunca reutilizando el mismo nido), valor similar al reportado por Borrero (1972), el cual reportó una pareja que realizó 4 intentos (de los cuales 3 fueron reutilizando el mismo nido), y otra que realizó 5 intentos reproductivos (todos en nidos distintos).

El éxito aparente de 30,1% de la población fue mayor que el 16,9% reportado por Romero Munhoz (2015) para la población en el sur de Brasil, pero menor que el 50% reportado

por Marchant (1960) para una población de Ecuador. La depredación al igual que en los demás estudios fue la principal causa de fallo de nidos, representando en el presente el ~78% de los nidos fallidos. Cabe destacar que 20 nidos fueron abandonados por el ectoparasitismo de *Philornis* spp., lo que representa la segunda causa más importante de abandono de nidos para la población del presente estudio, siendo que hasta la fecha solo había un único reporte de un nido con larvas de *Philornis* spp. para la especie (Couri et al. 2005). Para más detalles con respecto a este tema ver el capítulo 4.

Naranjero

Los datos que se presentan en este estudio son prácticamente los primeros y más completos sobre la biología reproductiva de esta especie. Únicamente se encuentran hasta la fecha los registros de de la Peña (2013) de 4 nidos para la provincia de Santa fe, y el de Mason (1985) de un nido en la provincia de Buenos Aires. La temporada reproductiva se extiende por una duración máxima de 4 meses, desde la primera quincena de octubre a la primer quincena de febrero, duración que es similar a la reportada por de la Peña (2013) para la especie en la provincia de Santa Fe. Comparado a otras especies de la misma familia y de distribución austral, la duración es similar a la reportada para el Cardenal Común en el mismo tipo de hábitat (Segura et al. 2015) y 30 días más larga que la reportada para el Cardenal Amarillo en la provincia de Corrientes (Domínguez et al. 2015).

La construcción del nido duró en promedio 5,3 días, período de construcción similar al del Cardenal Común (Segura et al. 2015) en ambientes similares y al de la mayoría de los tráupidos que han sido estudiados hasta la fecha (Hilty 2011). De la totalidad de los nidos, el 56,4% estuvo ubicado en Tala y el 41,8% en Coronillo, valores similares a los encontrados por Segura et al. (2015) para el Cardenal Común en la misma zona de estudio. Las diferencias

encontradas de la altura del nido en función de la especie de árbol, probablemente se deba a que el grado de mayor ocultamiento del nido entre la vegetación es distinto para el Tala y el Coronillo. En el Tala, la vegetación más densa se da en las ramas superiores, donde la cantidad de hojas es mayor, mientras que la forma de la copa del Coronillo hace posible ocultar el nido efectivamente a alturas más bajas. Alonso et al. (1991), obtuvo un resultado similar para el Rabilargo Asiático (*Cyanopica cyanus*) que nidifica en una zona intermedia de la copa en la Encina (*Quercus ilex*) donde la densidad del follaje es mayor.

El período de incubación para la especie fue de 12,3 días y el tamaño de puesta promedio fue de 2,9 huevos, valores que se asemejan a los encontrados para otros tráupidos de regiones templadas del sur (Yom-Tov 1994, Hilty 2011, Domínguez et al. 2015, Segura et al. 2015). El período de pichones es más variable para las especies de la familia, variando de 11 a 20 días (Hilty 2011). En este sentido, el resultado obtenido para la población estudiada de 11,7 días, se encuentra en el límite inferior de la duración de los períodos de pichones reportados.

Fiofío Pico Corto

La extensión del período reproductivo para la población fue de casi cuatro meses, abarcando desde mediados de octubre a fines de enero. Este período es similar al reportado por de la Peña (2013) para la provincia de Santa Fe y por el estimado por Capllonch y Lobo (2015) para la población del noroeste de Argentina. En comparación a otras especies del mismo género, más allá de la variación en los meses en que nidifican, la duración total del período reproductivo fue similar. Por ejemplo, el Fiofío Crestado (*Elaenia cristata*), nidifica de principios de septiembre a mediados de diciembre (Marini et al. 2009), el Fiofío Belicoso (*Elaenia chiriquensis*) nidifica desde la segunda quincena de septiembre hasta fines de diciembre

(Medeiros y Marini 2007), el Fiofio Grande (*Elaenia spectabilis*), desde principios de noviembre hasta principios de marzo (de la Peña 2013) y el Fiofio Silbón (*Elaenia albiceps*) desde fines de noviembre a fines de febrero (Escobar et al. 2004, Jara et al. 2019).

La construcción del nido duró en promedio 7,8 días, valor similar al reportado por de la Peña (2013) para el Fiofio Grande, de entre 8 y 10 días, pero mayor al reportado por Medeiros y Marini (2007) para el Fiofio Belicoso de tan solo 5 días. Con respecto a la altura del nido también se observa variación entre las especies del género, variando desde los ~1,5 m para el Fiofio Crestado, el Fiofio Belicoso y el Fiofio Silbón (Medeiros y Marini 2007, Marini et al. 2009, Jara et al. 2019), pasando por los ~3,6 m registrados para el Fiofio Pico Corto en el presente estudio, hasta los ~4,3 m reportados para el Fiofio Grande (de la Peña 2013). Fue además la única especie de las estudiadas para la cual se registró un único nido en un árbol exótico.

Tanto el período de incubación (14 días), como el tamaño de puesta (2,3 huevos) para la población estudiada, son valores que se encuentran dentro del rango de las especies del género, con períodos de incubación de entre 13-15 días y tamaños de puesta media entre 2-3 huevos por nido (Narosky y Salvador 1998, Medeiros y Marini 2007, Marini et al. 2009, de la Peña 2013, Jara et al. 2019). Se registró para la especie una puesta de 4 huevos, evento previamente reportado en una única ocasión (Narosky y Salvador 1998), y que al parecer es raro para todo el género (Narosky y Salvador 1998). Esta especie es la única del presente estudio que pone sus huevos día por medio, característica que también ha sido reportada para otras especies del género, como el Fiofio Grande (de la Peña 2013).

El período de pichones tuvo una duración de 13,9 días, característica que parece ser más variable entre las especies del género, donde por ejemplo los pichones de Fiofio Grande

permanecen en el nido entre 17-19 días (de la Peña 2013), los de Fiofío Silbón 16,1 días (Jara et al. 2019) y los de Fiofío Crestado 16,4 días (Marini et al. 2009).

General

Los resultados de biología reproductiva de las especies bajo estudio representan un aporte significativo a la información disponible para especies de regiones templadas del hemisferio sur, ya que como se comentó anteriormente, la mayoría de los estudios detallados se han enfocado en especies de regiones templadas del hemisferio norte (Martin 2004, Xiao et al. 2017). La duración de la temporada reproductiva de las especies estudiadas coincide con la de las aves de las zonas templadas del hemisferio sur, cuyas temporadas reproductivas son relativamente más largas que la de las aves de regiones templadas del hemisferio norte (Martin 1996). Además, los tamaños de puesta reportados para las especies del estudio (2-3 huevos) coinciden con el tamaño de puesta esperado para los paseriformes de la región templada del hemisferio sur (Mason 1985, Skutch 1985, Yom-Tov et al. 1994, Auer et al. 2007, Segura et al. 2015), y es menor si se lo compara con las especies similares del hemisferio norte (Yom-Tov et al. 1994, Martin et al. 2000). El caso más destacado fue el del Churrinche, el cual al tener una amplia distribución latitudinal, las distintas poblaciones estudiadas registraron tamaños de puesta comparativamente diferentes, siendo mayores en las poblaciones del hemisferio norte (Yom-Tov et al. 1994, Martin et al. 2000)

La depredación de nidos es considerada una fuente clave en la selección natural de las aves (Martin 1995), y como ha sido encontrado en la mayoría de los estudios de aves en la región Neotropical (Ricklefs 1969, Martin 1995, Menezes y Marini 2017), la depredación fue la principal causa de fallos de nidos. En este estudio representó el 55% de los nidos fallidos para Tacuarita Azul, el 78% de los nidos fallidos para Churrinche, el 51% de los nidos fallidos para

Naranjero, y el 90% de los nidos fallidos para Fiofio Pico Corto. Valores similares de tasas de depredación han sido reportados para otros passeriformes en América del Sur (Mezquida y Marone 2001, Auer et al. 2007, Medeiros y Marini 2007, Marini et al. 2009, Sánchez-Losada et al. 2015, Segura et al. 2015). Si bien para estos bosques no existen a la fecha estudios específicos sobre la comunidad de depredadores de nidos, siguiendo el trabajo de Menezes y Marini (2017), varias de las especies que allí se citan como depredadores de nidos del Neotrópico, son comunes en la zona de estudio y han sido observadas durante la temporada reproductiva en múltiples ocasiones, entre las que se destacan: *Philodryas patagoniensis* (Squamata: Colubridae), *Galictis cuja* (Carnivora: Mustelidae), *Didelphis albiventris* (Didelphimorphia: Didelphidae), *Circus buffoni* (Accipitridae), *Parabuteo unicinctus* (Accipitridae), *Guira guira* (Cuculidae), *Caracara plancus* (Falconidae), *Milvago chimango* (Falconidae), *Falco sparverius* (Falconidae), *Lepidocolaptes angustirostris* (Dendrocolaptidae), *Pitangus sulphuratus* (Tyrannidae), *Tyrannus melancholicus* (Tyrannidae), *Cyclarhis gujanensis* (Vireonidae), *Troglodytes aedon* (Troglodytidae), *Turdus amaurochalinus* (Turdidae), *Agelaioides badius* (Icteridae), *Molothrus rufoaxillaris* (Icteridae), *Molothrus bonariensis* (Icteridae). Particularmente, durante el desarrollo de la tesis se observaron eventos de depredación por *Philodryas patagoniensis*, *Didelphis albiventris*, *Milvago chimango* y *Buteo magnirostris*. Todas las especies estudiadas presentaron en general valores de sus parámetros reproductivos dentro del rango esperado para passeriformes de la región templada del hemisferio sur. Pero vale destacar, que si bien la depredación fue la causa más importante de fallo de nidos, la importancia relativa fue distinta para cada especie, que es en cierta medida el efecto diferencial que ejercen otras causas de fallo sobre las especies estudiadas (ver más adelante, capítulos 4 y 5).

Una característica destacable, común a todas las especies, es que todas seleccionaron árboles nativos para nidificar, a pesar de que hay sectores con dominancia de especies arbóreas exóticas. Se destaca que para las cuatro especies estudiadas, con un total de 663 nidos monitoreados, solo se detectó un único nido de Fiofío Pico Corto en un árbol exótico, siendo que en el ambiente están representadas varias especies arbóreas exóticas. Este resultado resalta claramente la importancia de conservar relictos de talaes en donde la composición arbórea no esté alterada, y de esta forma garantizar la disponibilidad de los árboles utilizados por estas especies de aves para nidificar.

CAPÍTULO 4

ECTOPARASITISMO DE MOSCAS DEL

GÉNERO *PHILORNIS*

RESUMEN

Considerando que el parasitismo de *Philornis* produce efectos perjudiciales sobre sus hospedadores, el objetivo del presente capítulo es caracterizar el efecto que éste podría tener sobre las especies de aves estudiadas y determinar si un conjunto de variables explicativas ambientales logran explicar la prevalencia de parasitismo. Los resultados mostraron que, a excepción del Fiofío Pico Corto, los efectos perjudiciales fueron notables. Esto se manifestó en el aumento de la mortalidad de los pichones, valores de los más altos registrados entre las aves afectadas por *Philornis*, lo que se tradujo en una menor supervivencia de los pichones parasitados en comparación a los no parasitados. Además, se registró un efecto subletal del parasitismo, ya que los pichones que alcanzaron una edad cercana a la fecha estimada de vuelo presentaron en general menor crecimiento, principalmente una disminución en la masa corporal. Para todas las especies, se registró también una asociación positiva entre el momento de la temporada y la ocurrencia de parasitismo, lo que podría ser el resultado del aumento de las poblaciones de moscas a medida que avanza la temporada. Todos estos resultados demuestran que si bien el efecto es particular para cada especie, en general suele ser negativo, lo cual debería ser considerado en el manejo de las poblaciones de aves que se vean afectadas por este fenómeno.

INTRODUCCIÓN

La diversidad de ectoparásitos es amplia en las aves, incluyendo piojos, ácaros, pulgas, cimícidos y moscas (Clayton et al. 1992, Loye y Carroll 1998). Entre ellos, hay un grupo de moscas del género *Philornis* (Diptera: Muscidae) que parasitan tanto a adultos como a pichones de aves (Teixeira 1999, McNew y Clayton 2018). Este género incluye un total de 50 especies (Couri y Carvalho 2003, Dudaniec y Kleindorfer 2006), de las cuales solo existen estudios de interacción con sus hospedadores para unas pocas, principalmente estudios sobre el efecto negativo de *P. downsi* sobre los Pinzones de Darwin en las Islas Galápagos (Dudaniec et al. 2006, Fessl et al. 2006a, Fessl et al. 2006b, Dudaniec et al. 2007, Huber 2008, Kleindorfer y Dudaniec 2009, McNew y Clayton 2018). Para especies hospedadoras de distribución tropical o subtropical la información disponible es relativamente más escasa, siendo la excepción los trabajos realizados sobre *P. torquans* y *P. seguyi* en el centro este del país (Nores 1995, de la Peña et al. 2003, Couri et al. 2005, Rabuffetti y Reboreda 2007, Antoniazzi et al. 2011, Manzoli et al. 2011, Segura y Reboreda 2011, Quiroga y Reboreda 2012, Manzoli et al. 2013, Quiroga y Reboreda 2013, Manzoli 2014, Ibañez et al. 2015, Domínguez et al. 2015, López et al. 2016).

Las moscas adultas de *Philornis* no son parásitas y se alimentan de materia orgánica en descomposición, frutos o flores (Teixeira 1999), pero la gran mayoría de las larvas (82% de las especies documentadas) son parásitas de numerosas especies de aves (Dudaniec y Kleindorfer 2006, McNew y Clayton 2018). A la fecha al menos 150 especies de aves son parasitadas por moscas del género *Philornis*, sin especificidad por alguna especie hospedadora en particular (Teixeira 1999, Dudaniec y Kleindorfer 2006, McNew y Clayton 2018). En la mayoría de las especies, la larva vive subcutáneamente en pichones altriciales, alimentándose de los fluidos serosos, restos de tejido y sangre, causando miasis (Teixeira 1999). Los pichones

pueden ser infectados tan pronto los huevos eclosionan (Young 1993, Arendt 1985a). La larva se desarrolla por un período de 5–6 días (Dudaniec y Kleindorfer 2006, Quiroga y Reboresda 2013), alcanzando un largo aproximado de 8–9 mm y una masa de 0,11–0,13 g. Luego de ese período la larva abandona al hospedador y pasa al estado pupario (en el material del nido o el suelo), emergiendo como moscas adultas luego de 9–10 días (Teixeira 1999, Rabuffetti y Reboresda 2007, Quiroga 2009, Quiroga y Reboresda 2013). Existe un vacío de información con respecto a la distribución de las distintas especies del género *Philornis*, ya que para la región hay trabajos que han definido a las poblaciones estudiadas como *P. seguyi* (Couri et al. 2005, Rabuffetti y Reboresda 2007, Segura y Reboresda 2011, Quiroga y Reboresda 2012) o como *P. torquans* (Antoniazzi et al. 2011, Manzoli et al. 2011, Manzoli 2013). Por esa razón solo se hará referencia al género, ya que si bien es probable que en esta región (límite sur de distribución del parásito) la especie sea únicamente *P. seguyi*, otras también podrían estar presentes.

La mayoría de los estudios muestran que el parasitismo por moscas del género *Philornis* produce efectos perjudiciales sobre sus hospedadores, lo que incluye: aumento en la mortalidad de los pichones (efecto letal) (Arendt 1985a, b, Delannoy y Cruz 1991, Rabuffetti y Reboresda 2007, Segura y Reboresda 2011, Quiroga y Reboresda 2012), aumento en la mortalidad post abandono del nido de los juveniles (Arendt 1985b) y menores tasas de crecimiento (efecto subletal) (Dudaniec y Kleindorfer 2006, Rabuffetti y Reboresda 2007, Segura y Reboresda 2011, Quiroga y Reboresda 2012). Algunos estudios han demostrado que las precipitaciones pueden afectar positivamente la prevalencia e intensidad de *Philornis* (Dudaniec et al. 2007, Antoniazzi et al. 2011, Manzoli 2013). Por otro lado, el tamaño y la continuidad de los fragmentos de bosque podría influenciar la dispersión de las moscas parásitas (O'Connor et al. 2010, Segura y Reboresda 2011), y la densidad de hospedadores de moscas de *Philornis* nidificando en una

determinada área podrían favorecer y acentuar la prevalencia e intensidad del parasitismo de *Philornis* (Kleindorfer y Dudaniec 2009, Manzoli et al. 2013). Teniendo en cuenta la variedad de resultados, es notable que los estudios que analizan las relaciones entre las variables climáticas y del hábitat sobre la prevalencia e intensidad de moscas parásitas, sean todavía escasos (Dudaniec et al. 2007, Kleindorfer y Dudaniec 2009, O'Connor et al. 2010, Antoniazzi et al. 2011, Segura y Reboresola 2011, Manzoli 2013).

El objetivo del presente capítulo es caracterizar el efecto que *Philornis* podría tener sobre las especies de aves estudiadas, y determinar si algunas variables explicativas influyen en la prevalencia de parasitismo, ampliando de esta manera la información disponible para América del Sur. Teniendo esto en cuenta se examinó: 1) prevalencia e intensidad de parasitismo a lo largo de la temporada reproductiva; se espera que con el avance de la temporada la prevalencia e intensidad sea mayor, ya que la abundancia de moscas adultas irá aumentando por el reclutamiento de nuevos individuos (Delannoy y Cruz 1991, Dudaniec y Kleindorfer 2006); 2) efecto de las precipitaciones sobre la prevalencia e intensidad de parasitismo; donde se espera que la prevalencia sea mayor en las temporadas cuyas precipitaciones en los días previos al evento de parasitismo fueron más abundantes; 3) efecto de las características del hábitat sobre la prevalencia de parasitismo; donde se espera obtener menor prevalencia de parasitismo en los nidos que presenten menor cobertura y mayor índice de forma a nivel del hábitat (Tabla 4.1); 4) influencia del parasitismo sobre la supervivencia y la tasa de crecimiento de los pichones; se espera que la supervivencia y el crecimiento de los pichones sea menor en los nidos parasitados en relación a los no parasitados; 5) asociación entre la supervivencia de los pichones y la intensidad y latencia de parasitismo; se espera que

la supervivencia se correlacione negativamente con la intensidad del parasitismo y positivamente con la edad de los pichones al momento de la infestación.

MÉTODOS

Todas las especies del presente estudio han sido previamente reportadas como hospedadoras de moscas ectoparásitas en Argentina (Fraga 1984, Couri et al. 2005, Antoniazzi 2011, Salvador y Bodrati 2013) y las mismas varían en ciertas características, las cuales podrían afectar la virulencia del parasitismo, como diferente tamaño de pichones, tipo de material y tamaño de los nidos y disposición espacial de los nidos en la matriz de bosque (ver Resultados del capítulo 3).

Obtención de datos

Para este apartado utilizamos únicamente los nidos en los cuales los pichones sobrevivieron al menos hasta la edad mínima promedio en la que detectamos larvas de moscas (latencia), criterio que fue específico para cada especie (ver sección de 'Resultados'). Con este criterio se utilizaron un total de 289 nidos, 74 nidos para la Tacuarita Azul ($n = 33, 10$ y 31 para las temporadas 2015-2016, 2016-2017 y 2017-2018, respectivamente), 145 nidos para el Churrinche ($n = 51, 41$ y 53 para las temporadas 2015-2016, 2016-2017 y 2017-2018, respectivamente), 27 nidos para el Naranjero ($n = 7, 8$ y 12 para las temporadas 2015-2016, 2016-2017 y 2017-2018, respectivamente), y 43 nidos para el Fiofío Pico Corto ($n = 19, 13$ y 11 para las temporadas 2015-2016, 2016-2017 y 2017-2018, respectivamente). Además, los nidos parasitados que fueron depredados a una edad que no permitió obtener la cantidad de datos necesarios para generar la curva de crecimiento (entre 9 y 13 días de edad), fueron

excluidos para el análisis del efecto del parasitismo sobre la supervivencia y las tasas de crecimiento de los pichones.

Análisis de datos

Un nido fue considerado exitoso si al menos un pichón pudo abandonar el nido (del hospedador o de Tordo Renegrido). Se consideró a un nido abandonado debido al ectoparasitismo si todos los pichones fueron parasitados y murieron o desaparecieron entre dos visitas consecutivas sin ningún signo de depredación. En estos casos observamos un deterioro progresivo en la condición física de los pichones y los adultos atendieron el nido regularmente hasta que los pichones murieron. La prevalencia se define como el porcentaje de nidos parasitados, la intensidad se define como el número de larvas por pichón y por nido, y la latencia se define como el tiempo transcurrido entre la eclosión del primer huevo y el evento de parasitismo (Segura y Reboresda 2011).

Para estimar el efecto letal del parasitismo, comparamos el éxito de abandono del nido (proporción de pichones que volaron) entre los nidos parasitados y no parasitados. Para este análisis fueron excluidos los nidos que fueron depredados (Quiroga y Reboresda 2012). Determinamos el efecto subletal comparando las tasas de crecimiento para el tarso y la masa corporal entre pichones parasitados y no parasitados que sobrevivieron al menos hasta una edad próxima al vuelo (9 a 13 días de edad, lo que permitió obtener una cantidad mínima de mediciones de los pichones para realizar las curvas de crecimiento). Debido al pequeño tamaño de los pichones de las especies bajo estudio, para la masa corporal de los nidos parasitados se descontó la masa promedio de las larvas (considerando una masa de 0,11 g por larva, tomado de Quiroga y Reboresda 2012). El Fiofío Pico Corto resultó un caso especial (ver Resultados) y debido a ello la masa por larva se estimó en 0,02 g (Quiroga y Reboresda 2012).

En lo que refiere a las posibles relaciones entre el ambiente y la prevalencia de ectoparasitismo basado en los resultados obtenidos por otros estudios y a lo observado durante el trabajo de campo, se seleccionaron un conjunto de variables temporales y ambientales que podrían influenciar la prevalencia de parasitismo (Tabla 4.1).

Tabla 4.1. Variables explicativas e hipótesis asociadas que fueron utilizadas para construir el set de modelos candidatos para evaluar la influencia que tienen sobre la prevalencia de ectoparasitismo.

Nombre (abreviación)	Tipo de Variable	Hipótesis
Momento de la Temporada (lineal = T y cuadrática = T ²)	Temporal. Numérica discreta (días julianos)	A medida que avanza la temporada la prevalencia es mayor, ya que la abundancia de moscas adultas aumenta por el reclutamiento de nuevos individuos (Delannoy y Cruz 1991, Dudaniec y Kleindorfer 2006).
Altura del nido (AN)	Árbol-nido. Numérica continua (m)	La mayor altura del nido dificulta el acceso al mismo para las moscas ectoparasitas (obs. pers.).
Altura del árbol nido (AA)	Árbol-nido. Numérica continua (m)	La mayor altura del árbol nido genera un ambiente más favorable para las moscas, principalmente menos viento (Manzoli et al. 2013, obs. pers.).
Distancia del nido al borde de bosque (DBB)	Hábitat. Numérica continua (m)	La mayor distancia al borde del bosque genera un ambiente más favorable para las moscas (principalmente menos viento, obs. pers.).
Cobertura de bosque a nivel del hábitat (CBH)	Hábitat. Numérica continua (m ²)	Una mayor cobertura de bosque genera un ambiente más favorable para las moscas y facilita sus desplazamientos (Segura y Reboreda 2011).
Índice de Forma a nivel del hábitat (IFH)	Hábitat. Numérica continua	Mientras mayor sea el valor del Índice de forma a nivel del hábitat menor es la calidad del ambiente para las moscas ya que el desplazamiento entre sectores de bosque se ve dificultado por la presencia de una mayor matriz de pastizal (Segura y Reboreda 2011).
Temperatura mínima (T _{mín}) y máxima (T _{máx})	Ambiente. Numérica continua	El aumento en la temperatura aumenta la actividad de las moscas, lo que se traduce en una mayor prevalencia (se considera la temperatura en la semana previa al evento de parasitismo) (Zamora-Vilchis et al. 2012).
Precipitaciones (P)	Ambiente. Numérica continua	Mayor cantidad de precipitaciones aumenta la abundancia y actividad de las moscas (Antoniazzi et al. 2011, Manzoli et al. 2013).

RESULTADOS

Prevalencia, intensidad y latencia

La prevalencia de parasitismo fue de 20,3% para la Tacuarita Azul (15/74 nidos), 29% para el Churrinche (42/145 nidos), 37% para el Naranjero (10/27 nidos) y 30,2% para el Fiofio Pico Corto (13/43 nidos) (Figura 4.1). La prevalencia para cada temporada se encuentra en la Tabla 4.2.



Figura 4.1. Pichones de las especies bajo estudio parasitados por moscas del género *Philornis*. A) Tacuarita Azul, B) Churrinche, C) Naranjero, D) Fiofio Pico Corto. Fotos: Gonzalez Exequiel.

Únicamente para el Churrinche la cantidad de nidos parasitados fue distinta entre las temporadas 2015-2016 y 2017-2018, siendo más alta en la primera (glm: 2015-2016, $z = -1,52$, $p = 0,1$; 2016-2017, $z = -1,27$, $p = 0,2$; 2017-2018, $z = -2,57$, $p = 0,01$; contraste de Tukey significativo entre temporada 2015-2016 y 2017-2018, $z = -2,57$, $p = 0,03$; Tabla 4.2).

Hubo una asociación positiva entre el momento de la temporada y la ocurrencia de parasitismo para todas las especies (Tacuarita Azul: glm, $z = 3,07$, $p = 0,002$; Churrinche: glm, $z = 4,97$, $p < 0,001$; Naranjero: glm, $z = 2,18$, $p = 0,03$; Fiofío Pico Corto: glm, $z = 2,67$, $p = 0,007$; Figura 4.2).

Tabla 4.2. Prevalencia de parasitismo (porcentaje de nidos parasitados) por especie para cada temporada reproductiva y fecha del primer evento de parasitismo en la temporada considerando las tres temporadas en conjunto.

	2015-2016	2016-2017	2017-2018	Primer evento
Tacuarita Azul	9/33 (27,3%)	2/10 (20%)	4/31 (12,9%)	10 Nov
Churrinche	23/51 (45,1%)	11/41 (26,8%)	8/53 (15,1%)	12 Nov
Naranjero	3/7 (42,9%)	2/8 (25%)	5/12 (41,7%)	21 Nov
Fiofío Pico Corto	8/19 (42,1%)	3/13 (23,1%)	2/11 (18,2%)	23 Nov

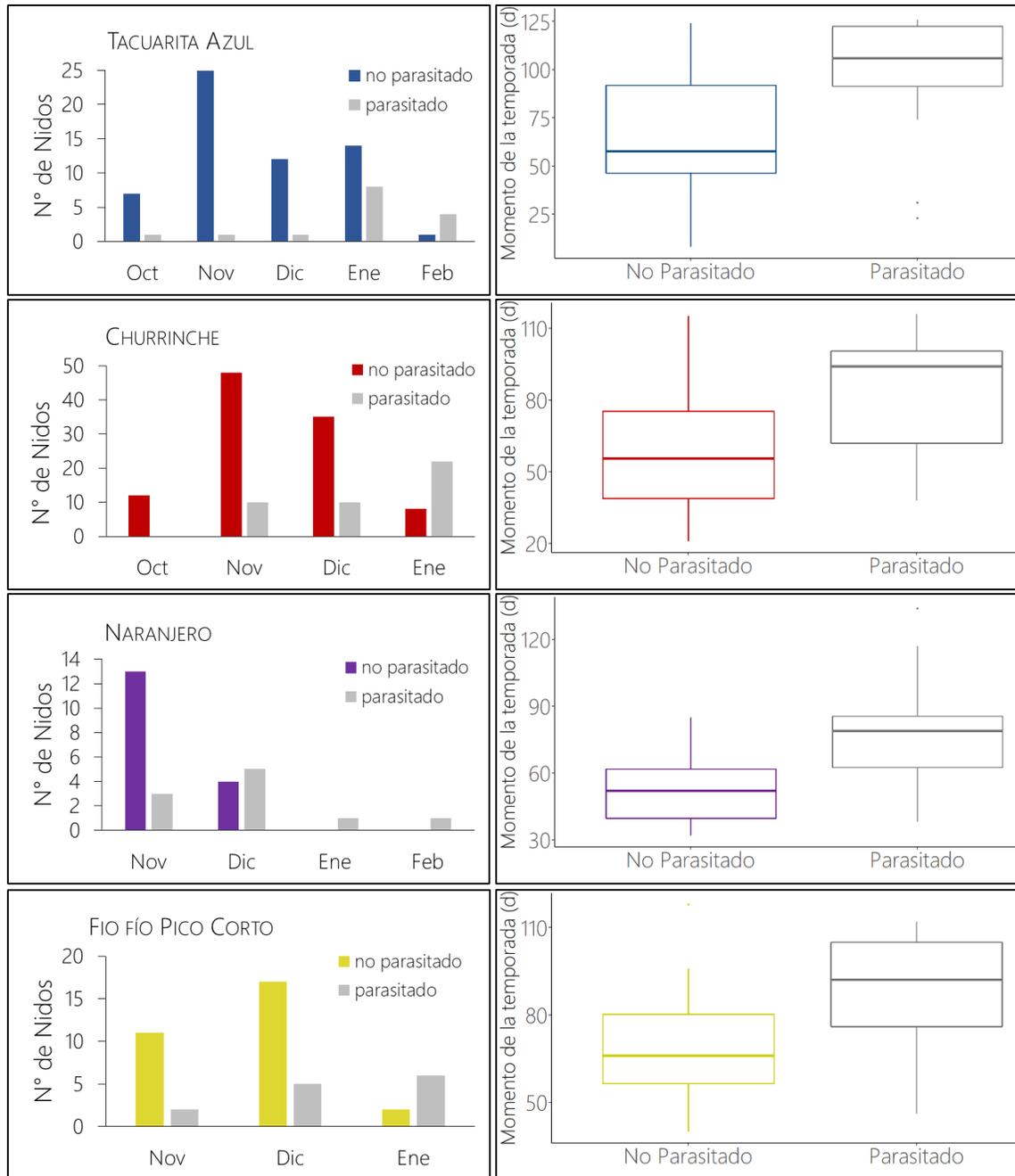


Figura 4.2. Distribución temporal de la ocurrencia de nidos parasitados y no parasitados para las cuatro especies (se presentan las tres temporadas reproductivas combinadas). Gráficos de boxplot representando la ocurrencia de nidos parasitados y no parasitados a lo largo de la temporada reproductiva (días) para cada especie. Se muestra la mediana, el rango intercuartílico, los máximos y mínimos, y los valores extremos (puntos).

Los valores de latencia e intensidad para cada especie se presentan en la Tabla 4.3. La intensidad de parasitismo estuvo asociada positivamente con el momento de la temporada únicamente para el Churrinche (Figura 4.3; Tacuarita Azul: l_m , $t = 0,36$, $p = 0,17$; Churrinche: l_m , $t = 2,28$, $p = 0,03$; Naranjero: l_m , $t = 2,05$, $p = 0,07$; Fiofío Pico Corto: l_m , $t = 1,65$, $p = 0,13$). Para la Tacuarita Azul todos los pichones fueron parasitados en 11 de los 15 nidos, para el Churrinche todos los pichones fueron parasitados en 39 de los 42 nidos, para el Naranjero y el Fiofío Pico Corto todos los pichones fueron parasitados en los nidos registrados. La intensidad por pichón no varió significativamente según la especie hospedadora (Anova: $F = 2,68$, $p = 0,2$).

Tabla 4.3. Latencia de parasitismo (tiempo transcurrido en días, entre la eclosión del primer huevo y el evento de parasitismo), intensidad pichón (número de larvas por pichón) e intensidad nido (número de larvas por nido) para cada especie. Los valores se presentan como media \pm EE y entre paréntesis se presentan los valores máximos y mínimos.

	Latencia	Intensidad nido	Intensidad pichón
Tacuarita Azul	6,8 \pm 0,6 (2-10)	25,9 \pm 5,2 (1-54)	13,7 \pm 2,5 (1-33)
Churrinche	5,8 \pm 0,4 (2-11)	20,2 \pm 2,8 (1-78)	11 \pm 1,5 (1-37)
Naranjero	4,8 \pm 0,9 (2-9)	32,8 \pm 6,2 (5-62)	16,1 \pm 3,6 (3-37)
Fiofío Pico Corto	6,8 \pm 0,8 (2-11)	9,7 \pm 2,1 (1-28)	5,3 \pm 1,2 (1-14)

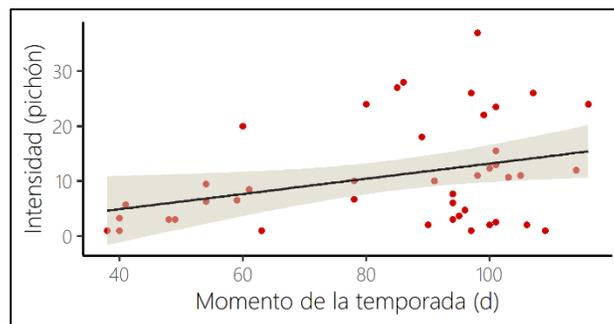


Figura 4.3. Relación lineal entre el momento de la temporada y la intensidad de parasitismo para el Churrinche (línea negra; l_m , $t = 2,28$, $p = 0,03$). La banda gris representa los intervalos de confianza del 95%.

Efecto sobre la supervivencia y crecimiento de los pichones

La supervivencia de pichones fue menor en nidos parasitados que en nidos no parasitados para todas las especies, a excepción del Fiofío Pico Corto (Tacuarita Azul: glm, $z = -4,72$, $p < 0,001$; Churrinche: glm, $z = -5,34$, $p < 0,001$; Naranjero: glm, $z = -4,02$, $p = 0,008$; Fiofío Pico Corto: glm, $z = -0,93$, $p = 0,3$; Figura 4.4).

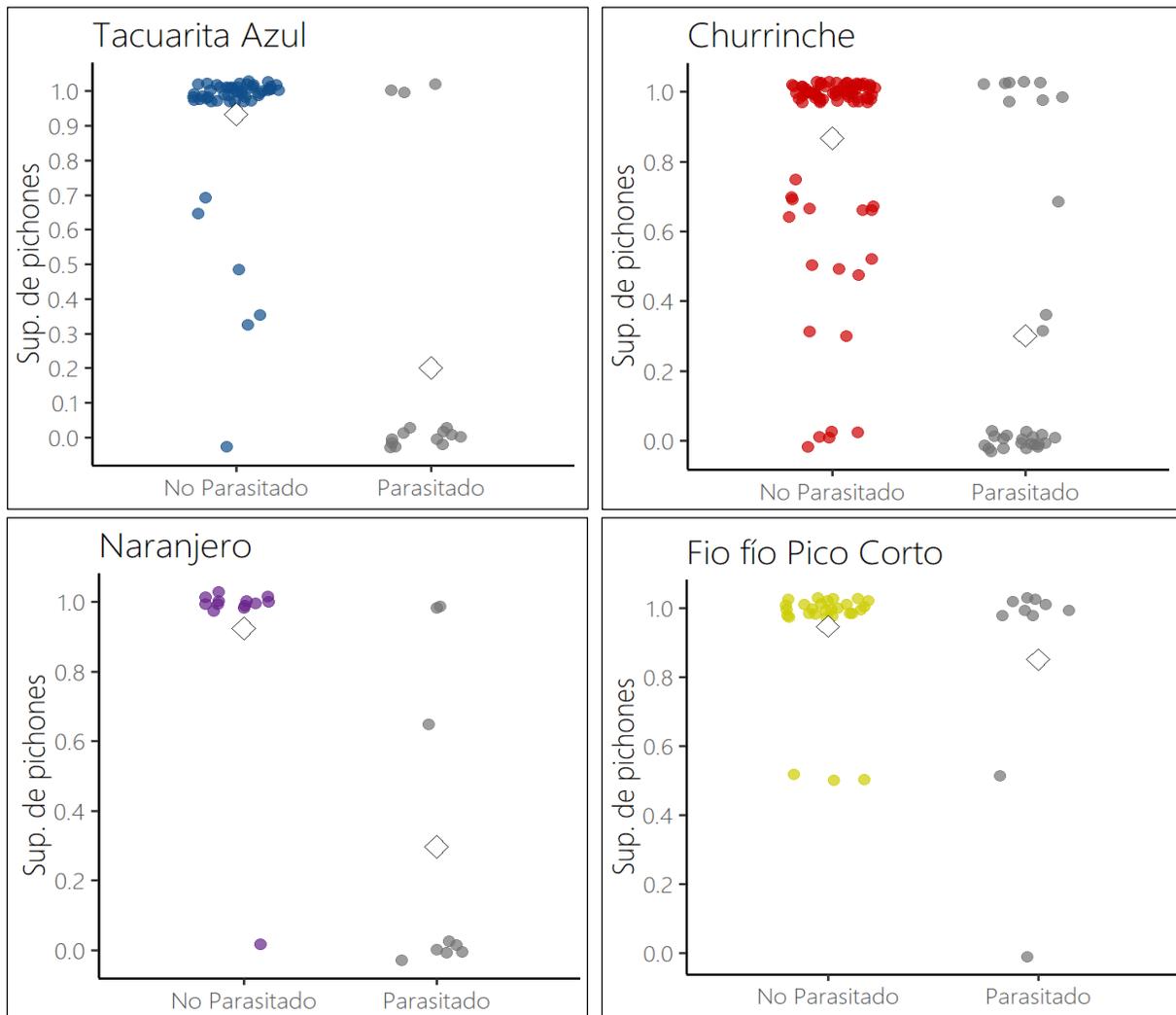


Figura 4.4. Supervivencia de pichones en nidos parasitados y no parasitados para las cuatro especies. Los puntos representan la distribución de los datos y el diamante la media para cada grupo. Tacuarita Azul: glm, $z = -4,72$, $p < 0,001$; Churrinche: glm, $z = -5,34$, $p < 0,001$; Naranjero: glm, $z = -4,02$, $p = 0,008$; Fiofío Pico Corto: glm, $z = -0,93$, $p = 0,3$.

De los nidos parasitados, la supervivencia de pichones estuvo negativamente asociada con la intensidad de parasitismo (glm, $t = -3,05$, $p = 0,003$) y positivamente a la latencia de parasitismo (glm, $t = 2,06$, $p = 0,04$) (Figura 4.5). De los 65 nidos infestados considerando todas las especies, todos los pichones abandonaron exitosamente el nido en 21 ocasiones (32,3%), todos los pichones murieron en 39 nidos (60%) y hubo abandono parcial del nido (algunos pichones sobrevivieron y otros murieron) en 5 casos (7,7%). Los resultados particulares para cada especie se resumen en la Tabla 4.4.

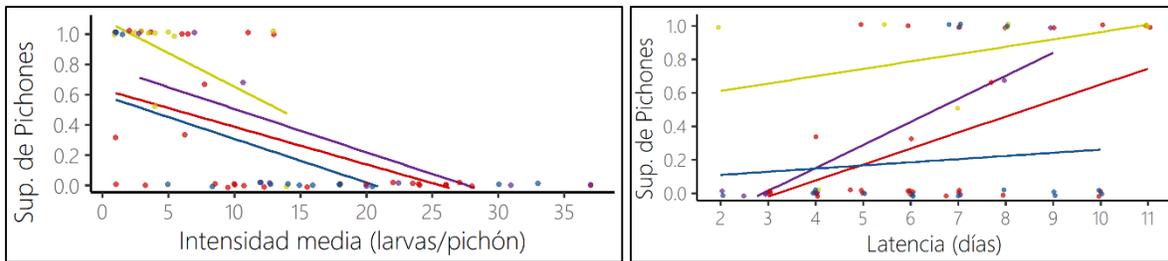


Figura 4.5. Relación lineal de la supervivencia de pichones en función de la intensidad media por pichón (izquierda) y de la latencia (derecha). Tacuarita Azul (azul), Churrinche (rojo), Naranjero (violeta), Fiofio Pico Corto (amarillo). Intensidad: glm, $t = -3,05$, $p = 0,003$; latencia: glm, $t = 2,06$, $p = 0,04$.

Tabla 4.4. Datos para cada especie de abandono completo del nido, abandono parcial de nido y muerte de los pichones por nido.

	Abandono completo	Abandono parcial	Muerte
Tacuarita Azul	3 (20%)	0 (0%)	12 (80%)
Churrinche	8 (25.8%)	3 (9,7%)	20 (64,5%)
Naranjero	2 (22,2%)	1 (11,1%)	6 (66,7%)
Fiofío Pico Corto	8 (80%)	1 (10%)	1 (10%)

Los pichones parasitados que alcanzaron una edad cercana a la fecha estimada de vuelo presentaron en general menores valores en los parámetros de crecimiento analizados (Tabla 4.5). La masa corporal fue la característica que mostró mayores variaciones negativas en los parámetros de crecimiento (Figura 4.6).

Tabla 4.5. Parametros de crecimiento analizados para el tarso y la masa corporal en función de la presencia/ausencia de larvas parásitas. A = asíntota superior, t_i = punto de inflexión o punto de máximo crecimiento (reportado en días), K = tasa máxima de crecimiento relativo. Los valores reportados corresponden a modelos no lineales mixtos con pichón como efecto aleatorio. En negrita se destacan los parámetros de crecimiento con valor de $p < 0,05$.

	A	K	t_i
<i>Masa Corporal</i>			
Tacuarita Azul	$p = 0,02$ ($t = -2,35$)	$p = 0,7$ ($t = 0,30$)	$p = 0,8$ ($t = -0,27$)
Churrinche	$p < 0,01$ ($t = -5,79$)	$p < 0,01$ ($t = 3,83$)	$p < 0,01$ ($t = -4,26$)
Naranjero	$p = 0,1$ ($t = 1,59$)	$p = 0,6$ ($t = -0,55$)	$p = 0,02$ ($t = 2,44$)
Fiofío Pico Corto	$p = 0,9$ ($t = -0,04$)	$p = 0,1$ ($t = -1,49$)	$p = 0,7$ ($t = 0,35$)
<i>Tarso</i>			
Tacuarita Azul	$p < 0,01$ ($t = -5,72$)	$p = 0,05$ ($t = -1,97$)	$p < 0,01$ ($t = 12,26$)
Churrinche	$p < 0,01$ ($t = -3,27$)	$p = 0,7$ ($t = 0,30$)	$p = 0,1$ ($t = 11,53$)
Naranjero	$p = 0,2$ ($t = -1,19$)	$p = 0,2$ ($t = 1,23$)	$p = 0,6$ ($t = -0,53$)
Fiofío Pico Corto	$p = 0,7$ ($t = 54,3$)	$p = 0,2$ ($t = -1,16$)	$p = 0,7$ ($t = -0,36$)

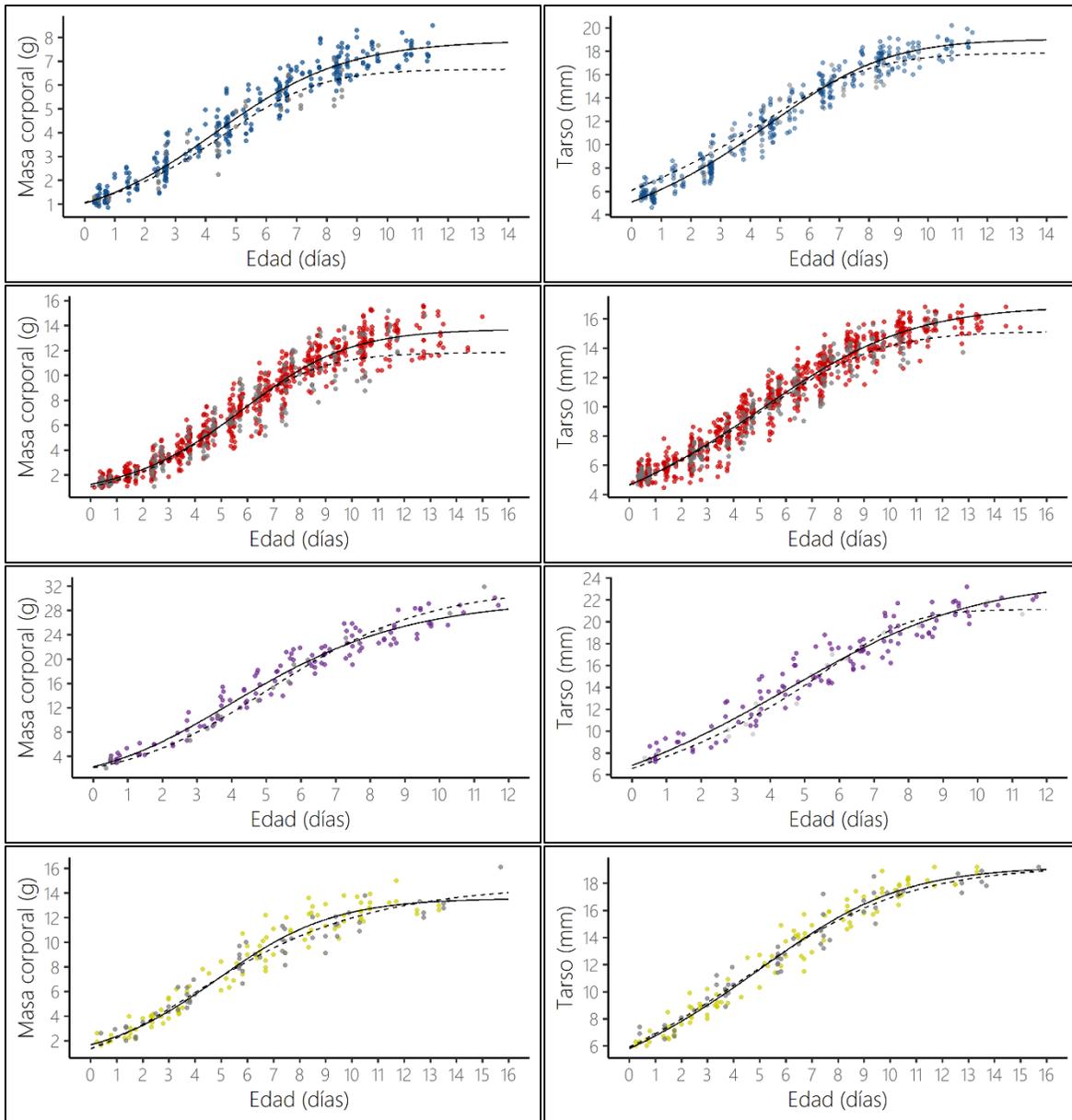


Figura 4.6. Curvas de crecimiento para la masa corporal y el tarso en nidos no parasitados (círculos de color y línea continua) y parasitados (círculos grises y línea punteada). Las curvas de crecimiento fueron obtenidas de modelos no lineales mixtos aplicados a la ecuación de Richard. Tacuarita Azul (azul), Churrinche (rojo), Naranjero (violeta), Fiofio Pico Corto (amarillo).

Relación entre prevalencia de parasitismo y variables ambientales

Para todas las especies el análisis de correlación entre las variables explicativas previo a la generación del set de modelos candidatos no mostró ninguna correlación significativa ($>0,7$), por lo que no fue necesario descartar variables. El set de modelos fue ordenado según sus valores de AIC_c . Debido a que el mejor modelo dentro del set de modelos candidatos para cada especie no tuvo un w_i mayor a 0,9 se procedió a realizar el promediado de modelos. A continuación se presentan los resultados de forma particular para cada especie.

Tacuarita Azul

El proceso de generación de modelos dio un total de 23 modelos candidatos (incluido el modelo nulo). Los modelos que sumaron el 90% del w_i incluyeron las variables momento de la temporada, la altura del nido, la altura del árbol nido y la temperatura máxima en la semana previa al evento de parasitismo (Tabla 4.6).

Tabla 4.6. Fragmento del set de modelos candidatos que incluye a los modelos que suman el 90% del w_i para la Tacuarita Azul. K = número de parámetros en el modelo, AIC_c = Criterio de Información de Akaike para pequeñas muestras, ΔAIC_c = diferencia de AIC_c entre cada modelo y el mejor modelo, w_i = Peso de Akaike, Deviancia = diferencia entre cada modelo y el modelo saturado en $-2 \log$ likelihood. T = momento de la temporada, AA = altura del árbol nido, AN = altura del nido, Tmáx = temperatura máxima.

Modelo	K	AIC_c	ΔAIC_c	w_i	Deviancia
S(~T)	3	65,5	0,00	0,380	59,12
S(~T+AA)	4	66,6	1,15	0,213	58,01
S(~T+AN)	4	67,1	1,59	0,172	58,45
S(~T+AA+Tmáx)	5	68,1	2,58	0,105	57,11

Tabla 4.7. Resultado del proceso de promediado de modelos, donde se muestra el efecto de cada parámetro sobre la probabilidad de que un nido de Tacuarita Azul sea parasitado. Los parámetros estimados se encuentran centrados y estandarizados. T = momento de la temporada, AA = altura del árbol nido, AN = altura del nido, T_{máx} = temperatura máxima.

Parámetro	Estimado	EE Incondicional	Intervalos de Confianza	Importancia Relativa
(Intercepto)	-1,692	0,404	(-2,499 ; -0,884)	
T	1,281	0,456	(0,372 ; 2,190)	1
AA	0,130	0,260	(-0,384 ; 0,645)	0,36
AN	0,052	0,179	(-0,303 ; 0,408)	0,20
T _{máx}	-0,070	0,277	(-0,618 ; 0,479)	0,12

Del promediado de modelos se puede observar que únicamente el momento de la temporada tuvo una importancia relativa de 1, es decir, estuvo presente en todos los modelos superiores del set, y es, además, la única variable cuyos intervalos de confianza no pasan por el cero (Tabla 4.7). Por lo tanto, dado el set de datos y el conjunto de modelos es la única que estaría explicando la presencia de parasitismo de manera importante. Por lo tanto, si el momento de la temporada aumenta en 32,3 días (una unidad de desvío estándar), la probabilidad de ser parasitado aumenta un 3% (Figura 4.7).

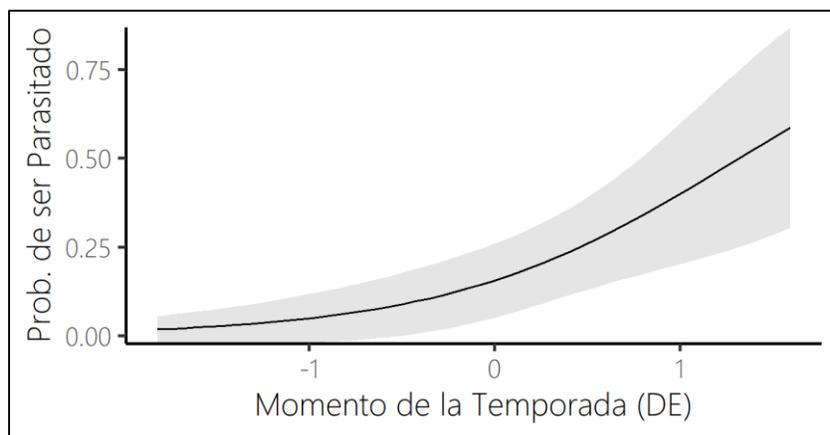


Figura 4.7. Probabilidad de que un nido de Tacuarita Azul sea parasitado en función del momento de la temporada en que inició el nido (línea negra). La banda gris representa los intervalos de confianza del 95%. DE = desvío estándar. 1 unidad de DE = 32,3 días (Media = 58,8 días [DE = 0]).

Churrinche

El proceso de generación de modelos dio un total de 25 modelos candidatos (incluido el modelo nulo). Los modelos que sumaron el 90% del w_i incluyeron las variables momento de la temporada, la altura del nido, distancia al borde del bosque, altura del árbol nido y la temperatura máxima en la semana previa al evento de parasitismo (Tabla 4.8).

Tabla 4.8. Fragmento del set de modelos candidatos que incluye a los modelos que suman el 90% del w_i para el Churrinche. K = número de parámetros en el modelo, AIC_c = Criterio de Información de Akaike para pequeñas muestras, ΔAIC_c = diferencia de AIC_c entre cada modelo y el mejor modelo, w_i = Peso de Akaike, Deviancia = diferencia entre cada modelo y el modelo saturado en $-2 \log$ likelihood. T = momento de la temporada, AA = altura del árbol nido, AN = altura del nido, DBB = distancia del nido al borde del bosque, Tmáx = temperatura máxima.

Modelo	K	AIC_c	ΔAIC_c	w_i	Deviancia
S(~T+AN+DBB)	5	142,7	0,00	0,306	132,30
S(~T+AN)	4	144,5	1,73	0,129	136,18
S(~T+AA)	4	144,6	1,86	0,121	136,31
S(~T+DBB)	4	144,6	1,90	0,118	136,35
S(~T+AA+Tmáx)	5	144,6	2,16	0,104	134,46
S(~T+AA+AN)	5	145,2	2,45	0,090	134,75

Tabla 4.9. Resultado del proceso de promediado de modelos, donde se muestra el efecto de cada parámetro sobre la probabilidad de que un nido sea parasitado. Los parámetros estimados se encuentran centrados y estandarizados. T = momento de la temporada, AN = altura del nido, DBB = distancia del nido al borde del bosque, AA = altura del árbol nido, Tmáx = temperatura máxima.

Parámetro	Estimado	EE Incondicional	Intervalos de Confianza	Importancia Relativa
(Intercepto)	-1,195	0,325	(-1,838 ; -0,553)	
T	1,262	0,364	(0,543 ; 1,981)	1
AN	0,476	0,273	(-0,332 ; 0,908)	0,60
DBB	0,451	0,233	(-0,327 ; 0,768)	0,49
AA	0,516	0,266	(-0,393 ; 0,767)	0,36
Tmáx	-0,070	0,353	(-0,453 ; 0,336)	0,12

Del promediado de modelos se puede observar que únicamente el momento de la temporada tuvo una importancia relativa de 1, es decir, estuvo presentes en todos los modelos superiores del set, y es además la única variable cuyos intervalos de confianza no pasan por el cero (Tabla 4.9). Por lo tanto, dado el set de datos y el conjunto de modelos es la variable, entre las consideradas, que estaría explicando más efectivamente la presencia o ausencia de parasitismo. De esta manera, si el momento de la temporada aumenta en 25,5 días (una unidad de desvío estándar), la probabilidad de ser parasitado aumenta un 3% (Figura 4.8).

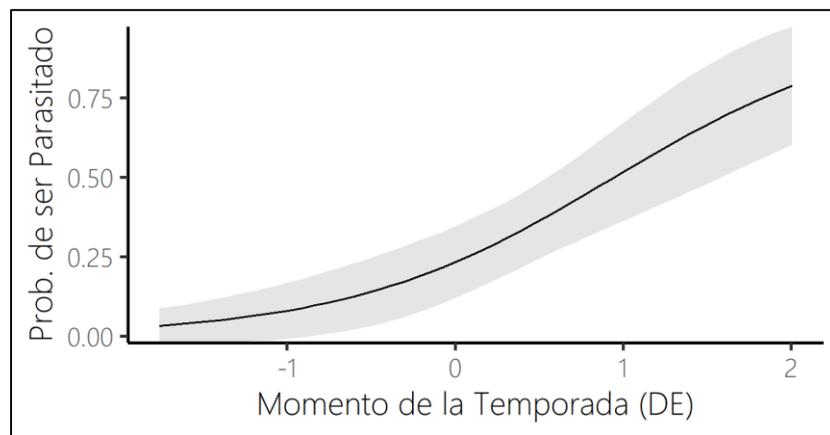


Figura 4.8. Probabilidad de que un nido de Churrinche sea parasitado en función del momento de la temporada en que inició el nido (línea negra). La banda gris representa los intervalos de confianza del 95%. DE = desvío estándar. 1 unidad de DE = 25,5 días (Media = 49,8 días [DE = 0]).

Naranjero

El proceso de generación de modelos dio un total de 19 modelos candidatos (incluido el modelo nulo). Los modelos que tuvieron un ΔAIC_c menor a 2 incluyeron las variables momento de la temporada, índice de forma a nivel del hábitat, altura del nido y altura del árbol nido (Tabla 4.10).

Tabla 4.10. Fragmento del set de modelos candidatos que incluye a los modelos que tuvieron ΔAIC_c menor a 2 para el Naranjero. K = número de parámetros en el modelo, AIC_c = Criterio de Información de Akaike para pequeñas muestras, ΔAIC_c = diferencia de AIC_c entre cada modelo y el mejor modelo, w_i = Peso de Akaike, Deviancia = diferencia entre cada modelo y el modelo saturado en $-2 \log$ likelihood. T = momento de la temporada, IFH = índice de forma a nivel del hábitat, AA = altura del árbol nido, AN = altura del nido.

Modelo	K	AIC_c	ΔAIC_c	w_i	Deviancia
S(~T)	3	37,6	0,00	0,189	30,59
S(~T+IFH)	4	38,3	0,70	0,133	28,55
S(~T+AA)	4	38,4	0,82	0,125	28,67
S(~T+AN)	4	39,3	1,75	0,079	29,60
S(~AA)	3	39,4	1,76	0,078	32,35

Tabla 4.11. Resultado del proceso de promediado de modelos, donde se muestra el efecto de cada parámetro sobre la probabilidad de que un nido de Naranjero sea parasitado. Los parámetros estimados se encuentran centrados y estandarizados. T = momento de la temporada, IFH = índice de forma a nivel del hábitat, AA = altura del árbol nido, AN = altura del nido.

Parámetro	Estimado	EE Incondicional	Intervalos de Confianza	Importancia Relativa
(Intercepto)	-0,684	0,522	(-1,760 ; 0,392)	
T	1,017	0,795	(-0,602 ; 2,635)	0,87
IFH	-0,149	0,395	(-0,945 ; 0,647)	0,34
AA	0,260	0,500	(-0,744 ; 1,263)	0,22
AN	0,065	0,251	(-0,422 ; 0,573)	0,13

Para esta especie ninguna de las variables explicativas consideradas estaría explicando la presencia o ausencia de parasitismo, dado el set de datos y el conjunto de modelos propuesto (Tabla 4.11).

Fiofío Pico Corto

El proceso de generación de modelos dio un total de 14 modelos candidatos (incluido el modelo nulo). Los modelos que sumaron el 90% del w_i incluyeron las variables momento de la temporada, altura del árbol nido, precipitaciones en la semana previa al evento de parasitismo y la temperatura máxima y mínima en la semana previa al evento de parasitismo (Tabla 4.12).

Tabla 4.12. Fragmento del set de modelos candidatos que incluye a los modelos que suman el 90% del w_i para el Fiofío Pico Corto. K = número de parámetros en el modelo, AIC_c = Criterio de Información de Akaike para pequeñas muestras, ΔAIC_c = diferencia de AIC_c entre cada modelo y el mejor modelo, w_i = Peso de Akaike, Deviancia = diferencia entre cada modelo y el modelo saturado en $-2 \log$ likelihood. T = momento de la temporada, AA = altura del árbol nido, P = precipitaciones, T_{mín} = temperatura mínima, T_{máx} = temperatura máxima.

Modelo	K	AIC_c	ΔAIC_c	w_i	Deviancia
S(~T)	3	50,9	0,00	0,568	44,31
S(~T+AA)	4	53,2	2,23	0,186	44,10
S(~P+T _{mín})	4	55,9	5,02	0,046	46,89
S(~P)	3	56,5	5,55	0,035	49,86
S(~P+T _{máx})	4	56,8	5,84	0,031	47,71

Tabla 4.13. Resultado del proceso de promediado de modelos, donde se muestra el efecto de cada parámetro sobre la probabilidad de que un nido de Fiofío Pico Corto sea parasitado. Los parámetros estimados se encuentran centrados y estandarizados. T = momento de la temporada, AA = altura del árbol nido, P = precipitaciones, T_{mín} = temperatura mínima, T_{máx} = temperatura máxima.

Parámetro	Estimado	EE Incondicional	Intervalos de Confianza	Importancia Relativa
(Intercepto)	-1,017	0,458	(-1,930 ; -0,092)	
T	1,075	0,472	(-0,200; 2,072)	0,87
AA	-0,503	0,424	(-0,503 ; 0,424)	0,21
P	-0,890	0,635	(-0,861 ; 0,630)	0,13
T _{mín}	0,648	0,443	(-0,318 ; 0,386)	0,05
T _{máx}	0,536	0,422	(-0,233 ; 0,271)	0,03

Al igual que con el Naranjero, ninguna de las variables explicativas consideradas estaría explicando la presencia o ausencia de parasitismo, dado el set de datos y el conjunto de modelos propuesto (Tabla 4.13).

DISCUSIÓN

Para tres de las cuatro especies estudiadas, los efectos perjudiciales de *Philornis* fueron notables. Los efectos se manifestaron claramente en el aumento de la mortalidad de los pichones lo que llevó a las diferencias observadas de supervivencia entre nidos parasitados y no parasitados. La Tacuarita Azul, el Churrinche y el Naranjero presentaron mortalidades de pichones de entre 65-80% y abandono parcial del nido de tan solo 20% (caso que únicamente se dio para los nidos con muy baja intensidad de parasitismo). Estos valores son de los más altos registrados (Dudaniec y Kleindorfer 2006), siendo, por ejemplo, mayores que el 50% registrado por Fraga (1984) para la Tacuarita Azul, o el 62% para los Pinzones de Darwin (Fessl et al. 2006a). Además, la diferencia de supervivencia entre nidos parasitados ($\sim 0,3$) y nidos no parasitados ($\sim 0,9$) fue de un 60%. Valores similares fueron registrados por Quiroga y Rebores (2012), que registraron una diferencia de supervivencia de 50% para pichones de Ratona Común (*Troglodytes aedon*, parasitados = 0,4 vs. no parasitados = $\sim 0,9$); Domínguez et al. (2015) que reportaron para el Cardenal Amarillo una diferencia de supervivencia de 60% (parasitados = $\sim 0,2$ vs. no parasitados = $\sim 0,8$); y Rabuffetti y Rebores (2007), que registraron una diferencia de supervivencia de 50% para la Calandria Grande (*Mimus saturninus*, parasitados = $\sim 0,3$ vs. no parasitados = $\sim 0,8$).

El efecto negativo de *Philornis* también tuvo un efecto subletal, ya que hubo alteraciones en el crecimiento de los pichones infestados que no murieron. En este sentido, lo que más se destacó fue una disminución en la asíntota de la masa corporal (significativo para Tacuarita y Churrinche y una tendencia para Naranjero), medida más sensible a los cambios en el estado nutricional de los pichones, y aunque no significativa, la misma tendencia general se observó para el tarso. Si bien estas alteraciones en el crecimiento de los pichones no necesariamente causan la muerte de los pichones mientras están en el nido, si puede disminuir sus probabilidades de supervivencia post abandono del nido, ya que abandonan el nido con menor masa corporal, en peores condiciones corporales y energéticas (Arendt 1985b, Young 1993, Fessl et al. 2006a). Resultados similares fueron obtenidos para otros estudios de la región, por ejemplo, Segura y Rebores (2011) reportaron que para el Cardenal Común (*Paroaria coronata*) las tasas de crecimiento para la masa corporal, el tarso, el pico y el ala, fueron menores en los pichones parasitados que en los no parasitados. Quiroga y Rebores (2012) reportaron para la Ratona Común menores tasas de crecimiento del largo de cabeza más pico, el tarso y la masa corporal para pichones parasitados en relación a los no parasitados. Además, en ciertas ocasiones las cicatrices producto de las lastimaduras generadas por las larvas pueden dejar malformaciones físicas en los pichones que les resulten perjudiciales en las actividades diarias, por ejemplo, crecimiento reducido de las alas y los tarsos (Oniki 1983, Winterstein y Raitt 1983, Young 1993). Como caso anecdótico se pueden citar dos nidos de Churrinche en los que uno de los pichones quedó adherido a la base del nido producto de las lastimaduras producidas por las larvas y su posterior cicatrización, lo que le impidió abandonar exitosamente el nido.

Un caso particular fue el del Fiofio Pico Corto para el cual no se registraron efectos letales o subletales significativos. La forma en que se manifestaron las larvas en los pichones

presentó diferencias con respecto a las otras especies, ya que en la mayoría de los casos las mismas no se desarrollaban con normalidad (aunque hubo casos en donde sí lo hicieron). Permanecieron de pequeño tamaño formando un pequeño bulto bajo la piel (distinto a como se observaban las larvas del mismo tamaño debajo de la piel del resto de las otras especies) y, en determinadas ocasiones, aparecían pequeñas cicatrices sobre esos bultos. Esto podría deberse a particularidades de defensa del sistema inmune frente al parásito (Roulin et al. 2007, Manzoli et al. 2013) o que los padres estén removiendo las larvas de los pichones (afirmación que no se pudo comprobar) pero que ha sido registrada para otras especies, como en el Tordo Músico (*Agelaioides badius*, Fraga 1984, Ursino et al. 2019). Esta particularidad debería ser considerada a futuro, ya que entender las claves del “no desarrollo” de las larvas podría ser muy importante para el desarrollo de medidas de conservación en poblaciones de aves que se ven muy perjudicadas por este parásito (Dudaniec y Kleindorfer 2006).

La intensidad y la latencia, dos variables frecuentemente estudiadas tuvieron un efecto significativo sobre la supervivencia de los pichones parasitados. La intensidad tuvo un efecto negativo y la latencia un efecto positivo. Como se esperaba, mientras menor cantidad de larvas tuvo un pichón, mayores fueron las probabilidades de que el mismo sobreviva. Si bien la intensidad no es la única variable relevante que define la supervivencia de un pichón (Dudaniec y Kleindorfer 2006), en general, mientras mayor sea la intensidad mayor será la probabilidad de que no sobreviva (Arendt 1985b, Delannoy y Cruz 1991, Segura y Reboreda 2011, Quiroga y Reboreda 2012). Por otro lado, mientras mayor sea la edad del pichón a la que es infestado mayores serán las probabilidades de sobrevivir, ya que los pichones de mayor edad podrían ser menos vulnerables por presentar mayor movilidad, estar protegidos por las plumas, impedir activamente que las moscas se posen sobre ellos y ser más resistentes a los efectos negativos

del parasitismo. Por el contrario, los pichones de pocos días de edad se encuentran desnudos, con menor movilidad, y tejidos más blandos, facilitando el acceso a las larvas (Oniki 1983; Nores 1995; Teixeira 1999, Rabuffetti y Reboveda 2007, Quiroga y Reboveda 2012).

Se ha propuesto que la intensidad podría aumentar proporcionalmente con el tamaño del pichón de la especie hospedadora, ya que un mayor tamaño implica una mayor superficie de tejido disponible para las larvas (Knutie et al. 2016, McNew y Cleyton 2018). En este sentido, la intensidad por pichón no varió significativamente según la especie hospedadora, dado los distintos tamaños corporales. Sin embargo, debido a que las especies estudiadas no presentaban diferencias muy marcadas respecto a su tamaño corporal, no se descarta la posibilidad de que esta asociación sí se de en otras especies de aves.

Para todas las especies el parasitismo aumentó con el avance de la temporada reproductiva. Estos resultados concuerdan con los obtenidos por otros estudios (Arendt 1985b, 1985b; Young 1993, Segura y Reboveda 2011), y la propuesta más difundida es que ello podría ser el resultado del aumento de las poblaciones de moscas a medida que avanza la temporada, dado que nuevos adultos van emergiendo de las pupas mientras que los adultos previos todavía persisten (Bennett y Whitworth 1991, Delannoy y Cruz 1991, Dudaniec y Kleindorfer 2006). En este sentido, para el Churrinche la intensidad de parasitismo estuvo asociada en el mismo sentido con el avance de la temporada.

Las variables ambientales que se consideraron que podrían tener un efecto sobre la prevalencia de parasitismo no fueron lo suficientemente relevantes para ninguna de las especies dado el set de datos y el alcance del muestreo realizado. De todas maneras, si hubo algunas variables que mostraron cierto grado de asociación al aparecer reiteradas veces en los mejores modelos del set para cada especie. En ese sentido, una mayor altura del nido mostró

una tendencia hacia una mayor probabilidad de parasitismo. Resultados similares fueron encontrados por Kleindorfer et al. (2016), lo que habla de la importancia de la disposición espacial de los nidos y los patrones de movimiento de las moscas en la búsqueda de los mismos. Estos resultados no son concluyentes ya que también hay estudios en estas latitudes que no encontraron tal efecto (Segura y Reboresola 2011, Manzoli et al. 2013). También, una mayor altura del árbol nido supondría un aumento en la probabilidad de parasitismo, lo que podría deberse a que los sectores de bosque con árboles más altos generen un ambiente más favorable (temperaturas, humedad y corrientes de viento preferidas) (O'Connor et al. 2010a, pero ver Manzoli et al. 2013). Finalmente, si bien la temperatura máxima estuvo presente en alguno modelos, esta variable ambiental (como así también las precipitaciones) podrían cobrar mayor significancia si se plantean otras escalas temporales de análisis que no hayan sido consideradas (ver también Manzoli et al. 2013).

Como han discutido otros autores y como se demuestra en este estudio, los efectos de *Philornis* pueden ser diversos (Dudaniec y Kleindorfer 2006). En este sentido, el presente estudio reflejó cómo cada especie respondió de forma particular al parasitismo, teniendo efectos letales para algunas y no para otras; cómo la intensidad de parasitismo y la edad a la que se produce la infestación influyó sobre la supervivencia de los pichones; y cómo el parasitismo tuvo un efecto subletal sobre los pichones infestados que lograron abandonar exitosamente el nido, ya que presentaron en general menor masa corporal. Todos estos resultados demuestran los efectos que puede generar el parasitismo de *Philornis*, los cuales deben ser especialmente considerados en el manejo de las poblaciones de aves.

CAPÍTULO 5

PARASITISMO INTERESPECÍFICO DE CRÍA

RESUMEN

El parasitismo interespecífico de cría puede reducir significativamente el éxito reproductivo de sus hospedadores, alterando distintos momentos del ciclo de nidificación. Es por ello que el objetivo del presente capítulo es describir el efecto del parasitismo interespecífico de cría sobre el éxito reproductivo de las especies hospedadoras y analizar la relación entre las características físicas del hábitat y la probabilidad de parasitismo. Los resultados muestran la variabilidad de los efectos que el parasitismo puede tener dependiendo la especie hospedadora, desde especies que no se vieron perjudicadas como el caso del Churrinche y el Fiofío Pico Corto, al efecto negativo sobre la supervivencia de huevos del Naranjero y el efecto negativo sobre la supervivencia de huevos y el éxito de eclosión en la Tacuarita Azul. Se destaca, además, la importancia del tamaño del hospedador (en especial el tamaño y fragilidad de sus huevos) en relación al del parásito y la compatibilidad del pichón parásito con la dieta de los pichones del hospedador. Finalmente, se destaca la asociación negativa que surgió entre la cobertura de bosque a nivel del hábitat y la probabilidad de parasitismo para la Tacuarita Azul, lo que refuerza la importancia de conservar bosques poco fragmentados y con buena cobertura boscosa.

INTRODUCCIÓN

El parasitismo interespecífico de cría (de ahora en adelante ‘parasitismo’) es una estrategia reproductiva en la que la especie parásita deposita sus huevos en los nidos de otras especies, que proveerán la totalidad del cuidado parental. En las aves, esta estrategia ha dado lugar al parasitismo obligado, es decir, especies que se reproducen única y exclusivamente por este mecanismo (Rothstein 1990). Esta estrategia ha evolucionado en forma independiente en siete taxones (Payne 1977, Rothstein 1990, Sorenson y Payne 2002), incluyendo dos subfamilias de cucos (Cuculinae y Neomorphinae), 2 géneros de pinzones (*Anomalospiza* y *Vidua*, familia Viduidae), los indicadores (familia Indicatoridae), tordos (géneros *Molothrus* y *Scaphidura*, familia Icteridae), y el Pato de Cabeza Negra (*Heteronetta atricapilla*, familia Anatidae). En total son aproximadamente 80 las especies parásitas, lo que representa el 1% de todas las especies de aves (Rothstein 1990, Payne 1977, Sorenson y Payne 2002). La cantidad de hospedadores que cada especie puede parasitar es diversa, teniendo en un extremo especies como el Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*) que puede parasitar a la mayoría de los passeriformes con los que vive en simpatria, registrándose en la actualidad 270 especies hospedadoras (Lowther 2018). En el otro extremo se puede citar al Tordo Pico Corto (*Molothrus rufoaxillaris*) que parasita casi exclusivamente al Tordo Músico (*Agelaioides badius*) (Rothstein 1990, Lowther 2018).

El parasitismo puede reducir significativamente el éxito reproductivo de sus hospedadores (Rothstein 1990) alterando distintos momentos del ciclo de nidificación, lo que incluye la remoción y picadura de los huevos del hospedador por la hembra parásita (Payne y Payne 1998, Massoni y Reboreda 2002, Astié y Reboreda 2006, Peer 2006, Fiorini et al. 2009), reducción del éxito de eclosión de los huevos del hospedador producto de la presencia de los

huevos y/o pichones parásitos (Petit 1991, Tuero et al. 2007), reducción de las tasas de crecimiento y supervivencia de los pichones del hospedador a causa de la competencia con los pichones parásitos (Payne y Payne 1998, Reboreda et al. 2003, Tuero et al. 2007), reducción de la supervivencia de las crías del hospedador luego de que éstas abandonan el nido (Payne y Payne 1998) y reducción del éxito reproductivo futuro de la pareja hospedadora (Linden y Møller 1989). Además, tiene beneficios para las especies parásitas como evitar el gasto energético que supone la construcción del nido y el cuidado de los pichones, como así también tener beneficios al parasitar hospedadores específicos, como es el caso de *Molothrus rufoaxillaris* que parasita a *Agelaioides badius* y cuyos adultos son capaces de remover las larvas de *Philornis* spp. (Ursino et al. 2019). El efecto negativo del parasitismo puede en ciertos casos volverse más preponderante que la depredación de nidos, ya que muchos hospedadores no vuelven a nidificar luego de haber criado exitosamente solo pichones parásitos, mientras que sí realizarían nuevos intentos de nidificación si el nido hubiese sido depredado (Rothstein 1990). En ciertas situaciones, el parasitismo puede alcanzar un efecto negativo tan notorio sobre el hospedador que puede ser un factor significativo en la reducción de sus poblaciones y acentuar las posibilidades de extinción de esa especie (Rothstein 1990, Wiley et al. 1991, Domínguez et al. 2014).

Uno de los principales impactos negativos que tiene el Tordo Renegrado sobre el éxito reproductivo de sus hospedadores es la destrucción de los huevos producto de las picaduras producidas por las hembras parásitas cuando visitan los nidos (Reboreda et al. 2003, Astié y Reboreda 2006, Peer 2006, Fiorini et al. 2009). Además, en los hospedadores de tamaño considerablemente menor que el Tordo Renegrado, aumentan las probabilidades de abandono

del nido como resultado de la destrucción por aplastamiento de los huevos del hospedador cuando la hembra parásita deposita el propio (Reboreda et al. 2003).

Por otro lado, entender las relaciones que tiene el ambiente con la distribución y abundancia de este parásito es importante para establecer posibles asociaciones y patrones entre la frecuencia de parasitismo y las características del ambiente. En este sentido, las interacciones parásito-hospedador podrían verse influenciadas por características que se corresponden a distintas escalas espaciales. Por ejemplo, a escala de hábitat (la mayor escala considerada en este estudio), hay estudios que demuestran que en sitios donde la abundancia de tordos del género *Molothrus* es elevada y la disponibilidad de sectores de bosque es baja y muy fragmentada, los mismos parasitan más a los hospedadores que nidifican en esos remanentes de bosque (Robinson et al. 1995b), mientras que en sectores donde los fragmentos de bosques son mayores, el parasitismo se ve mayormente concentrado en los bordes del bosque (Thompson et al. 2000). Esto se debe a que los tordos se caracterizan por utilizar hábitats distintos para alimentarse y reproducirse. Se alimentan en el suelo por lo que prefieren ambientes abiertos, con presencia de cultivos y ganado (Goguen y Mathews 1999, Chace et al. 2005); pero utilizan los bosques para reproducirse, ya que éstos presentan en general una mayor densidad de hospedadores y mayor presencia de perchas elevadas desde donde pueden realizar la búsqueda de nidos (Chace et al. 2005).

A escala del árbol-nido (la menor escala considerada en este estudio), la estructura de la vegetación próxima al nido puede influenciar la probabilidad de que los parásitos lo encuentren (Clotfelter 1998, Hauber y Russo 2000, Chace et al. 2005, Fiorini et al. 2009, Fiorini et al. 2012). Los *Molothrus* usan perchas altas en los árboles para detectar los nidos (Norman y Robertson 1975, Chace et al. 2005) y, por lo tanto el grado de ocultamiento del nido podría

ser relevante. En este sentido, hay estudios que demuestran que el grado de ocultamiento puede influir sobre la frecuencia de parasitismo (Staab y Morrison 1999, Ortega y Ortega 2001), y otros que no encuentran dichas asociaciones (Robinson et al. 1995c, Barber y Martin 1997). Estos resultados sugieren que los *Molothrus* podrían depender más del comportamiento de las especies hospedadoras que del grado de ocultamiento del nido (Chace et al. 2005). En este sentido, Briskie et al. (1990) encontraron que para algunas especies hospedadoras, la probabilidad de ser parasitadas depende más de la localización del nido en la matriz vertical del bosque que del grado de ocultamiento del nido.

Este capítulo tiene como primer objetivo describir el efecto del parasitismo sobre el éxito reproductivo de las especies hospedadoras y, segundo, analizar la relación entre las características físicas del hábitat y la probabilidad de parasitismo.

MÉTODOS

Especie parásita: el Tordo Renegrado

Es una especie parásita de cría generalista en el uso de hospedadores dentro de la familia Icteridae (Ortega 1998, Lowther 2018). Hasta el momento, se han registrado casi 270 especies que son parasitadas por el Tordo Renegrado, de las cuales unas 97 son hospedadoras efectivas (es decir, capaces de criar exitosamente a los pichones parásitos, Lowther 2018). Esta especie ocupa áreas abiertas de bosques naturales, pero también está presente en ambientes totalmente disturbados, como zonas urbanas. Se alimentan de insectos y semillas que obtienen desde el suelo (Mason 1987). Presenta dimorfismo sexual de tamaño y de coloración (Mason 1987). Los machos tienen plumaje negro iridiscente mientras que las hembras son de color

pardo-grisáceo (Mason 1987, Figura 5.1). La temporada reproductiva se extiende desde fines de septiembre hasta principios de febrero (Ortega 1998). Las hembras monitorean la actividad de sus hospedadores y el progreso de los nidos y usan esta información para sincronizar su puesta con la del hospedador (Wiley 1988, Scardamaglia y Reboresda 2014, Scardamaglia et al. 2017).

Presentan un comportamiento característico de picar y perforar huevos durante las visitas a los nidos (Llambías et al. 2006). Esto implica un costo en el éxito reproductivo de los hospedadores tanto en nidos parasitados como no parasitados (Reboresda et al. 2003, Astié y Reboresda 2006) y podría servirle al parásito para evaluar el grado de incubación de los huevos del hospedador (Massoni y Reboresda 1999), y/o reducir la competencia para sus pichones (Astié y Reboresda 2009). Los pichones de Tordo Renegrado nacen luego de un periodo de incubación de 12 días y permanecen en el nido de 12 a 14 días (Fraga 1985).

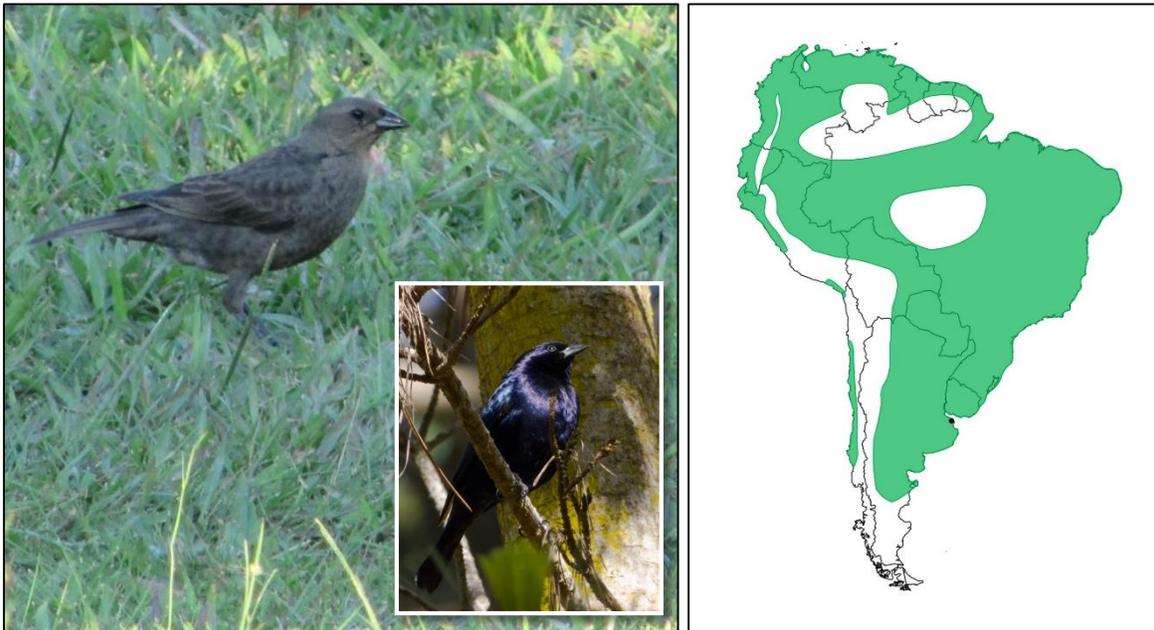


Figura 5.1. Adultos de Tordo Renegrado (izquierda) y distribución de la especie (derecha). Fotos: Anónimas.

Análisis de datos

Un nido fue considerado parasitado si recibió al menos un huevo parásito durante la prepuesta, puesta o incubación, si se observaron huevos con picaduras realizadas por el Tordo Renegrado, marcas de aplastamiento causadas por el huevo parásito, o si se observaron pichones parásitos en los primeros días del período de pichones. La frecuencia de parasitismo se calculó como el número de nidos parasitados sobre el número total de nidos (Reboreda et al. 2003). La intensidad de parasitismo se calculó como el número de huevos parásitos por nido (Reboreda et al. 2003). Se consideró a un nido abandonado a causa del parasitismo si los huevos se encontraron fríos y no se observó actividad de adultos luego de detectar un evento de parasitismo (huevo parásito, picaduras o aplastamiento). En el caso particular del Naranjero, solo se consideraron en los análisis los nidos encontrados hasta el cuarto día de edad de los pichones, ya que resultados preliminares indican que en esta especie los pichones parásitos mueren a los pocos días de haber nacido.

Para cuantificar los costos producidos por el parasitismo se compararon los siguientes componentes del éxito reproductivo entre nidos parasitados y no parasitados (Reboreda et al. 2003): 1) éxito aparente, proporción de nidos que produjeron al menos un volantón del hospedador o del parásito; 2) supervivencia de huevos, proporción de los huevos puestos por el hospedador que estaban presentes en el nido al final del período de incubación; 3) éxito de eclosión, proporción de huevos puestos por el hospedador presentes en el nido al final del período de incubación y que eclosionaron; 4) supervivencia de pichones, proporción de pichones del hospedador nacidos que abandonaron exitosamente el nido.

Para la relación entre la frecuencia de parasitismo y el ambiente se modeló la presencia/ausencia de parasitismo en relación a un conjunto de variables explicativas

temporales y ambientales que *a priori* se espera podrían influenciar la probabilidad de que un nido sea parasitado por el Tordo Renegrado (Tabla 5.1). Los distintos modelos fueron generados en base a las causas que se consideraron más relevantes, implicando en cada caso si el nido sería más probable a ser parasitado (ver apartado ‘Marco conceptual del análisis de datos’ del capítulo 2). Los intentos de renidificación de una misma pareja fueron incluidos como efecto aleatorio en los modelos. Cabe destacar que el conjunto de modelos generados para cada especie no fue el mismo, ya que los mismos se definen de acuerdo a las particularidades de cada una y a la cantidad de nidos monitoreados, ya que ello limita la cantidad de variables que puede tener un modelo (10 nidos por cada variable considerada en un modelo, Harrell 2001). Se realizó un análisis de correlación entre todas las posibles variables explicativas a ser tenidas en cuenta, y en caso de que el coeficiente de correlación fuese mayor a 0,7, se eligió aquella variable que se consideró más representativa (Dormann et al. 2013).

Tabla 5.1. Variables explicativas e hipótesis asociadas que fueron utilizadas para construir el set de modelos candidatos para evaluar la influencia que tienen sobre la frecuencia de parasitismo de cría.

Nombre (abreviación)	Tipo de Variable	Hipótesis
Momento de la Temporada (lineal = T y cuadrática = T ²)	Temporal. Numérica discreta (días julianos)	El pico de nidos parasitados coincide con el de mayor actividad reproductiva de las especies hospedadoras (meses de noviembre y diciembre, Chace et al. 2005).
Altura del nido (AN)	Árbol-nido. Numérica continua (m)	La mayor altura del nido facilita el encuentro del nido para el Tordo Renegrado que busca los nidos de los hospedadores desde perchas elevadas (Norman y Robertson 1975, Chace et al. 2005).
Distancia del nido al borde de la copa (DBC)	Árbol-nido. Numérica continua (m)	Mientras menor sea la distancia al borde de la copa mayor es la probabilidad de un nido de ser parasitado, ya que el nido está más expuesto a ser encontrado por el Tordo Renegrado (Chace et al. 2005).
Cobertura del nido (CN)	Árbol-nido. Porcentaje	La mayor cantidad de vegetación alrededor del nido favorece el ocultamiento del nido frente al Tordo Renegrado (Staab y Morrison 1999, Ortega y Ortega 2001).

Distancia del nido al borde de bosque (DBB)	Hábitat. Numérica continua (m)	La probabilidad de que un nido sea parasitado es menor mientras mayor sea la distancia al borde de bosque (Donovan et al. 1997, Thompson et al. 2000).
Cobertura de bosque en el territorio (CBT)	Hábitat. Numérica continua (m ²)	La probabilidad de que un nido sea parasitado es menor mientras más cobertura de bosque haya en el territorio, ya que dificulta el encuentro del nido para el Tordo Renegrado (Donovan et al. 1997, Thompson et al. 2000, Chace et al. 2005).
Índice de Forma a nivel del territorio (IFT)	Hábitat. Numérica continua	Mientras mayor sea el valor del Índice de forma a nivel del territorio mayor es la probabilidad de que un nido sea parasitado (Donovan et al. 1997, Thompson et al. 2000, Chace et al. 2005).
Cobertura de bosque a nivel del hábitat (CBH)	Hábitat. Numérica continua (m ²)	La probabilidad de que un nido sea parasitado es menor mientras más cobertura de bosque haya en el territorio, ya que dificulta el encuentro del nido para el Tordo Renegrado.
Índice de Forma a nivel del hábitat (IFH)	Hábitat. Numérica continua	Mientras mayor sea el valor del Índice de forma a nivel del hábitat mayor es la probabilidad de que un nido sea parasitado, ya que el tordo prefiere este tipo de ambientes (Donovan et al. 1997, Thompson et al. 2000, Chace et al. 2005).

RESULTADOS

Los resultados del presente capítulo estarán enfocados principalmente en dos de las especies bajo estudio, la Tacuarita Azul y el Naranjero, ya que son las especies para las que el parasitismo de cría adquirió mayor relevancia. Por un lado, para el Churrinche no se registró ningún evento de parasitismo en los 302 nidos monitoreados. Por otro lado, para el Fiofío Pico Corto solo se registraron 2 eventos de parasitismo en los 99 nidos monitoreados. En este último caso, en ambos eventos el pichón parásito nació dos días antes que el pichón del hospedador, y las diferencias de tamaño llevaron a que el pichón de Fiofío Pico Corto no logre sobrevivir. El pichón parásito pudo ser criado exitosamente en los dos casos (ver también capítulo 3).

Frecuencia e intensidad de Parasitismo

Tacuarita Azul

Hubo 70 nidos parasitados (20 en 2015-2016, 29 en 2016-2017, y 21 en 2017-2018), lo que corresponde al ~34% del total de nidos monitoreados. Del total de nidos parasitados, 67 (~96%) fueron encontrados durante los períodos de puesta e incubación. El primer evento de parasitismo, teniendo en cuenta las tres temporadas reproductivas en conjunto, ocurrió el 4 de octubre, mientras que la fecha más tardía de un nido parasitado fue el 22 de enero (Figura 5.2).

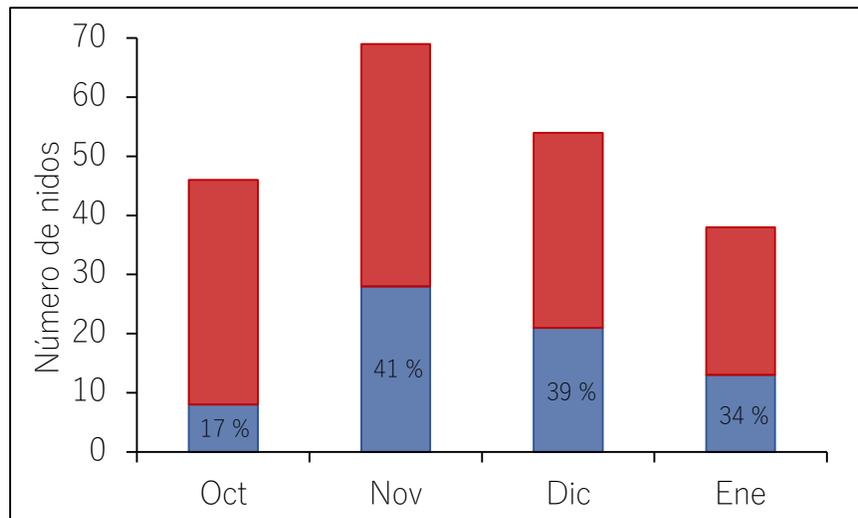


Figura 5.2. Distribución mensual de los nidos parasitados (barras azules) en relación a los no parasitados (barras rojas) para la Tacuarita Azul. Se muestra además el porcentaje de los nidos parasitados cada mes. Se presentan las tres temporadas reproductivas combinadas (2015-2018).

La intensidad de parasitismo fue de $1,4 \pm 0,08$ huevos parásitos por nido parasitado (rango = 1–3 huevos, $n = 65$). Todos los nidos fueron parasitados en el período de puesta. Los huevos parásitos midieron en promedio $24,6 \pm 0,2$ mm (rango = 19,5–29,2 mm) de largo y $18,9 \pm 0,2$ mm (rango = 13,8–24,2 mm) de ancho, con una masa promedio de $4,8 \pm 0,08$ g (rango = 3,4–5,5 g), basado en 49 nidos (que totalizaron 66 huevos). El volumen promedio del

huevo fue de $4,5 \pm 0,1 \text{ cm}^3$ (rango = 1,9–8,7 cm^3). Se registraron tres tipos distintos de morfo de huevos de Tordo Renegrado, siendo el morfo más común el huevo blanco con manchas pardas rojizas más abundantes en el polo mayor (80% de los huevos parásitos). El segundo morfo más abundante (12% de los huevos parásitos) correspondió a un huevo de color blanco con manchas pardas rojizas más pequeñas que la del morfo más abundante, y dispuestas de forma relativamente más homogénea sobre toda la superficie del huevo. El tercer morfo correspondió a un huevo completamente blanco, similar en tamaño al morfo más abundante (el morfo de todos los huevos logró clasificarse sin inconvenientes, Figura 5.3).



Figura 5.3. Morfos de los huevos parásitos de Tordo Renegrado encontrados en nidos de Tacuarita Azul. En la imagen de la izquierda se observa el morfo más común (huevo a la derecha), nótese las picaduras realizadas por la hembra de Tordo Renegrado en el huevo de Tacuarita Azul (huevo a la izquierda). En la imagen de la derecha se observan los dos morfos menos abundantes (huevos a la derecha), nótese el estado de los huevos de Tacuarita Azul producto del daño causado por el huevo parásito en el momento de la puesta (huevos rotos a la izquierda). Fotos: Gonzalez Exequiel.

Naranjero

Hubo 14 nidos parasitados (tres en 2015-2016, siete en 2016-2017, y cuatro en 2017-2018), lo que corresponde al ~25% del total de nidos monitoreados. De los nidos parasitados, 12 se encontraron en el período de puesta. El primer evento de parasitismo, teniendo en cuenta las tres temporadas reproductivas en conjunto, ocurrió el 25 de octubre, mientras que la fecha más tardía de un nido parasitado fue el 10 de enero (Figura 5.4).

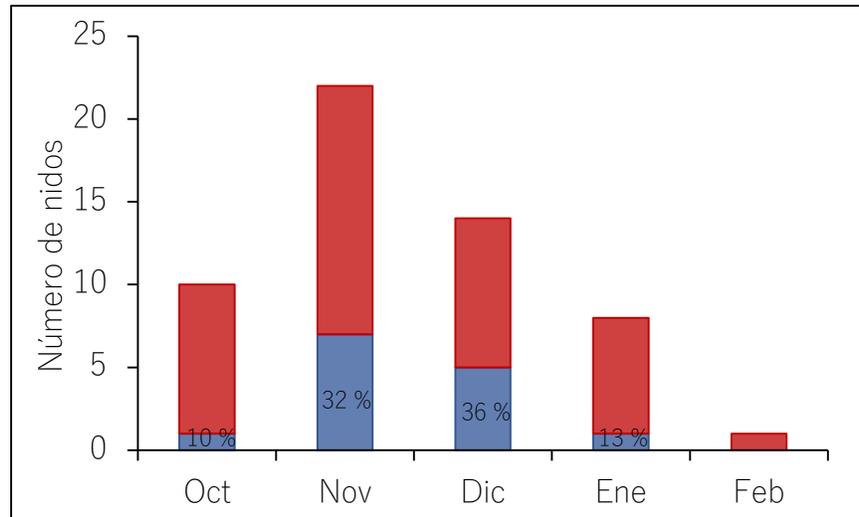


Figura 5.4. Distribución mensual de los nidos parasitados (barras azules) en relación a los no parasitados (barras rojas) para el Naranjero. Se muestra además el porcentaje de los nidos parasitados cada mes. Se presentan las tres temporadas reproductivas combinadas (2015-2018).

La intensidad de parasitismo fue de $1,2 \pm 0,13$ huevos parásitos por nido parasitado (rango = 1–2 huevos, $n = 10$). Todos los nidos fueron parasitados en el período de puesta. Los huevos parásitos midieron en promedio $22,6 \pm 0,2$ mm (rango = 21,8–23,6 mm) de largo, $18,5 \pm 0,15$ mm (rango = 17,8–19,3 mm) de ancho, y una masa promedio de $4,1 \pm 0,1$ g (rango = 3,6–4,6 g), basado en 9 nidos (que totalizaron 11 huevos). Se observaron tres morfos diferentes de huevos parásitos, blanco con manchas pardas rojizas más abundantes en el polo mayor (79% de los huevos; Figura 5.5, A), completamente blanco (14% de los huevos; Figura 5.5, B), y blanco con escasas manchas naranja claras (7% de los huevos; Figura 5.5, C).

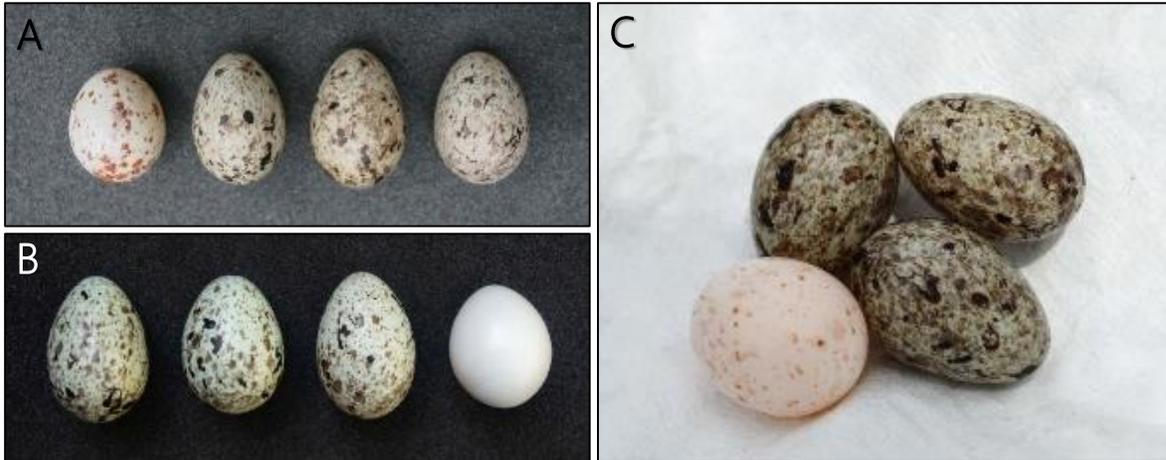


Figura 5.5. Puestas de Naranjero donde se pueden observar los distintos morfos de huevos parásitos de Tordo Renegrado. Fotos: Gonzalez Exequiel.

Efecto del Parasitismo

Tacuarita Azul

Los nidos depredados, abandonados por inclemencias climáticas y por causas desconocidas fueron excluidos de estos análisis. De los 50 nidos restantes hubo: 32 (64%) abandonados producto de la rotura por aplastamiento de los huevos propios cuando la hembra de Tordo Renegrado puso su huevo (ver Figura 5.3); tres en los que falló la eclosión de los huevos; tres en los que el pichón de Tordo Renegrado murió a causa de la infección de *Philornis*; siete en los que abandonó exitosamente el nido un único pichón de Tordo Renegrado por nido; y cinco en los que abandonaron el nido pichones de Tacuarita Azul (dos pichones en tres oportunidades y un pichón en dos oportunidades). Por lo tanto, de los 50 nidos iniciales tan solo cinco (10%) produjeron volantones de Tacuarita Azul, lo que corresponde al ~28% de los nidos parasitados que llegaron al estadio de pichones.

La comparación de los componentes del éxito reproductivo entre nidos parasitados y no parasitados se presenta en la Tabla 5.2. Tanto la supervivencia de huevos (glm, $z = -5,33$,

$p < 0,001$) como el éxito de eclosión (glm, $z = -7,93$, $p < 0,001$) fueron significativamente menores para los nidos parasitados que para los no parasitados. El efecto del parasitismo sobre la supervivencia de nidos (medida a través de la tasa de supervivencia diaria) será evaluado en profundidad en el capítulo 6.

Tabla 5.2. Componentes del éxito reproductivo para nidos parasitados y no parasitados de Tacuarita Azul. Se muestran los datos para las tres temporadas en conjunto.

Variable	Parasitado	No Parasitado
Éxito aparente	0,17 ($n = 70$)	0,31 ($n = 137$)
Supervivencia de huevos	0,63 ($n = 31$)	0,96 ($n = 58$)
Éxito de eclosión	0,20 ($n = 23$)	0,93 ($n = 57$)
Supervivencia de pichones	1 ($n = 5$)	0,93 ($n = 38$)

Naranjero

Los nidos depredados, abandonados por inclemencias climáticas y por causas desconocidas fueron excluidos de estos análisis. De los seis nidos restantes hubo: uno en el que falló la eclosión de los huevos; cuatro fueron exitosos (todos tuvieron pichones de Tordo Renegrado y Naranjero en simultáneo, pero el pichón de Tordo Renegrado nunca logró sobrevivir); y uno fue abandonado a causa del parasitismo de *Philornis*.

La comparación de los componentes del éxito reproductivo entre nidos parasitados y no parasitados se presenta en la Tabla 5.3. Para el Naranjero la supervivencia de huevos fue significativamente menor para los nidos parasitados que para los no parasitados (glm, $z = -5,70$, $p < 0,001$), no así para el éxito de eclosión (glm, $z = 0,19$, $p = 0,85$). El efecto del parasitismo sobre la supervivencia de nidos (medida a través de la tasa de supervivencia diaria) será evaluado en profundidad en el capítulo 6.

Tabla 5.3. Componentes del éxito reproductivo para nidos parasitados y no parasitados de Naranjero. Se muestran los datos para las tres temporadas en conjunto.

Variable	Parasitado	No Parasitado
Éxito aparente	0,29 ($n = 14$)	0,29 ($n = 41$)
Supervivencia de huevos	0,57 ($n = 7$)	0,95 ($n = 27$)
Éxito de eclosión	0,92 ($n = 6$)	0,88 ($n = 26$)
Supervivencia de pichones	1 ($n = 4$)	0,97 ($n = 10$)

Relación entre la frecuencia de Parasitismo y variables ambientales

Tacuarita Azul

El análisis de correlación previo a la generación del set de modelos candidatos, no mostró una correlación significativa ($>0,7$) entre las variables explicativas consideradas. El proceso de generación de modelos dio un total de 23 modelos candidatos (incluido el modelo nulo). El set de modelos fue ordenado según sus valores de AIC_c y se presentan los modelos que sumaron el 90% del w_i en la Tabla 5.4. Debido a que el mejor modelo dentro del set de modelos candidatos no tuvo un w_i mayor a 0,9 se procedió a realizar el promediado de modelos (Tabla 5.5).

Tabla 5.4. Fragmento del set de modelos candidatos que incluye a los modelos que suman el 90% del w_i para la Tacuarita Azul. K = número de parámetros en el modelo, AIC_c = Criterio de Información de Akaike para pequeñas muestras, ΔAIC_c = diferencia de AIC_c entre cada modelo y el mejor modelo, w_i = Peso de Akaike, Deviancia = diferencia entre cada modelo y el modelo saturado en $-2 \log$ likelihood. DBB = distancia del nido al borde de bosque, CBH = cobertura de bosque a nivel del hábitat, IFH = índice de forma a nivel del hábitat, T^2 = momento de la temporada (cuadrático), DBC = distancia del nido al borde de la copa.

Modelo	K	AIC_c	ΔAIC_c	w_i	Deviancia
S(~DBB+CBH)	4	165,4	0,00	0,298	157,16
S(~DBB+CBH+IFH)	5	165,9	0,46	0,236	155,49
S(~DBB+CBH+IFH+ T^2)	6	166,5	1,12	0,170	153,99
S(~DBB+CBH+IFH+DBC)	6	166,5	1,12	0,170	153,99

Tabla 5.5. Resultado del proceso de promediado de modelos, donde se muestra el efecto de cada parámetro sobre la probabilidad de que un nido de Tacuarita Azul sea parasitado. Los parámetros estimados se encuentran centrados y estandarizados. DBB = distancia del nido al borde de bosque, CBH = cobertura de bosque a nivel del hábitat, IFH = índice de forma a nivel del hábitat, T^2 = momento de la temporada (cuadrático), DBC = distancia del nido al borde de la copa. En negrita se destacan las variables cuyos intervalos de confianza no incluyeron al cero.

Parámetro	Estimado	EE Incondicional	Intervalos de Confianza	Importancia Relativa
(Intercepto)	-1,091	0,409	(-1,898 ; -0,285)	
DBB	0,773	0,296	(0,189 ; 1,357)	1
CBH	-1,514	0,553	(-2,607 ; -0,422)	1
IFH	-0,261	0,324	(-0,900 ; 0,377)	0,66
T^2	-0,057	0,157	(-0,366 ; 0,252)	0,19
DBC	0,057	0,161	(-0,260 ; 0,375)	0,19

Del promediado de modelos se puede observar que las variables distancia al borde de bosque y la cobertura de bosque a nivel del hábitat tuvieron una importancia relativa de 1, es decir, estuvieron presentes en todos los modelos superiores del set, y son además las dos variables cuyos intervalos de confianza no incluyen el cero. Por lo tanto, dado el set de datos y

el conjunto de modelos, son las 2 variables que estarían explicando la presencia o ausencia de parasitismo. De esta manera, si la distancia del nido al borde de bosque aumenta en 10,71 m (una unidad de desvío estándar), la probabilidad de parasitismo aumenta 10,2% (Figura 5.6). Por otro lado, si la cobertura de bosque a nivel del hábitat aumenta en $\sim 48500 \text{ m}^2$ (una unidad de desvío estándar), la probabilidad de parasitismo disminuye un 18% (Figura 5.7).

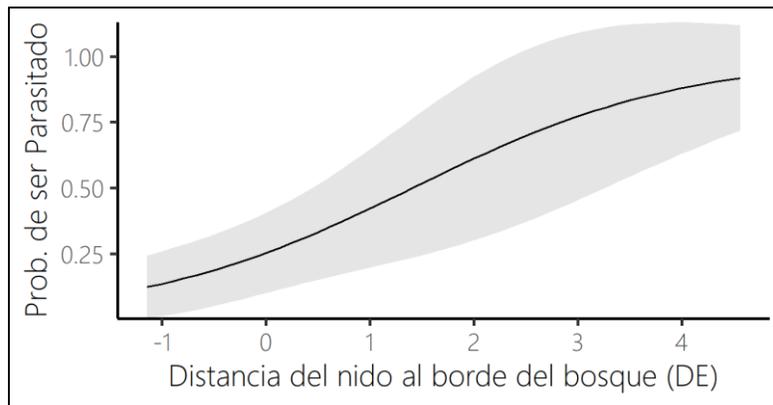


Figura 5.6. Probabilidad de que un nido de Tacuarita Azul sea parasitado en función de la distancia del nido al borde de bosque (línea negra, obtenida del promediado de modelos). La banda gris representa los intervalos de confianza del 95%. DE = desvío estándar. 1 unidad de DE = 10,71 m (Media = $\sim 12,7$ días [DE = 0]).

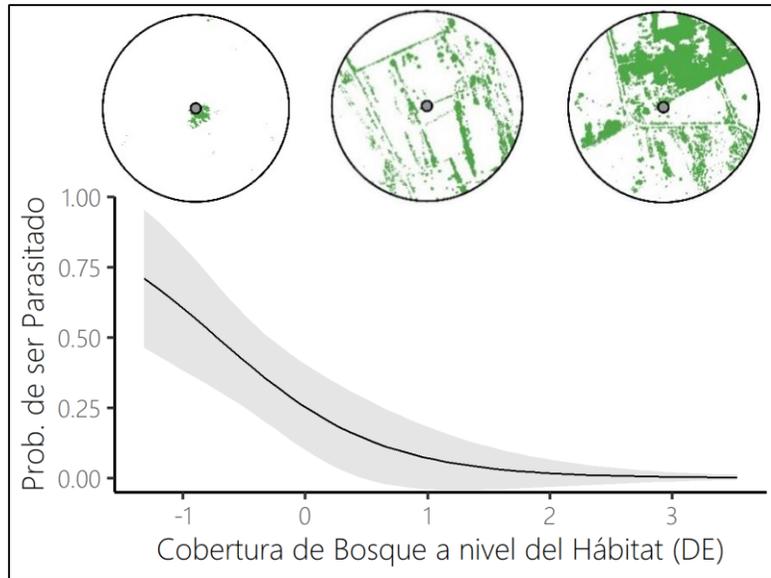


Figura 5.7. Probabilidad de que un nido de Tacuarita Azul sea parasitado en función de la cobertura de bosque a nivel del hábitat (línea negra, obtenida del promediado de modelos). La banda gris representa los intervalos de confianza del 95%. DE = desvío estándar. 1 unidad de DE = $\sim 48500 \text{ m}^2$ (Media = $\sim 72400 \text{ m}^2$ [DE = 0]). Las circunferencias representan la parcela de radio de 500 m para tres nidos monitoreados (puntos grises) con diferentes grados de cobertura (verde).

Naranjero

El análisis de correlación previo a la generación del set de modelos candidatos, no mostró una correlación significativa ($>0,7$) entre las variables explicativas consideradas. Como resultado del proceso de generar los modelos se obtuvieron un total de 14 modelos candidatos (incluido el modelo nulo). Se presentan a continuación los modelos que sumaron el 90% del w_i en la Tabla 5.6. Debido a que el mejor modelo dentro del set de modelos candidatos no tuvo un w_i mayor a 0,9 se procedió realizar el promediado de modelos (Tabla 5.7).

Tabla 5.6. Fragmento del set de modelos candidatos que incluye a los modelos que suman el 90% del w_i para el Naranjero. K = número de parámetros en el modelo, AIC_c = Criterio de Información de Akaike para pequeñas muestras, ΔAIC_c = diferencia de AIC_c entre cada modelo y el mejor modelo, w_i = Peso de Akaike, Deviancia = diferencia entre cada modelo y el modelo saturado en $-2 \log$ likelihood. DBB = distancia del nido al borde de bosque, IFH = índice de forma a nivel del hábitat, T^2 = momento de la temporada (cuadrático), CN = cobertura del nido, CBH = cobertura de bosque a nivel del hábitat.

Modelo	K	AIC_c	ΔAIC_c	w_i	Deviancia
S(~DBB+IFH+ T^2)	4	57,5	0,00	0,231	48,73
S(~DBB+ T^2)	3	58,2	0,61	0,171	51,67
S(~DBB)	2	58,6	1,09	0,134	54,40
S(~DBB+IFH)	3	58,7	1,18	0,128	52,25
S(~DBB+CN+ T^2)	4	60,1	2,52	0,066	51,25
S(~DBB+CN)	3	60,7	3,17	0,047	54,24
S(~DBB+CBH)	3	60,8	3,27	0,045	54,34
S(~DBB+CBH+IFH)	4	60,9	3,31	0,044	52,04

Tabla 5.7. Resultado del proceso de promediado de modelos, donde se muestra el efecto de cada parámetro sobre la probabilidad de que un nido de Naranjero sea parasitado. Los parámetros estimados se encuentran centrados y estandarizados. DBB = distancia del nido al borde de bosque, IFH = índice de forma a nivel del hábitat, T^2 = momento de la temporada (cuadrático), CN = cobertura del nido, CBH = cobertura de bosque a nivel del hábitat. En negrita se destacan las variables cuyos intervalos de confianza no incluyeron al cero. En negrita se destacan las variables cuyos intervalos de confianza no incluyeron al cero.

Parámetro	Estimado	EE Incondicional	Intervalos de Confianza	Importancia Relativa
(Intercepto)	-0,883	0,491	(-1,862 ; 0,096)	
DBB	0,841	0,389	(0,060 ; 1,622)	1
IFH	0,284	0,411	(-0,531 ; 1,100)	0,54
T^2	-0,396	0,519	(-1,425 ; 0,634)	0,46
CN	-0,028	0,161	(-0,350 ; 0,294)	0,13
CBH	0,014	0,133	(-0,253 ; 0,282)	0,10

Del promediado de modelos se puede observar que la distancia al borde de bosque tuvo una importancia relativa de 1, es decir, estuvo presente en todos los modelos superiores del set, y es además la única variable para la cual sus intervalos de confianza no incluyeron al cero, por lo que es la única variable que estaría explicando la presencia/ausencia de parasitismo. Por lo tanto, para la distancia del nido al borde del bosque, si la misma aumenta en un desvío estándar, lo que corresponde a 8,6 m, la probabilidad de ser parasitado aumenta un 8,9% (Figura 5.8).

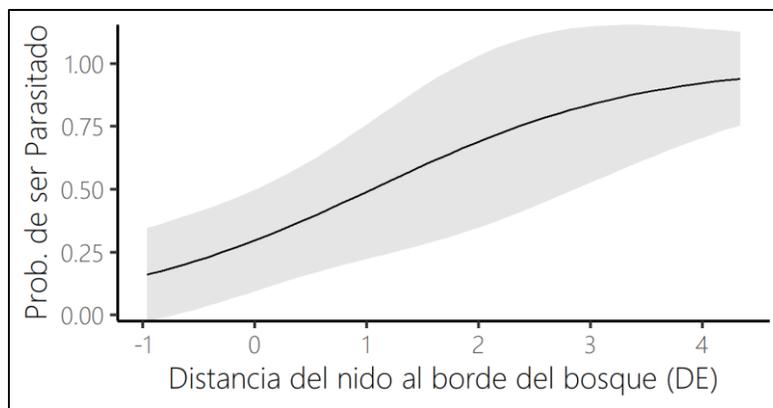


Figura 5.8. Probabilidad de que un nido de Naranjero sea parasitado en función de la distancia del nido al borde de bosque (línea negra, obtenida del promediado de modelos). La banda gris representa los intervalos de confianza del 95%. DE = desvío estándar. 1 unidad de DE = 8,6 m (Media = 9,5 m [DE = 0]).

DISCUSIÓN

Los resultados de este capítulo permiten describir las frecuencias de parasitismo natural del Tordo Renegrado en las cuatro especies estudiadas, además de evaluar el efecto sobre los principales parámetros reproductivos de las dos especies en donde éste adquirió relevancia. Por otro lado, también se analiza la relación entre las características físicas del hábitat y la probabilidad de parasitismo, aspecto que contribuye significativamente a entender el comportamiento parasitario de la especie.

Si bien existen registros de parasitismo para el Churrinche (Salvador y Bodrati 2014, Lowther 2018), a lo largo de tres años se monitorearon un total de 302 nidos y no se registró ningún evento de parasitismo, indicios de picaduras, o que los adultos de Churrinche hubiesen rechazado huevos de Tordo Renegrado. Esto podría deberse a que el Churrinche, al igual que otros tiránidos, defiende intensa y agresivamente su nido, aparentemente impidiendo que las hembras de Tordo Renegrado pongan sus huevos, y por ende los eventos de parasitismo podrían ser casos fortuitos y azarosos. Distinto fue el caso para el Fiofio Pico Corto, especie que pertenece a la misma familia, del cual se monitorearon un tercio de los nidos con respecto al Churrinche y se registraron dos eventos de parasitismo. Si bien es una especie que cuenta con escasos registros de parasitismo (Narosky y Salvador 1998, Salvador y Bodrati 2014), logró criar con éxito los pichones parásitos en ambas ocasiones (ver también el caso reportado por Salvador y Bodrati 2014). La eclosión tardía del huevo del hospedador generó una diferencia de tamaño entre los pichones y, por ende, una competencia dispar por el alimento entregado, razón por la que los pichones del hospedador no lograron sobrevivir (Payne y Payne 1998, Reboreda et al. 2003). Si bien solo fueron dos eventos aislados, el hecho de que la especie sea una hospedadora efectiva del Tordo Renegrado, es un dato en sí relevante, que lleva a suponer

un efecto desfavorable para la especie en un escenario hipotético de mayor frecuencia de parasitismo.

Para la Tacuarita Azul y el Naranjero el parasitismo adquirió mayor relevancia, ya que la cantidad de nidos parasitados fue mayor y, además, tuvo un efecto negativo (aunque a distintos niveles) sobre ambas. Debido a ello, los resultados para estas dos especies serán discutidos en forma particular.

Tacuarita Azul

El efecto negativo sobre la nidada fue notable, ya que afectó tanto a la supervivencia de huevos como el éxito de eclosión. El principal problema se debió a que la mayoría de los nidos parasitados fueron abandonados producto del aplastamiento de los huevos del hospedador por el huevo parásito en el proceso de puesta. Este fenómeno se ve facilitado por la fragilidad de los huevos de la Tacuarita Azul, como así también, por la dureza característica de los huevos de las especies del género *Molothrus* (Spaw y Rohwer 1987, Picman 1989, López et al. 2018). Esta situación ha sido registrada para otras especies de similar tamaño, como la Ratona Común (*Troglodytes aedon*, Kattan 1998, López et al. 2018) y la Viudita Blanca (*Fluvicola albiventer*, Cruz y Andrews 1997). Dados los antecedentes, el mismo escenario podría ocurrir para otras especies hospedadoras de tamaños similares.

La baja proporción con la que eclosionaron los huevos no aplastados del hospedador en los nidos parasitados, podría ser producto de una deficitaria incubación de los huevos por parte de los adultos, debido a que las diferencias en tamaño de los huevos pueden generar que la distribución del calor no sea homogénea (ver también Wiley 1985, Petit 1991). Generalmente, los huevos del hospedador quedaron depositados más en el fondo del nido en

relación a los del parásito, lo que hace que esos huevos no estén en contacto óptimo con el parche incubatriz de los adultos y, por lo tanto, la incubación sea deficiente (Wiley 1985, Petit 1991).

Otro aspecto negativo es que en solo el 10% de los nidos parasitados los pichones del hospedador abandonaron exitosamente el nido. Este escenario suele ser más negativo que la depredación, ya que en este caso la pareja puede no volver a nidificar al haber criado exitosamente al pichón parásito, cosa que no ocurriría de ser depredado el nido (Rothstein 1990, Reboreda et al. 2003). Si bien el efecto particular sobre la tasa de supervivencia diaria será discutido en detalle en el capítulo 6, dado que el parasitismo afecta negativamente el proceso de nidificación, principalmente durante la puesta e incubación de los huevos, se espera que la tasa de supervivencia diaria sea menor para los nidos parasitados y particularmente en el inicio del ciclo de nidificación. El parasitismo en la Tacuarita Azul fue la segunda causa (por detrás de la depredación) que alcanzó mayor fallo de nidos. Como se destacó previamente, la estrategia de este hospedador para responder a las altas tasas de depredación y parasitismo se basaría en la capacidad de la especie de llevar múltiples intentos reproductivos durante toda la temporada reproductiva (Atwood y Lerman 2006).

Naranjero

El parámetro reproductivo que se vio afectado fue la supervivencia de huevos y se debió a que generalmente las hembras parásitas aplastaron un huevo del hospedador al poner el propio y/o picaron huevos intencionalmente (Massoni y Reboreda 2002, Reboreda et al. 2003). A diferencia de lo que ocurre con la Tacuarita Azul, los nidos de Naranjero no fueron abandonados tras el evento de parasitismo y la presencia de huevos parásitos no interfirió con la incubación y posterior eclosión de los huevos del hospedador.

Los pichones parásitos nacidos en los nidos de Naranjero siempre lo hicieron en simultáneo con pichones del hospedador y nunca lograron sobrevivir. Esto podría deberse a que la dieta con la que los adultos de Naranjero alimentan a sus pichones es casi mayormente frugívora y, por lo tanto, no aporta los nutrientes necesarios que requiere el pichón de Tordo Renegrado para su desarrollo (especie que es mayormente insectívora, Fraga 2011). Durante el monitoreo de los nidos, se pudo registrar cómo luego de la eclosión los pichones parásitos se fueron debilitando a medida que pasaban los días, hasta el punto que se producía la muerte de los mismos. Resultados preliminares de recientes estudios en este hospedador (LNS, datos no publicados) indican que efectivamente los pichones de Tordo Renegrado estaban siendo alimentados, descartando así la hipótesis alternativa de que los adultos podían discriminar a los pichones parásitos y no alimentarlos. Este fenómeno de incompatibilidad del alimento para con el pichón parásito ha sido reportado para otras especies cuyas dietas no son principalmente insectívoras, como es el caso del Jilguero Dorado (*Sicalis flaveola*, Mason 1986), el Misto (*Sicalis luteola*, Salvador 1983, Mason 1986) y el Cabecitanegra Común (*Spinus magellanicus*, Mason 1986).

Variables Ambientales

Con respecto a cómo las características del ambiente pueden influenciar la frecuencia de parasitismo, los resultados obtenidos permiten principalmente dar una mirada inicial al efecto que podría tener una continua pérdida del bosque nativo. Para la Tacuarita Azul, de la cual se monitorearon una mayor cantidad de nidos, hubo dos variables del hábitat que influenciaron la probabilidad de que un nido fuese parasitado. Mientras menor fue la cobertura de bosque a nivel del hábitat, la probabilidad de que un nido fuese parasitado aumentó (ver también Robinson et al. 1995a, Hochachka et al. 1999, Chace et al. 2005). Si a esto se le suma el hecho

de que la variable índice de forma a nivel del hábitat fue la segunda en importancia relativa para el promediado de modelos en ambas especies (ver tablas 5.5 y 5.7), en conjunto apoyan la premisa de que mientras más pequeño y fragmentado se encuentre el bosque, mayor será la posibilidad de que un nido sea parasitado (Robinson et al. 1995a, Hochachka et al. 1999, Chace et al. 2005). Dichas características de configuración espacial promueven la abundancia de *Molothrus*, ya que tienen la particularidad de utilizar sitios abiertos para alimentarse (prefiriendo sitios modificados o donde hay ganado, escenario presente en el sitio de estudio) y los fragmentos de bosque para parasitar nidos (Chace et al. 2005). El bosque, debido a su mayor complejidad vertical, permite que haya mayor cantidad de especies para ser parasitadas y mayor disponibilidad de perchas desde donde buscar nidos activos (Chace et al. 2005).

Los nidos con mayor probabilidad a ser parasitados fueron los que se encontraron más lejos del borde del bosque, resultado que fue contrario al esperado (Thompson et al. 2000, Chace et al. 2005). En este sentido, la disposición natural del Talar en cordones separados por una matriz de pastizal, no favorecería la generación del gradiente necesario entre el borde de bosque y el interior para que aparezcan las diferencias esperadas en la intensidad de parasitismo de cría (Donovan et al. 1997, Chace et al. 2005). A su vez, la preferencia de *Molothrus* por el borde de bosque citada por Chace et al. (2005) suele aparecer a escalas mayores de análisis que el presente estudio no logra reflejar. Sin embargo, estos resultados están en sintonía con lo que propuso Donovan et al. (1997) que destacó que al no existir el efecto de borde, el patrón inverso puede darse, ya que dado el tamaño de los remanentes de bosque, el Tordo Renegrado preferiría moverse por las zonas interiores de los mismos.

General

Como ha sido demostrado a partir de las conclusiones obtenidas por múltiples estudios (Rothstein 1990, Reboreda et al. 2003, Chace et al. 2005), el efecto que el parasitismo de cría del Tordo Renegrado puede tener sobre las especies que parasita es muy variado, lo que es en parte posible por la gran cantidad de hospedadores que parasita (Donovan et al. 1997, Chace et al. 2005). Los resultados obtenidos con respecto a las características del bosque reflejan la escala a la que estaría respondiendo el Tordo Renegrado. Todas las variables correspondieron a escalas mayores que las del árbol nido (Donovan et al. 1997, Ortega et al. 2002, Chace et al. 2005), lo que podría implicar que usan el comportamiento de los hospedadores para encontrar sus nidos y no la búsqueda del nido en sí mismo (Chace et al. 2005), aunque estos resultados no son concluyentes (ver también Ortega et al. 2002, Chace et al. 2005, Fiorini et al. 2009, Svagelj et al. 2009, Fiorini et al. 2012).

El efecto que el parasitismo tendrá sobre cada especie en particular dependerá de una serie de factores e interacciones. En este sentido los factores que se destacan como importantes en este capítulo son el tamaño del hospedador (y por ende el tamaño y fragilidad de sus huevos) y la compatibilidad de la dieta entre pichón parásito y hospedador (Mason 1986, Rothstein 1990, Chace et al. 2005). El hecho de haber seleccionado un grupo de aves con distintas características, permitió mostrar la variabilidad de algunos de los factores nombrados en el efecto que el parasitismo de cría puede tener sobre las diferentes especies. En este sentido, los resultados obtenidos reflejaron en buena medida el espectro de posibilidades. Desde especies que no se vieron perjudicadas como el caso del Churrinche, dos eventos aislados de parasitismo para el Fiofío Pico Corto, al efecto negativo sobre la supervivencia de huevos del Naranjero y el efecto negativo sobre la supervivencia de huevos y el éxito de eclosión

en la Tacuarita Azul. Finalmente se destaca la asociación que surgió entre la cobertura de bosque a nivel del hábitat y la probabilidad de parasitismo para la Tacuarita Azul. Lo que refuerza la importancia de conservar bosques con buena cobertura, evitando los pequeños fragmentos, ya que como se demostró, afecta las interacciones entre las especies.

CAPÍTULO 6

SUPERVIVENCIA DE NIDOS

RESUMEN

Las características físicas del hábitat, las variables climáticas y las interacciones con otros organismos pueden influenciar la supervivencia de nidos. Por esta razón, el objetivo del presente capítulo es determinar cómo un conjunto de variables afectan a la supervivencia de nidos, considerando especialmente la supervivencia de nidos ajustada por depredación. Los valores de supervivencia de nidos fueron distintos para las especies estudiadas. Para el Naranjero y la Tacuarita Azul fueron los más bajos (~21% y 19%, respectivamente) y se encuentran dentro del rango de los menores valores de supervivencia registrados para paseriformes de nido abierto en bosques templados del hemisferio sur. Para el Churrinche la supervivencia de nidos fue de ~33% y para el Fiofío Pico Corto fue de ~40%, valores que se encuentran en el rango de valores superiores para paseriformes del Neotrópico. Para la Tacuarita Azul se encontró que el parasitismo de cría y la edad del nido tuvieron un efecto sobre la tasa de supervivencia diaria. Para el Naranjero, la tasa de supervivencia diaria disminuyó con la temporada reproductiva y con el aumento de la cobertura de bosque en el territorio. Para el Fiofío Pico Corto se encontró un efecto significativo sobre la tasa de supervivencia diaria considerando la depredación como única causa de fallo, en donde la misma se vio influenciada por la edad del nido, alcanzando su mayor valor hacia el final de la incubación y sus menores valores al inicio y al final del intento reproductivo. La falta de mayores asociaciones entre las variables consideradas puede ser producto de la complejidad del sistema, pero los resultados obtenidos plantean un camino para investigaciones futuras en la temática.

INTRODUCCIÓN

El éxito reproductivo de las aves puede ser caracterizado por distintos parámetros reproductivos tales como supervivencia de huevos, éxito de eclosión, supervivencia de pichones, supervivencia de nidos, éxito reproductivo anual o éxito aparente (Lack 1954, Ricklefs 1969, Murray 2000). La supervivencia de nidos, que se define como la probabilidad de que un nido sea exitoso, es decir, que produzca al menos un volantón (Dinsmore et al. 2002) es un componente del éxito reproductivo esencial para el modelado demográfico y para evaluar estrategias de manejo (Armstrong 2002, Jhele et al 2004). En el presente estudio la supervivencia de nidos estará basada en función del cálculo de la tasa de supervivencia diaria, parámetro que presenta una serie de beneficios en relación a la supervivencia y/o éxito aparente (ver más adelante).

Las características ambientales, climáticas, del hábitat y las interacciones con otros organismos pueden influenciar la supervivencia de nidos (Rolstad 1991, Thompson et al. 2002, Stephens et al. 2003, Tewksbury et al. 2006). Entre las principales variables que afectan la supervivencia de nidos, se destacan la cobertura de vegetación y su configuración espacial, medidas a diferentes escalas (Alonso et al. 1991, Martin 1992, Norment 1993, Gregg et al. 1994, Hoover 1995, Howlett y Stutchbury 1996, Weidinger 2002, Kerns et al. 2010, Segura et al. 2012, Segura y Reboreda 2012a), presencia de ectoparásitos en los pichones (Rabuffetti y Reboreda 2007, Segura y Reboreda 2011), eventos de parasitismo interespecífico de cría (Robinson 1992, Thompson et al. 2002), cambios y procesos durante el ciclo de nidificación (i.e. medido como la edad del nido y el cambio conductual de los adultos a lo largo del ciclo, Skutch 1949, Martin et al. 2000, Segura y Reboreda 2012a) y el momento de la temporada reproductiva (Perrins 1970, Grant et al. 2005, Segura y Reboreda 2012a). Debido la gran

cantidad de variables que pueden tener efecto sobre la supervivencia de nidos, sumado al hecho de que ciertas variables pueden tener efectos interactivos con otras variables explicativas, y a que cada especie responde de manera particular a todas ellas, es que se optó por un enfoque de múltiples escalas para el análisis de los datos.

La información disponible sobre supervivencia de nidos de aves en regiones templadas del Neotrópico es escasa si se la compara con la disponible para las especies del hemisferio norte (Lazo y Anabalón 1991, Mezquida y Marone 2001a, Astié y Reboreda 2006, Delhey et al. 2010.), y más aún para los talaes bonaerenses (Mermoz y Reboreda 1998, De Mársico y Reboreda 2010, Segura y Reboreda 2011, Segura y Reboreda 2012a). El objetivo del presente capítulo es determinar el efecto de un conjunto de variables explicativas sobre la supervivencia de nidos general y también sobre la supervivencia de nidos considerando únicamente la depredación como única causa de fallo. Teniendo esto en cuenta, de manera general, se consideran las hipótesis planteadas en el marco general de la tesis (ver capítulo 1) y en particular, se pondrá especial atención en las hipótesis desarrolladas en la Tabla 6.1. Además, debido a que la mayor causa de fracaso de nidos en la mayoría de las aves es la depredación (Schmidt y Whelan 1999, Chalfoun et al. 2002, Tewskbury et al. 2006, Segura y Reboreda 2012a), será particularmente considerada en este capítulo.

MÉTODOS

Obtención de datos

Para este apartado no se consideraron los nidos en donde no se supo el destino final, los nidos cuyo intervalo entre la última y anteúltima visita fue mayor a cinco días, los nidos que fueron abandonados producto de un error cometido durante la manipulación y los nidos en donde no se pudo determinar su edad (ver capítulo 2 para la determinación de la edad del nido). Se utilizaron un total de 515 nidos a lo largo de las tres temporadas reproductivas considerando todas las especies en conjunto (2015-2018). Para todos los nidos se registraron las siguientes fechas, las cuales son necesarias para el cálculo de la tasa de supervivencia diaria (TSD, ver más adelante): a) fecha de puesta del primer huevo (= fecha de inicio), b) fecha en que el nido fue visto activo por última vez, c) fecha de la última visita al nido (en la que se constató el destino final del nido) (Dinsmore et al. 2002). Además se consideraron los siguientes supuestos: la determinación de la edad de los nidos es correcta y las tasas de supervivencia diarias son homogéneas (Dinsmore et al. 2002, Schaffer 2004, Dinsmore y Dinsmore 2007).

Análisis de los datos

El análisis de supervivencia está basado en el cálculo de la tasa de supervivencia diaria (TSD). Este concepto fue propuesto por Mayfield (1975), en contrapropuesta a la utilización del éxito aparente para dar cuenta del éxito reproductivo de las aves, el cual sobreestima los nidos exitosos (ya que la probabilidad de encontrar un nido exitoso es mayor que la de encontrar un nido que fracasó, y por lo tanto este último no será incluido en la muestra; Jehle et al. 2004, Rotella et al. 2004). En este sentido, Mayfield desarrolló un método para estimar la supervivencia de un nido a partir de elevar la tasa de supervivencia diaria a una potencia igual

al número de días de exposición del nido ((TSD)ⁿ, $n =$ días de exposición del nido). El método de Mayfield considera que la supervivencia diaria es constante a lo largo del tiempo, lo que implica que para cumplir con esa condición los datos deban ser particionados en sub grupos (i.e. período de incubación, período de pichones) lo que reduce el tamaño de muestra y por lo tanto puede limitar el número de variables explicativas que se pueden analizar simultáneamente (Dinsmore et al. 2002, Jehle et al. 2004, Rotella et al. 2004). Como alternativa a este método aparecieron los modelos de supervivencia de nidos (Dinsmore et al. 2002, Shaffer et al. 2004), los cuales permiten flexibilidad entre los intervalos de visita y no requieren considerar una fecha exacta para la pérdida de nidos. El software Mark (White y Burnham 1999) es un ejemplo de ello, el cual permite analizar cómo y en qué grado afectan a la supervivencia de nidos distintas variables explicativas, utiliza una regresión logística con función de conexión predefinida logit (aunque pueden utilizarse otras) y aplica el enfoque de la teoría de la información de Akaike para la selección de los modelos (Burnham y Anderson 2002, Dinsmore et al. 2002, Jehle et al. 2004, Rotella et al. 2004). Una alternativa al software Mark es la propuesta por Schaffer (2004), denominado modelo logístico-expositivo, el cual se diferencia del modelo logístico tradicional, por incorporar un componente a la función de enlace del modelo (logit), el cual considera el período de exposición del nido. Este enfoque tiene además el beneficio de que al ser un modelo lineal general puede ser implementado con cualquier software de modelos lineales generales que acepte funciones de conexión definidas por el usuario, como es el caso del software R. Por lo tanto, este modelo logístico-expositivo (Schaffer 2004) es el enfoque que se optó por utilizar en los análisis de este capítulo.

La TSD se modeló en relación a un conjunto de variables explicativas temporales y ambientales que *a priori* se espera que podrían influenciar la supervivencia de los nidos de las

especies bajo estudio (Tabla 6.1). Los distintos modelos fueron generados en base a lo que se determinó como biológicamente relevante, implicando una explicación plausible para la supervivencia de los nidos. Para dicho modelado se consideraron dos sets de datos diferentes, con el fin de explorar dos objetivos particulares. Por un lado se consideró un set general, el cual incluye todas las causas de fallo registradas y las variables explicativas asociadas a ella, con el fin de ver cómo se ve afectada la TSD en el sitio de estudio. Luego se realizó un subconjunto donde se incluyeron únicamente los nidos exitosos y los que tuvieron como causa de fallo la depredación, con el objetivo de explorar el efecto sobre la TSD de las variables explicativas asociadas específicamente a la depredación. Los intentos de renidificación fueron incluidos como efecto aleatorio. Cabe destacar que el conjunto de modelos generados para cada especie no fue igual, ya que los mismos se definieron de acuerdo a las particularidades de cada una y al set de datos disponible (ver apartado ‘Marco conceptual del análisis de datos’ del capítulo 2 para más detalles). Previo a la generación del set de modelos candidatos para cada especie se realizó un análisis de correlación, solo se destacarán en los resultados aquellos casos en los que el coeficiente de correlación fue mayor a 0,7, en cuyo caso se hará explícito cuál de las variables se eliminó (Dormann et al. 2013).

Tabla 6.1. Variables explicativas e hipótesis asociadas que fueron utilizadas para construir los sets de modelos candidatos para evaluar la influencia que tienen sobre la tasa de supervivencia diaria (TSD) de los nidos.

Nombre (abreviación)	Tipo de Variable	Hipótesis
Momento de la Temporada (lineal = T y cuadrática = T ²)	Temporal. Numérica discreta (días julianos)	A medida que avanza la temporada reproductiva disminuye la tasa de supervivencia de los nidos, debido al aumento de la abundancia y movimiento de los depredadores (ver capítulo 1, Grant et al. 2005, Segura y Rebores 2012a) y del parasitismo de <i>Philornis</i> (ver capítulo 4).

Edad del nido (lineal = EN y cuadrática = EN ²)	Temporal. Numérica discreta (días julianos)	La TSD es mayor en el período de incubación, ya que la actividad de los adultos es menor en las cercanías del nido y por lo tanto el nido es más difícil de localizar para los depredadores (Skutch 1949, Martin et al. 2000, Grant et al. 2005, Kerns et al. 2010) y además, el nido todavía no puede ser afectado por moscas ectoparásitas (ver capítulo 4).
Parasitismo de cría (PT)	Ambiente. Binaria.	El parasitismo de cría disminuye la TSD, ya que el mismo genera roturas de huevos del hospedador, competencia del pichón parásito con los pichones hospedadores y abandono de nido (ver capítulo 5).
Ectoparasitismo de <i>Philornis</i> (Ph)	Ambiente. Binaria.	El ectoparasitismo de <i>Philornis</i> disminuye la TSD, ya que produce deficiencias de crecimiento en los pichones y a intensidades medias y/o elevadas produce la muerte de los mismos (ver capítulo 4).
Monitoreo (M)	Antrópica. Binaria.	La supervivencia del nido no se ve afectada por el monitoreo del mismo (obs. pers., Ortega et al. 1997, Weidinger 2008).
Cobertura del nido (CN)	Árbol nido. Numérica continua (m)	La mayor cantidad de vegetación alrededor del nido favorece el ocultamiento del nido frente a los depredadores y el parasitismo de cría (ver capítulo 1, Alonso et al. 1991, Martin 1992, Segura et al. 2012), y por ende, la TSD es mayor.
Altura del nido (AN)	Árbol nido. Numérica continua (m)	La TSD es mayor en los nidos con menor altura, ya que ello dificulta el acceso para los depredadores aéreos, los que se consideran más abundantes en estos bosques (Segura, datos no publicados, Menezes y Marini 2017).
Altura del árbol nido (AA)	Árbol nido. Numérica continua (m)	La TSD es mayor en los árboles nido con mayor altura, ya que ello dificulta el acceso para los depredadores aéreos (Segura, datos no publicados, Menezes y Marini 2017).
Distancia del nido al borde de la copa (DNC)	Árbol nido. Numérica continua (m)	Los nidos que se encuentren más alejados del borde de la copa, estarán más ocultos para los depredadores visuales (especialmente los depredadores aéreos) y, por lo tanto, la TSD será mayor.
Orientación (O)	Árbol nido. Numérica continua (cos(grados))	La orientación influye en la TSD, debido a como los factores climáticos impactan sobre el mismo.
Cobertura de bosque en el territorio (CBT)	Territorio. Numérica continua (m ²)	La TSD es mayor a mayor cobertura de bosque hay en el territorio, ya que dificulta el encuentro del nido para los depredadores (Chalfoun et al. 2002, Thompson et al. 2002) y las hembras parásitas del Tordo Renegrido (Robinson 1992, Thompson et al. 2002).
Índice de Forma (IFT)	Territorio. Numérica continua	Mientras mayor sea el valor del Índice de forma menor es la TSD, ya que a mayor valor, mayor complejidad de los fragmentos de bosque, lo que implica menor cantidad de zona núcleo en los fragmentos de bosque, dificultando el encuentro del nido para los depredadores (Chalfoun et al. 2002, Thompson et al. 2002) y las hembras parásitas del Tordo Renegrido (Robinson 1992, Thompson et al. 2002).
Cobertura de bosque a nivel del hábitat (CBH)	Hábitat. Numérica continua (m ²)	La TSD es mayor a mayor cobertura de bosque en el hábitat, ya que dificulta el encuentro del nido para los depredadores (Chalfoun et al. 2002, Thompson et al. 2002) y las hembras parásitas del Tordo Renegrido (Robinson 1992, Thompson et al. 2002).

Índice de Forma a nivel del hábitat (IFH)	Hábitat. Numérica continua	Mientras mayor sea el valor del Índice de forma a nivel del hábitat, menor será la TSD, ya que las zonas de contacto entre bosque y pastizal serán mayores, lo que promueve una mayor presencia de depredadores (ver capítulo 1).
Distancia del nido al borde de bosque (DBB)	Hábitat. Numérica continua	Mientras menor sea la distancia al borde del bosque menor es la TSD, ya que el nido está más expuesto a ser encontrado por depredadores visuales, las hembras de Tordo Renegrido y los factores climáticos adversos (ver capítulo 1).

RESULTADOS

Los resultados de supervivencia de nidos se presentan de forma particular para cada especie, considerando primero el set general y luego el subconjunto específico para depredación.

Tacuarita Azul

Para la supervivencia de nidos general se utilizaron un total de 158 nidos, totalizando 746 períodos de exposición (la duración del período de exposición varió de 1 a 12 días, con una media de $2,81 \pm 1,85$ días). La TSD para los nidos fue de $0,950 \pm 0,09$, siendo la probabilidad acumulada de supervivencia a lo largo del ciclo reproductivo de 21,3%.

El proceso de generación de modelos dio un total de 37 modelos candidatos (incluido el modelo nulo). El set de modelos fue ordenado según sus valores de AIC_c y se presentan únicamente los mejores modelos del mismo en la Tabla 6.2. El mejor modelo incluyó el efecto aditivo del parasitismo interespecífico de cría y la edad del nido (cuadrática), con un $w_i = 0,93$ y con un ΔAIC_c con respecto al segundo mejor modelo de 6,91. En este sentido, la relación de evidencia del mejor modelo con respecto al segundo ($w_i = 0,029$) es de 32,1, es decir, que la evidencia para el mejor modelo es 32 veces más fuerte que para el segundo (Tabla 6.2). El mejor modelo sugiere que los nidos parasitados presentan menor TSD, y que la TSD es menor

en nidos en puesta e incubación temprana, luego aumenta próxima a la eclosión de los huevos y desciende nuevamente en el período de pichones ($\beta EN^2 = -0,447 \pm 0,12$ en escala logit, 95% CI = -0,692, -0,203; $\beta PT = -0,746 \pm 0,24$ en escala logit, 95% CI = -1,236, -0,265; Figura 6.1).

Tabla 6.2. Fragmento del set de modelos candidatos general para la Tacuarita Azul. K = número de parámetros en el modelo, AIC_c = Criterio de Información de Akaike para pequeñas muestras, ΔAIC_c = diferencia de AIC_c entre cada modelo y el mejor modelo, w_i = Peso de Akaike, Deviancia = diferencia entre cada modelo y el modelo saturado en $-2 \log$ likelihood. PT = parasitismo interespecifico de cría, EN^2 = edad del nido (cuadrática), T^2 = momento de la temporada (cuadrática), EN = edad del nido (lineal), CBT = cobertura de bosque a nivel del territorio, IFH = índice de forma a nivel del hábitat. En negrita se destaca el modelo que sumó más del 90% del w_i .

Modelo	K	AIC_c	ΔAIC_c	w_i	Deviancia
S($\sim PT+EN^2$)	4	623,2	0,00	0,931	615,12
S($\sim EN^2$)	3	630,1	6,91	0,029	624,06
S($\sim EN^2+T^2$)	4	631,9	8,68	0,012	623,80
S($\sim EN+PT+CBT+IFH$)	6	633,3	10,14	0,006	621,20

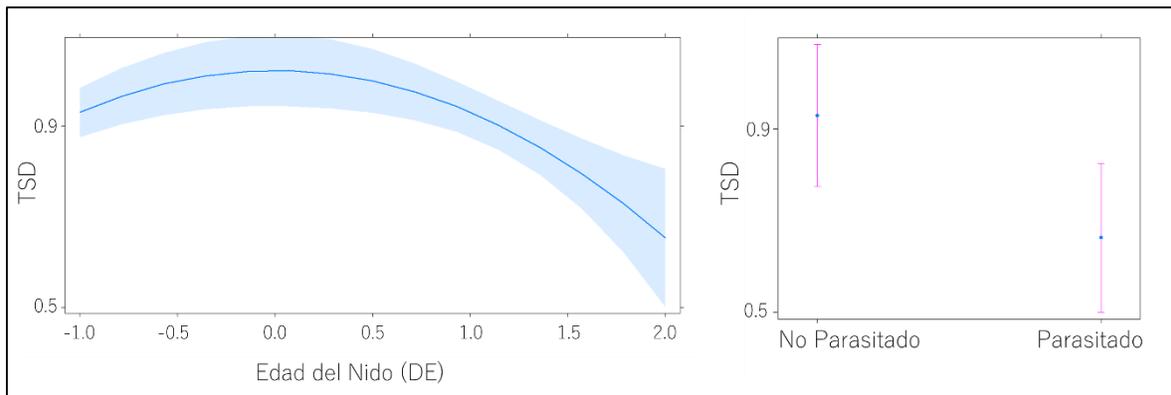


Figura 6.1. Valores de tasa de supervivencia diaria (TSD) predichos para la Tacuarita Azul en función del mejor modelo del set el cual incluyó la edad del nido (cuadrática) y la ocurrencia de un evento de parasitismo interespecifico de cría (línea azul). La banda celeste representa los intervalos de confianza del 95%. DE = desvío estándar. 1 unidad de DE para la Edad del Nido = ~ 9 días. Media de Edad del Nido = 13,8 días (DE = 0).

Para la supervivencia de nidos ajustada por depredación se utilizaron un total de 104 nidos, totalizando 574 períodos de exposición (la duración del período de exposición varió de 1 a 12 días, con una media de $2,86 \pm 1,89$). El proceso de generación de modelos dio un total de 26 modelos candidatos (incluido el modelo nulo). El set de modelos fue ordenado según sus valores de AIC_c y se presentan los modelos que quedaron por encima del modelo nulo en la Tabla 6.3. Debido a que el mejor modelo dentro del set de modelos candidatos no tuvo un w_i mayor a 0,9 se realizó el promediado de modelos, pero el mismo incluyó al modelo nulo, por lo tanto ninguna de las variables explicativas tiene un efecto significativo sobre la TSD.

Tabla 6.3. Fragmento del set de modelos candidatos ajustado por depredación para la Tacuarita Azul. K = número de parámetros en el modelo, AIC_c = Criterio de Información de Akaike para pequeñas muestras, ΔAIC_c = diferencia de AIC_c entre cada modelo y el mejor modelo, w_i = Peso de Akaike, Deviancia = diferencia entre cada modelo y el modelo saturado en $-2 \log$ likelihood. AA = altura del árbol nido, EN^2 = edad del nido (cuadrática), T^2 = momento de la temporada (cuadrática), CBT = cobertura de bosque a nivel del territorio, AN = altura del nido, $S(\sim)$ = modelo nulo.

Modelo	K	AIC_c	ΔAIC_c	w_i	Deviancia
$S(\sim AA)$	3	362,6	0,00	0,103	356,54
$S(\sim EN^2 + T^2)$	4	362,6	0,02	0,102	354,53
$S(\sim EN^2)$	3	362,8	0,23	0,091	356,77
$S(\sim CBT)$	3	363,3	0,70	0,072	357,23
$S(\sim AN)$	3	363,4	0,86	0,067	357,40
$S(\sim)$	2	363,5	0,94	0,064	359,49

Churrinche

Para la supervivencia de nidos general se utilizaron un total de 240 nidos, totalizando 1302 períodos de exposición (la duración del período de exposición varió de 1 a 20 días, con una

media de $3,18 \pm 2,02$ días). La TSD para los nidos fue de $0,963 \pm 0,09$, siendo la probabilidad acumulada de supervivencia a lo largo del ciclo reproductivo de 33,3%.

El proceso de generación de modelos dio un total de 32 modelos candidatos (incluido el modelo nulo). El set de modelos fue ordenado según sus valores de AIC_c y se presentan los modelos que sumaron el 90% del w_i en la Tabla 6.4. Debido a que el mejor modelo dentro del set de modelos candidatos no tuvo un w_i mayor a 0,9 se realizó el promediado de modelos (Tabla 6.5). Los modelos que sumaron el 90% del w_i incluyeron las variables momento de la temporada (lineal y cuadrática), edad del nido (lineal y cuadrática), índice de forma a nivel del territorio y la presencia de *Philornis*.

Tabla 6.4. Fragmento del set de modelos candidatos general para el Churrinche. K = número de parámetros en el modelo, AIC_c = Criterio de Información de Akaike para pequeñas muestras, ΔAIC_c = diferencia de AIC_c entre cada modelo y el mejor modelo, w_i = Peso de Akaike, Deviancia = diferencia entre cada modelo y el modelo saturado en $-2 \log$ likelihood. T = momento de la temporada (lineal), EN = edad del nido (lineal), IFT = índice de forma a nivel del territorio, Ph = parasitismo de *Philornis*, EN^2 = edad del nido (cuadrática), T^2 = momento de la temporada (cuadrática).

Modelo	K	AIC_c	ΔAIC_c	w_i	Deviancia
S($\sim T+EN$)	4	990,2	0,00	0,214	982,17
S($\sim T+EN+IFT$)	5	990,4	0,19	0,194	980,35
S($\sim T+EN+IFT+Ph$)	6	990,5	0,31	0,183	978,45
S($\sim EN^2$)	3	990,8	0,56	0,162	984,74
S($\sim T^2+EN^2$)	4	992,3	2,12	0,074	984,29
S($\sim T$)	3	993	2,78	0,053	986,96

Del promediado de modelos se puede observar que el momento de la temporada (lineal) fue el que tuvo mayor importancia relativa, mostrando una tendencia de que a medida que la misma avanza disminuye la TSD. Sin embargo, sus intervalos de confianza incluyeron al

cero, por lo tanto, dado el set de datos y el conjunto de modelos, ninguna de las variables consideradas influyó la TSD.

Tabla 6.5. Resultado del proceso de promediado de modelos para el Churrinche, donde se muestra el efecto de cada parámetro sobre la tasa de supervivencia diaria. Los parámetros estimados se encuentran centrados y estandarizados. T = momento de la temporada (lineal), EN = edad del nido (lineal), IFT = índice de forma a nivel del territorio, Ph = parasitismo de *Philornis*, EN² = edad del nido (cuadrática), T² = momento de la temporada (cuadrática).

Parámetro	Estimado	EE Incondicional	Intervalos de Confianza	Importancia Relativa
(Intercepto)	3,372	0,164	(3,050; 3,694)	
T	-0,172	0,134	(-0,435; 0,091)	0,73
EN	-0,156	0,138	(-0,428 ; 0,115)	0,67
IFT	-0,057	0,090	(-0,233 ; 0,119)	0,43
Ph	0,071	0,181	(-0,284 ; 0,427)	0,21
EN ²	-0,080	0,139	(-0,352 ; 0,192)	0,27
T ²	-0,005	0,030	(-0,059 ; 0,050)	0,08

Para la supervivencia de nidos ajustada por depredación se utilizaron un total de 205 nidos, totalizando 1131 períodos de exposición (la duración del período de exposición varió de 1 a 20 días, con una media de $3,16 \pm 2,01$ días). El proceso de generación de modelos dio un total de 29 modelos candidatos (incluido el modelo nulo). El set de modelos fue ordenado según sus valores de AIC_c y se presentan los modelos que quedaron por encima del modelo nulo en la Tabla 6.6. El mejor modelo del set de modelos candidatos fue el modelo que contuvo el efecto aditivo del momento de la temporada (lineal) y la altura del nido, con un $w_i = 0,19$ y un ΔAIC_c con respecto al segundo mejor modelo de 1,06. Debido a que el mejor modelo dentro del set de modelos candidatos no tuvo un w_i mayor a 0,9 se realizó el promediado de modelos,

sin embargo, el promediado incluyó al modelo nulo, por lo tanto ninguna de las variables explicativas tuvo un efecto sobre la TSD dado el set de datos y el conjunto de modelos.

Tabla 6.6. Fragmento del set de modelos candidatos ajustado por depredación para el Churrinche. K = número de parámetros en el modelo, AIC_c = Criterio de Información de Akaike para pequeñas muestras, ΔAIC_c = diferencia de AIC_c entre cada modelo y el mejor modelo, w_i = Peso de Akaike, Deviancia = diferencia entre cada modelo y el modelo saturado en $-2 \log$ likelihood. T = momento de la temporada (lineal), AN = altura del nido, IFT = índice de forma a nivel del territorio, EN^2 = edad del nido (cuadrática), T^2 = momento de la temporada (cuadrática), EN = edad del nido (lineal), CBT = cobertura de bosque a nivel del territorio, $S(\sim)$ = modelo nulo.

Modelo	K	AIC_c	ΔAIC_c	w_i	Deviancia
$S(\sim T+AN)$	4	781,8	0,00	0,186	773,79
$S(\sim T+IFT)$	4	782,9	1,06	0,109	774,85
$S(\sim T)$	3	783,0	1,18	0,103	776,99
$S(\sim EN^2)$	3	783,1	1,27	0,098	777,08
$S(\sim T^2+EN^2)$	4	784,2	2,40	0,056	776,19
$S(\sim T+EN)$	4	784,5	2,70	0,048	776,49
$S(\sim AN)$	3	784,6	2,79	0,046	778,59
$S(\sim CBT+IFT)$	4	785,0	3,20	0,038	776,99
$S(\sim IFT)$	3	785,1	3,25	0,037	779,06
$S(\sim CBT)$	3	785,4	3,60	0,031	779,41
$S(\sim)$	2	785,7	3,88	0,027	781,69

Naranjero

Para la supervivencia de nidos general se utilizaron un total de 51 nidos, totalizando 205 períodos de exposición (la duración del período de exposición varió de 1 a 10 días, con una media de $2,81 \pm 1,71$ días). La TSD para los nidos fue de $0,938 \pm 0,18$, siendo la probabilidad acumulada de supervivencia a lo largo del ciclo reproductivo de 19%.

El análisis de correlación previo a la generación del set de modelos candidatos mostró una correlación significativa entre la altura del árbol y la altura del nido, por lo que se decidió descartar la altura del árbol. El proceso de generación de modelos dio un total de 35 modelos candidatos (incluido el modelo nulo). El set de modelos fue ordenado según sus valores de AIC_c y se presentan los modelos que sumaron el 90% del w_i en la Tabla 6.7. Debido a que el mejor modelo dentro del set de modelos candidatos no tuvo un w_i mayor a 0,9 se procedió a realizar el promediado de modelos (Tabla 6.8). Los modelos que sumaron el 90% del w_i incluyeron las variables momento de la temporada (cuadrática), cobertura de bosque en el territorio, altura del nido y la presencia de *Philornis*.

Tabla 6.7. Fragmento del set de modelos candidatos general que incluye a los modelos que suman el 90% del w_i para el Naranjero. K = número de parámetros en el modelo, AIC_c = Criterio de Información de Akaike para pequeñas muestras, ΔAIC_c = diferencia de AIC_c entre cada modelo y el mejor modelo, w_i = Peso de Akaike, Deviancia = diferencia entre cada modelo y el modelo saturado en $-2 \log$ likelihood. T^2 = momento de la temporada (cuadrática), CBT = cobertura de bosque a nivel del territorio, AN = altura del nido, Ph = parasitismo de *Philornis*.

Modelo	K	AIC_c	ΔAIC_c	w_i	Deviancia
S($\sim T^2$ +CBT)	4	163,1	0,00	0,428	154,92
S($\sim T^2$ +CBT+AN+Ph)	6	164,1	1,02	0,257	151,72
S($\sim T^2$ +CBT+AN)	5	165,2	2,07	0,152	154,89
S($\sim T^2$)	3	168,4	5,28	0,031	162,29
S($\sim T^2$ +Ph)	4	169,2	6,03	0,021	160,95

Tabla 6.8. Resultado del proceso de promediado de modelos para el Naranjero, donde se muestra el efecto de cada parámetro sobre la tasa de supervivencia diaria. Los parámetros estimados se encuentran centrados y estandarizados. T^2 = momento de la temporada (cuadrática), CBT = cobertura de bosque a nivel del territorio, AN = altura del nido, Ph = parasitismo de *Philornis*. En negrita se destacan las variables cuyos intervalos de confianza no incluyeron al cero.

Parámetro	Estimado	EE Incondicional	Intervalos de Confianza	Importancia Relativa
(Intercepto)	3,166	0,267	(2,639; 3,692)	
T^2	-0,348	0,124	(-0,593; -0,103)	1
CBT	-0,459	0,208	(-0,869 ; -0,050)	0,94
AN	-0,029	0,146	(-0,317 ; 0,259)	0,46
Ph	0,251	0,466	(-0,665 ; 1,166)	0,31

Del promediado de modelos se puede observar que los intervalos de confianza de las dos variables con mayor importancia relativa no incluyeron al cero, por lo tanto, dado el set de datos y el conjunto de modelos la TSD es menor al inicio de la temporada reproductiva, luego aumenta hacia fines de noviembre para finalmente descender paulatinamente hasta el final de la temporada reproductiva y a medida que aumenta la cobertura de bosque en el territorio (Figura 6.2).

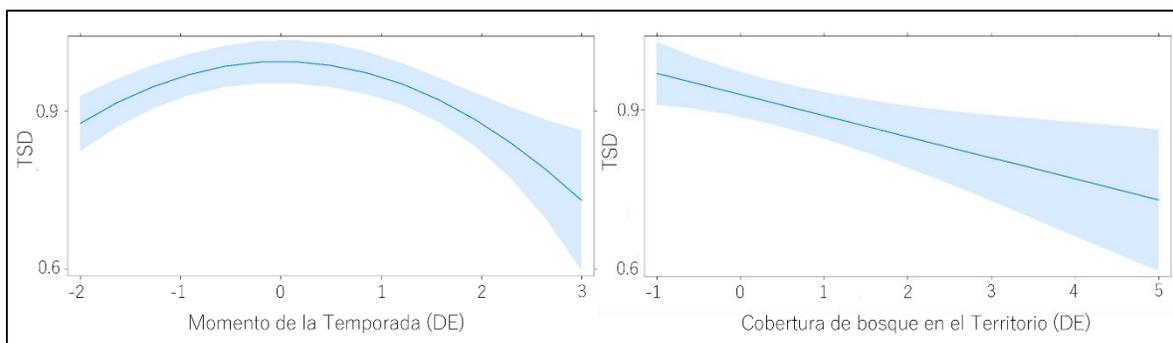


Figura 6.2. Valores de tasa de supervivencia diaria (TSD) predichos para el Naranjero en función del mejor modelo del set, el cual incluyó el momento de la temporada (cuadrático) y la cobertura de bosque en el territorio (línea azul). La banda celeste representa los intervalos de confianza del 95%. DE = desvío estándar. 1 unidad de DE para el Momento de la Temporada = 24,8 días (Media = ~68 días [DE = 0]). 1 unidad de DE para la Cobertura de bosque en el Territorio = ~2744 m² (Media = ~6000 m² [DE = 0]).

Para la supervivencia de nidos ajustada por depredación se utilizaron un total de 35 nidos, totalizando 151 períodos de exposición (la duración del período de exposición varió de 1 a 10 días, con una media de $2,66 \pm 1,62$ días). El proceso de generación de modelos dio un total de 27 modelos candidatos (incluido el modelo nulo). El set de modelos fue ordenado según sus valores de AIC_c y se presentan los modelos que sumaron el 90% del w_i en la Tabla 6.9. Debido a que el mejor modelo dentro del set de modelos candidatos no tuvo un w_i mayor a 0,9 se procedió a realizar el promediado de modelos (Tabla 6.10). Los modelos que sumaron el 90% del w_i incluyeron las variables altura del nido, momento de la temporada (lineal y cuadrática), edad del nido (lineal y cuadrática) y cobertura alrededor del nido. Sin embargo los intervalos de confianza para todas las variables incluyeron al cero, por lo tanto, dado el set de datos y el conjunto de modelos ninguna de las variables consideradas influye sobre la TSD.

Tabla 6.9. Fragmento del set de modelos candidatos ajustado por depredación que incluye a los modelos que suman el 90% del w_i para el Naranjero. K = número de parámetros en el modelo, AIC_c = Criterio de Información de Akaike para pequeñas muestras, ΔAIC_c = diferencia de AIC_c entre cada modelo y el mejor modelo, w_i = Peso de Akaike, Deviancia = diferencia entre cada modelo y el modelo saturado en $-2 \log$ likelihood. T^2 = momento de la temporada (cuadrática), AN = altura del nido, CN = cobertura del nido, T = momento de la temporada (lineal), EN = edad del nido (lineal), EN = edad del nido (cuadrática).

Modelo	K	AIC_c	ΔAIC_c	w_i	Deviancia
S($\sim T^2+AN$)	4	101,7	0,00	0,249	93,43
S($\sim T+AN+CN$)	5	102,0	0,27	0,217	91,56
S($\sim T+AN$)	4	102,5	0,76	0,170	94,19
S($\sim T^2+AN+CN$)	5	103,0	1,26	0,133	92,55
S($\sim T$)	3	104,7	2,99	0,056	98,53
S($\sim T+EN$)	4	105,2	3,48	0,044	96,91
S($\sim T^2+EN^2$)	4	105,9	4,20	0,031	97,62

Tabla 6.10. Resultado del proceso de promediado de modelos para el Naranjero, donde se muestra el efecto de cada parámetro sobre la tasa de supervivencia diaria. Los parámetros estimados se encuentran centrados y estandarizados. T^2 = momento de la temporada (cuadrática), AN = altura del nido, CN = cobertura del nido, T = momento de la temporada (lineal), EN = edad del nido (lineal), EN^2 = edad del nido (cuadrática).

Parámetro	Estimado	EE Incondicional	Intervalos de Confianza	Importancia Relativa
(Intercepto)	3,372	0,366	(2,650; 4,094)	
AN	-0,567	0,247	(-1,181; 0,112)	0,85
T^2	-0,261	0,126	(-0,426 ; 0,186)	0,54
T	-0,562	0,218	(-0,938 ; 0,329)	0,46
CN	-0,342	0,252	(-0,583 ; 0,317)	0,39
EN	0,340	0,269	(-0,169 ; 0,201)	0,05
EN^2	-0,392	0,235	(-0,177 ; 0,150)	0,03

Fiofío Pico Corto

Para la supervivencia de nidos general se utilizaron un total de 66 nidos, totalizando 318 períodos de exposición (la duración del período de exposición varió de 1 a 16 días, con una media de $3,14 \pm 2,19$ días). La TSD para los nidos fue de $0,970 \pm 0,19$, siendo la probabilidad acumulada de supervivencia a lo largo del ciclo reproductivo de 40,3%.

El proceso de generación de modelos dio un total de 28 modelos candidatos (incluido el modelo nulo). El set de modelos fue ordenado según sus valores de AIC_c y se presentan los modelos que sumaron el 90% del w_i en la Tabla 6.11. Debido a que el mejor modelo dentro del set de modelos candidatos no tuvo un w_i mayor a 0,9 se procedió a realizar el promediado de modelos (Tabla 6.12). Los modelos que sumaron el 90% del w_i incluyeron las variables momento de la temporada (lineal y cuadrática), edad del nido (lineal y cuadrática), altura del nido, distancia del nido al borde de la copa y cobertura de bosque a nivel del hábitat

Tabla 6.11. Fragmento del set de modelos candidatos general que incluye a los modelos que suman el 90% del w_i para el Fiofio Pico Corto. K = número de parámetros en el modelo, AIC_c = Criterio de Información de Akaike para pequeñas muestras, ΔAIC_c = diferencia de AIC_c entre cada modelo y el mejor modelo, w_i = Peso de Akaike, Deviancia = diferencia entre cada modelo y el modelo saturado en $-2 \log$ likelihood. T^2 = momento de la temporada (cuadrática), EN^2 = edad del nido (cuadrática), DNC = distancia del nido al borde de la copa, EN = edad del nido (lineal), CBH = cobertura de bosque a nivel del hábitat, AN = altura del nido.

Modelo	K	AIC_c	ΔAIC_c	w_i	Deviancia
$S(\sim T^2 + EN^2 + DNC)$	5	204,0	0,00	0,303	193,77
$S(\sim EN^2)$	3	204,4	0,65	0,219	198,53
$S(\sim EN)$	3	205,8	1,88	0,118	199,76
$S(\sim T^2 + EN^2)$	4	205,9	1,92	0,116	197,75
$S(\sim T + EN)$	4	207,0	3,08	0,065	198,91
$S(\sim T)$	3	208,9	4,92	0,026	202,80
$S(\sim DNC)$	3	209,1	5,11	0,024	202,99
$S(\sim CBH)$	3	209,9	5,92	0,016	203,81
$S(\sim AN + DNC)$	4	210,3	6,29	0,013	202,13

Del promediado de modelos se puede observar que la edad del nido fue el que tuvo mayor importancia relativa, sin embargo, sus intervalos de confianza incluyen al cero, por lo tanto, dado el set de datos y el conjunto de modelos ninguna de las variables consideradas influye la TSD.

Tabla 6.12. Resultado del proceso de promediado de modelos para el Fiofío Pico Corto, donde se muestra el efecto de cada parámetro sobre la tasa de supervivencia diaria. Los parámetros estimados se encuentran centrados y estandarizados. T = momento de la temporada (lineal), T² = momento de la temporada (cuadrática), EN² = edad del nido (cuadrática), DNC = distancia del nido al borde de la copa, EN = edad del nido (lineal), CBH = cobertura de bosque a nivel del hábitat, AN = altura del nido.

Parámetro	Estimado	EE Incondicional	Intervalos de Confianza	Importancia Relativa
(Intercepto)	4,005	0,407	(3,205; 4,805)	
EN ²	-0,418	0,314	(-1,035; 0,199)	0,71
T ²	-0,039	0,098	(-0,233 ; 0,154)	0,46
DNC	0,176	0,280	(-0,373 ; 0,725)	0,38
EN	0,108	0,237	(-0,358 ; 0,573)	0,20
T	0,028	0,118	(-0,203 ; 0,260)	0,10
CBH	0,006	0,057	(-0,106 ; 0,119)	0,02
AN	0,002	0,031	(-0,058 ; 0,063)	0,01

Para la supervivencia de nidos ajustada por depredación se utilizaron un total de 62 nidos, totalizando 301 períodos de exposición (la duración del período de exposición varió de 1 a 16 días, con una media de $3,16 \pm 2,17$ días). El proceso de generación de modelos dio un total de 28 modelos candidatos (incluido el modelo nulo). El set de modelos fue ordenado según sus valores de AIC_c y se presentan los modelos que sumaron el 90% del w_i en la Tabla 6.13. Debido a que el mejor modelo dentro del set de modelos candidatos no tuvo un w_i mayor a 0,9 se procedió a realizar el promediado de modelos (Tabla 6.14).

Tabla 6.13. Fragmento del set de modelos candidatos ajustado por depredación que incluye a los modelos que suman el 90% del w_i para el Fiofío Pico Corto. K = número de parámetros en el modelo, AIC_c = Criterio de Información de Akaike para pequeñas muestras, ΔAIC_c = diferencia de AIC_c entre cada modelo y el mejor modelo, w_i = Peso de Akaike, Deviancia = diferencia entre cada modelo y el modelo saturado en $-2 \log$ likelihood. EN^2 = edad del nido (cuadrática), DNC = distancia del nido al borde de la copa, T^2 = momento de la temporada (cuadrática).

Modelo	K	AIC_c	ΔAIC_c	w_i	Deviancia
S($\sim EN^2 + DNC$)	4	173,0	0,00	0,455	164,89
S($\sim EN^2 + DNC + T^2$)	5	174,4	1,39	0,227	164,22
S($\sim EN^2$)	3	175,1	2,03	0,164	169,00
S($\sim EN^2 + T^2$)	4	175,8	2,75	0,115	167,65

Tabla 6.14. Resultado del proceso de promediado de modelos para el Fiofío Pico Corto, donde se muestra el efecto de cada parámetro sobre tasa de supervivencia diaria. Los parámetros estimados se encuentran centrados y estandarizados. EN^2 = edad del nido (cuadrática), DNC = distancia del nido al borde de la copa, T^2 = momento de la temporada (cuadrática). En negrita se destacan las variables cuyos intervalos de confianza no incluyeron al cero.

Parámetro	Estimado	EE Incondicional	Intervalos de Confianza	Importancia Relativa
(Intercepto)	4,523	0,377	(3,780; 5,266)	
EN^2	-0,749	0,198	(-1,140; -0,358)	1
DNC	0,502	0,296	(-0,308 ; 1,020)	0,71
T^2	-0,132	0,136	(-0,249 ; 0,155)	0,35

Los modelos que sumaron el 90% del w_i incluyeron las variables momento de la temporada (cuadrática), edad del nido (cuadrática) y la distancia del nido al borde de la copa. Del promediado de modelos se puede observar que los intervalos de confianza de la edad del nido no incluyeron al cero, por lo tanto, dado el set de datos y el conjunto de modelos la TSD es menor durante la puesta e incubación temprana, luego aumenta próxima a la eclosión de los huevos y desciende continuamente durante el período de pichones (Figura 6.3).

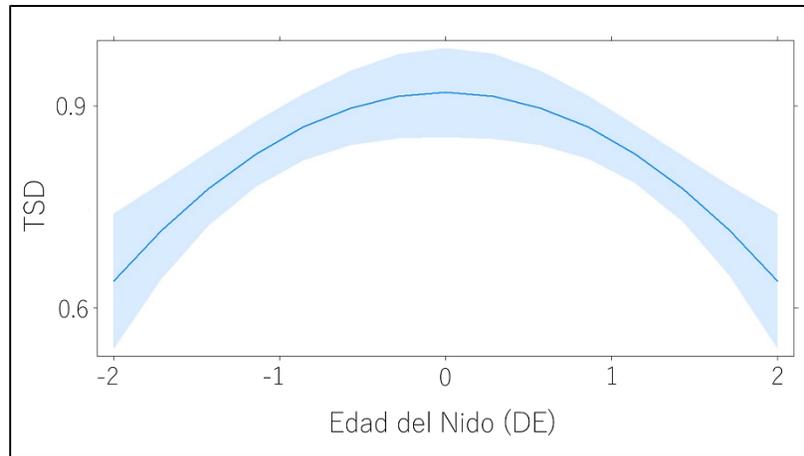


Figura 6.3. Valores de tasa de supervivencia diaria (TSD) predichos para el Fiofío Pico Corto en función del mejor modelo del set, el cual incluyó la edad del nido (cuadrática) (línea azul). La banda celeste representa los intervalos de confianza del 95%. DE = desvío estándar. 1 unidad de DE para el Edad del Nido = 9,2 días (Media = ~17,1 días [DE = 0]).

DISCUSIÓN

Los valores de supervivencia de nidos obtenidos a través de la probabilidad acumulada de la TSD variaron entre las especies de aves. Los valores obtenidos para el Naranjero y la Tacuarita Azul fueron los más bajos, y los mismos se encuentran en el rango de los menores valores de supervivencia registrados para paseriformes de nido abierto en bosques templados del hemisferio sur, los cuales pueden variar entre 8-18%, como por ejemplo ~13% obtenido por Mezquida y Marone (2001) para varias especies de paseriformes (no tiránidos), 14% para el Cardenal Común (*Paroaria coronata*) (Segura y Reboresda 2012a), 15% para el Zorzal Chalchalero (*Turdus amaurochalinus*) (Astié y Reboresda 2006) y 14% para el Pecho Amarillo Común (*Pseudoleistes virescens*) (Mermoz y Reboresda 1998). Por otra parte, los valores más altos de supervivencia de nidos registrados en el estudio corresponden a las dos especies de la familia Tyrannidae, el Churrinche y el Fiofío Pico Corto. El valor obtenido para el Churrinche

se encuentra dentro de la media del espectro para tiránidos, siendo similar a otros, como por ejemplo ~26% de la Calandrita (*Stigmatura budytoides*) (Mezquida y Marone 2001), ~28% para el Suirirí Pico Corto (*Sublegatus modestus*) (Mezquida y Marone 2001), 24% para el Pico de Plata (*Hymenops perspicillatus*) (Pretelli y Isacch 2013) y 26% para el Suirirí Amarillo (*Satrapa icterophrys*) (Gonzalez et al. 2019). El valor de supervivencia de la población fue algo mayor que el ~25% reportado por Mezquida y Marone (2001) para una población de la provincia de Mendoza. El Fiofío Pico Corto sin embargo se encuentra entre los valores más altos obtenidos para paseriformes del Neotrópico, con un valor que se aproxima más al ~50% de algunas especies neárticas (Martin 1993). Otra especie de la misma familia que registra un valor similar es el Tuquito Gris (~41%, *Empidonomus aurantioatrocristatus*) (Mezquida y Marone 2001).

El análisis de la influencia de las variables explicativas sobre la supervivencia de los nidos no reflejó en general el grado de asociaciones esperadas. En este sentido, solo se obtuvieron variables que tuvieron un efecto sobre la supervivencia de los nidos para la Tacuarita Azul y el Naranjero. Como resultado del modelado para la Tacuarita Azul se obtuvo que el parasitismo interespecífico de cría y la edad cuadrática del nido tuvieron un efecto sobre la TSD. Como era de esperarse la misma fue menor para los nidos parasitados, ya que como se vio en el capítulo 5, el evento de parasitismo causa en la mayoría de los casos la rotura de los huevos del hospedador y los adultos abandonan el nido. La edad del nido refleja también este resultado, ya que la TSD es baja al inicio del ciclo de nidificación, para luego aumentar durante el período de incubación y luego vuelve a descender en el período de pichones. El hecho de que la TSD descienda en el período de pichones ha sido atribuido por diversos autores a la mayor actividad de los adultos en el nido y vocalizaciones de los pichones, lo que serviría de pistas visuales y auditivas para los depredadores (Skutch 1949, Martin et al. 2000, Davis 2005,

Grant et al. 2005, Lloyd y Martin 2005, Kerns et al. 2010). En este sentido, si bien para el set de depredación no hubo un modelo importante, el mejor de los mismos también incluyó la edad del nido cuadrática, lo que refuerza el resultado obtenido del set general. Otra causa que podría afectar el descenso en la etapa de pichones es el efecto del ectoparasitismo de *Philornis*, el cual se manifiesta en este período y afecta el crecimiento y supervivencia de los pichones (Arendt 1985a, 1985b, Delannoy y Cruz 1991, Rabuffetti y Reboresada 2007, Quiroga y Reboresada 2012). Estas ideas también coinciden con lo encontrado para el Fiofío Pico Corto, donde la edad del nido se comportó de la misma manera cuando se consideró únicamente a la depredación como causa de fallo.

Para el Naranjero los resultados mostraron un efecto aditivo del momento de la temporada y de la cobertura de bosque a nivel del territorio. La TSD disminuyó de forma cuadrática con el avance de la temporada reproductiva, siendo el pico de mayor TSD hacia la mitad de la misma. Esto podría deberse a que al inicio de la temporada algunas fuentes de alimento pueden ser aún escasas (Thompson 1979). Por ejemplo, para el Naranjero que alimenta a sus pichones con frutos muchos pueden no estar presentes al inicio de la temporada (Cabrera 1944). Por otra parte, hacia el final de la temporada reproductiva la disminución de la TSD suele acreditarse al aumento en la abundancia y dispersión de depredadores (Grant et al. 2005, Segura y Reboresada 2012a) y al aumento en la abundancia de ectoparásitos y/o propensión a la infección por los mismos (Bennett y Whitworth 1991, Delannoy y Cruz 1991, Dudaniec y Kleindorfer 2006, Zamora-Vilchis et al. 2012). Con respecto a la cobertura de bosque en el territorio, los resultados obtenidos fueron los opuestos a la hipótesis planteada. El patrón inverso podría ser el resultado de que una menor cobertura de bosque permita a los naranjeros una mayor detectabilidad de los potenciales depredadores, pudiendo así adoptar

mecanismos de distracción y/o de mayor atención al nido, invirtiendo más tiempo sobre éste, lo que oculta los huevos o pichones y puede desalentar a algunos depredadores (Montgomerie y Weatherhead 1988). Además, los territorios con menor cobertura estuvieron asociados a cordones de bosque con mayor presencia de Tala, lo que genera (a diferencia del Coronillo) bosques más abiertos, con mayor visibilidad. Sin embargo, estas afirmaciones deberían contrastarse con nuevos estudios que se enfoquen en esta particularidad y en la identificación de los depredadores ya que los mismos pueden poseer distintas estrategias de depredación.

Si bien las asociaciones entre las variables explicativas propuestas y la supervivencia de nidos fueron escasas y no emergió ningún patrón común a todas las especies, se pueden extraer algunas conclusiones generales. En primer lugar, los valores de supervivencia de nidos y de las características que influyeron dicha supervivencia fueron distintos para todas las especies, lo que refleja cómo cada una responde de manera particular al ambiente. Es por esto, que los patrones generales que se presentan en la bibliografía deben ser considerados con precaución. En segundo lugar, la falta de una asociación más fuerte entre las variables consideradas podría ser producto de la complejidad de las interacciones entre las variables del sistema y que este estudio no haya logrado captar efectivamente.

CAPÍTULO 7

DISCUSIÓN GENERAL Y CONSIDERACIONES

FINALES

El desarrollo de la presente investigación surgió principalmente con la intención de generar nueva información en relación a la influencia que las características estructurales de los talaes bonaerenses tienen sobre la biología reproductiva de las aves. En este sentido, los dos objetivos principales fueron: aportar datos sobre la biología reproductiva de cuatro especies de aves paseriformes que nidifican en bosques templados del hemisferio sur, la cual solo había sido descrita parcialmente; y evaluar el efecto que las características físicas del hábitat, medido a diferentes escalas espaciales, tienen sobre el éxito reproductivo de las mismas. Con estos objetivos, se buscó que los resultados pudieran ser relevantes para que sean considerados y utilizados por las autoridades pertinentes en la toma de decisiones de manejo y conservación tanto de las aves, como de los bosques nativos que son usados como sitios de nidificación.

A lo largo de tres temporadas reproductivas consecutivas, lo que significó un muestreo exhaustivo a campo de aproximadamente 12 meses, se monitorearon un total de 663 nidos. Como primer resultado, se describió la biología reproductiva de cuatro paseriformes que nidifican en los talaes bonaerenses, zona que coincide con la distribución más austral de las cuatro especies. El estudio de estas poblaciones, resulta particularmente útil para la comparación con otras poblaciones de la misma especie. Se destaca particularmente que la información disponible era escasa para el Fiofío Pico Corto y prácticamente inexistente para el Naranjero (Xiao et al. 2017), habiendo únicamente registros aislados de nidificación (de la Peña 2016). Todas las especies nidificaron exclusivamente en árboles nativos (principalmente Tala y secundariamente Coronillo, Molle y Ceibo). Considerando que en el área de estudio existen sectores con gran cantidad de árboles exóticos y que ninguna de las especies los utilizó, se infiere que los árboles nativos son un requerimiento importante para que las especies puedan nidificar en esta región. Teniendo esto en cuenta, estos resultados cobran especial relevancia

para que los organismos de gestión de los recursos naturales realicen las acciones necesarias que permitan la conservación de estos bosques.

La duración de la temporada reproductiva y los tamaños de puesta coinciden con aquellos reportados para las aves de zonas templadas del hemisferio sur, cuyas temporadas reproductivas son, en general, más largas y los tamaños de puesta menores que en las aves de regiones templadas del hemisferio norte (Mason 1985, Skutch 1985, Yom-Tov et al. 1994, Martin 1996, Auer et al. 2007). Como ha sido encontrado en la mayoría de los estudios de aves en la región Neotropical (Ricklefs 1969, Martin 1995), la depredación fue la principal causa de fallo de nidos, representando el 55% de los nidos que fracasaron para Tacuarita Azul, el 78% para Churrinche, el 51% para Naranjero, y el 90% para el Fiofio Pico Corto. Si bien la depredación fue la causa de fallo más importante, no fue la única. En este sentido, las interacciones con *Philornis* y con el Tordo Renegrado fueron notablemente perjudiciales en la Tacuarita y el Naranjero. El monitoreo periódico de los nidos permitió una descripción detallada de dichas interacciones y el efecto que las mismas tienen sobre el éxito reproductivo. Además, no solo se determinó el efecto de estos fenómenos, sino que también se relacionó su ocurrencia a un conjunto de características temporales y del bosque, buscando comprender qué factores influyen sobre estos fenómenos.

Los efectos perjudiciales del ectoparasitismo de *Philornis* fueron notables. Los mismos se manifestaron tanto en el aumento de la mortalidad de los pichones como así también en cambios negativos en algunos de los parámetros de crecimiento de los pichones infestados. La mortalidad total de los pichones a causa de *Philornis* para la Tacuarita Azul, el Churrinche y el Naranjero osciló en cifras del 65-80%. Estos valores se encuentran entre los más elevados registrados para las aves (Dudaniec y Kleindorfer 2006). Además, en los casos en los que no

se produjo la muerte de los pichones, se registraron alteraciones negativas en el crecimiento de los pichones y la aparición de malformaciones físicas permanentes, que podrían disminuir las probabilidades de supervivencia post abandono del nido (Oniki 1983, Winterstein y Raitt 1983, Arendt 1985a, Young 1993, Fessl et al. 2006a).

Un caso particular, en relación al parasitismo de *Philornis*, fue el del Fiofio Pico Corto en el que las larvas no se desarrollaron con normalidad, permaneciendo de pequeño tamaño en la gran mayoría de los casos. Este descubrimiento plantea nuevos desafíos, ya que entender qué es lo que sucede podría brindar nueva información para el entendimiento de la interacción ectoparásito-hospedador. Esto podría favorecer el desarrollo de medidas de conservación para combatir los efectos negativos de *Philornis* en poblaciones de aves que se ven actualmente muy perjudicadas, como es el caso de los Pinzones de Darwin en las Islas Galápagos (Dudaniec y Kleindorfer 2006, McNew y Cleyton 2018).

La prevalencia de parasitismo de *Philornis* aumentó con el avance de la temporada reproductiva, lo que sería producto del aumento de las poblaciones de moscas a medida que avanza la temporada, debido a que nuevos adultos van emergiendo de las pupas mientras que los adultos previos todavía persisten (Delannoy y Cruz 1991, Dudaniec y Kleindorfer 2006). Las variables ambientales que mostraron cierto grado de asociación con la probabilidad de parasitismo correspondieron a la altura del nido y la altura del árbol nido, ambas relacionadas positivamente con la probabilidad de parasitismo, lo que podría dar una idea de que las moscas encuentran un ambiente más favorable (temperaturas, humedad y corrientes de viento preferidas) en bosques de mayor altura (O'Connor et al. 2010a).

El efecto que el Tordo Renegrado tiene sobre las especies que parasita puede variar considerablemente (Reboreda et al. 2003) y los resultados obtenidos en el presente estudio

apoyaron esta idea. Para el Churrinche no se registró ningún evento de parasitismo de cría, mientras que para el Fiofío Pico Corto solo se registraron dos eventos en donde los hospedadores criaron con éxito a los pichones parásitos. En cambio, para la Tacuarita Azul y el Naranjero el parasitismo de cría adquirió mayor relevancia. El efecto negativo sobre la Tacuarita Azul fue notable ya que afectó la supervivencia de huevos, el éxito de eclosión y la tasa de supervivencia diaria. Esto fue causado principalmente porque la mayoría de los nidos parasitados fueron abandonados producto de la rotura de los huevos del hospedador con la puesta del huevo parásito. Finalmente, para el Naranjero, el parámetro reproductivo que se vio afectado fue únicamente la supervivencia de huevos. Esto se debió a que generalmente las hembras de Tordo Renegrado rompieron un huevo del hospedador al poner el propio y/o picaron un huevo intencionalmente (Massoni y Reborada 2002, Reborada et al. 2003). Sin embargo, los nidos de Naranjero no fueron abandonados tras el evento de parasitismo y la presencia de huevos parásitos no interfirió con el desarrollo normal del intento de nidificación, como ocurrió en la Tacuarita Azul. Los resultados tan distintos para estas especies son un claro ejemplo de cómo cada especie responde de manera particular a los estímulos del ambiente, y es por ello que las generalizaciones o extrapolaciones a otras especies y/o escenarios deben evitarse o realizarse con considerable precaución.

La probabilidad que tuvo un nido de sobrevivir también fue variable entre las especies. Para la Tacuarita Azul fue de 21,3%, para el Churrinche de 33,3%, para el Naranjero de 19% y para el Fiofío Pico Corto de 40,3%. Para este parámetro, el cual se utilizó como estimador del éxito reproductivo, no se obtuvo un grado de asociación significativo con las variables ambientales y del bosque como se esperaba. Sin embargo, se encontraron dos variables temporales relacionadas con cambios en la tasa de supervivencia diaria, que afectaron

diferencialmente a las especies. La edad del nido cuadrática fue relevante para la Tacuarita Azul. En este sentido, la TSD fue baja al inicio del ciclo de nidificación, para luego aumentar durante el período de incubación y luego volver a descender en el período de pichones. El hecho de que la TSD descienda en el período de pichones ha sido atribuido por diversos autores a la mayor actividad de los adultos en el nido y las vocalizaciones de los pichones, lo que serviría de pistas visuales y auditivas para los depredadores (ver 'Resultados' del capítulo 6), y a un aumento en la ocurrencia de *Philornis* (ver capítulo 4). Para el Naranjero, en cambio, la TSD disminuyó de forma cuadrática con el avance de la temporada reproductiva, siendo el pico de mayor TSD en la mitad de la misma. Esto podría deberse a que al inicio de la temporada algunas fuentes de alimento pueden ser aún escasas (Cabrera 1944, Thompson 1978, Hampe 2001). Hacia el final de la temporada reproductiva la disminución de la TSD puede ser producto de múltiples causas, pero la más común, destacada por otros autores, suele ser el aumento en la abundancia y dispersión de depredadores (ver 'Discusión' del capítulo 6).

La única característica del bosque que fue importante en el modelado de la tasa de supervivencia diaria se obtuvo para el Naranjero y fue la cobertura arbórea en el territorio. Sin embargo, el resultado obtenido fue opuesto a la predicción de la hipótesis planteada, ya que se esperaba que una mayor cobertura arbórea estuviera asociada con mayores tasas de supervivencia. Sin embargo, el patrón inverso podría ser el resultado de que una menor cobertura de bosque permita a los naranjeros una mayor probabilidad de detectar los potenciales depredadores, pudiendo así adoptar mecanismos de distracción y/o de mayor atención al nido (Montgomerie y Weatherhead 1988).

Resumiendo, hubo algunas características del bosque asociadas a la biología reproductiva de las especies que vale destacar. Las aves utilizaron exclusivamente árboles

nativos para nidificar. La utilización de especies arbóreas exóticas trae aparejado problemas en la fijación de los nidos, ya que al contrario de las especies nativas, carecen de espinas y estructura adecuada de las ramas y copas para dar buen soporte (ver Segura y Arturi 2009, Luciano Segura, datos no publicados). Además, en el sitio de estudio los sectores de bosque dominados por especies exóticas tienen una estructura y composición vertical distinta a la de un bosque nativo, generalmente mucho más simple y homogénea. A modo de ejemplo, se puede destacar que en el sitio de estudio había algunos sectores de bosque compuestos totalmente por Acacia Negra o Eucalipto, en los cuales las gramíneas y el estrato arbustivo eran prácticamente inexistentes, eliminando así parte de la complejidad del bosque. Simultáneamente, el parasitismo interespecífico de cría tuvo un fuerte efecto negativo sobre el éxito reproductivo de la Tacuarita Azul, y dado que éste fue más intenso en los sectores de bosques más pequeños, bosques con esas características o la ocurrencia de acciones antrópicas que promuevan ese tipo de bosques serían perjudiciales, al menos para esta especie.

La falta de asociación entre los parámetros reproductivos y las características físicas del hábitat (al menos en el grado en que se esperaba), lejos de desalentar el objetivo y la visión para lo que fueron abordados, llevan a plantear las siguientes consideraciones a tener en cuenta en trabajos futuros:

- Generar un diseño de muestreo que permita representar la heterogeneidad del ambiente, con el fin de contrastar nuevamente si existe asociación entre las características del hábitat y la supervivencia de nidos. En este sentido, se puede considerar que el ambiente es muy complejo, compuesto por una multiplicidad de

variables e interacciones, los cuales deben tratar de ser tenidos en cuenta para comprender las relaciones del sistema.

- Promover los mismos objetivos generales de estudio, pero bajo un enfoque diferente, donde se le dedique menor esfuerzo a la recolección de datos de la biología reproductiva particular de cada especie y el foco se concentre en ver el efecto de las características físicas del hábitat sobre un grupo mayor y más diverso de aves nativas.
- Para estudiar el grado de importancia que tiene la fragmentación antrópica sobre los talares, también sería importante plantear estudios a mayores escalas de análisis (paisajística) y entre sectores de bosque que presenten mayor grado de contraste. Por ejemplo, comparar sectores de bosque que se encuentren muy bien conservados (de los cuales quedan pocos) y sectores muy fragmentados y en pobre estado de conservación (ver por ejemplo Segura y Berkunsky 2012). De esta manera se podría determinar si existen otras características del hábitat que sean relevantes para la nidificación de las especies.
- Considerando que en el presente estudio se asociaron las características del hábitat al éxito reproductivo de las especies, podría utilizarse el mismo enfoque considerando otras variables de respuesta, como pueden ser la abundancia y diversidad de especies, patrones de distribución y uso de hábitat, u otros factores asociados al comportamiento, como cambio en los patrones de las actividades o las vocalizaciones, entre otras.
- Estudiar específicamente la abundancia, distribución y dinámica del Tordo Renegrado en asociación a las características de los distintos tipos de bosque nativo, para entender cómo esta especie responde a ellas.

- Estudiar también de forma específica la dinámica poblacional y el ciclo de vida de las moscas parásitas del género *Philornis*, de las que se conoce muy poco.
- Profundizar en la forma en que se estudia y explica la asociación entre la supervivencia de nidos y las variables temporales. Teniendo en cuenta que, generalmente, son necesarias otras características para explicar su efecto (i.e. cambio en la abundancia de depredadores, cambio en las fuentes de alimento, entre otras), se propone que sean estas características evaluadas, consideradas y medidas directamente, para así entender mejor las relaciones que existen entre ellas.

Los talares sufren un proceso de degradación muy importante desde principios de siglo debido a la expansión de las fronteras urbana y agropecuaria. Considerando que el efecto combinado de la pérdida y degradación del hábitat son los factores más importantes que amenazan a las aves (Temple 1986, Boyce 1992), los remanentes de bosques nativos en la actualidad tienen un alto valor de conservación (Di Giacomo et al. 2007). En este sentido, los resultados obtenidos aportan información relevante sobre la biología reproductiva de paseriformes del cono sur del Neotrópico, que complementa y expande la información disponible. Así mismo, estos resultados apoyan la idea de conservar bosques sin presencia de especies arbóreas exóticas y poniendo especial consideración en que los fragmentos remanentes de bosque no sean demasiado pequeños. Para finalizar, se espera que estos resultados sean una pequeña pieza más en el rompecabezas que supone la toma de decisiones de manejo y conservación de estos bosques nativos.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alderete C. y Capllonch P. 2010. Pesos de aves suboscines de Argentina. *Nótulas Faunísticas*, 58:1–12.
- Alonso J.A., Alonso J.C., Muñoz-Pulido R. y Bautista L.M. 1991. Nest-site selection and nesting success in the azure-winged magpies *Cyanopica cyana* in central Spain. *Bird Study*, 38:45–51.
- Anderson D.R., Burnham K.P. y Thompson W.L. 2000. Null Hypothesis Testing: Problems, Prevalence, and an Alternative. *Journal of Wildlife Management*, 64:912–923.
- Antoniazzi L.R., Manzoli D.E., Rohrmann D., Saravia M.J., Silvestri L. y Beldomenico P.M. 2011. Climate variability affects the impact of parasitic flies on Argentinean forest birds. *Journal of Zoology*, 283:126–134.
- Arendt W.J. 1985a. *Philornis* ectoparasitism of Pearly-eyed Thrashers II. Effects on adults and reproduction. *Auk*, 102:281–292.
- Arendt W.J. 1985b. *Philornis* ectoparasitism of Pearly-eyed Thrashers. I. Impact on growth and development of nestlings. *Auk*, 102:270–280.
- Armstrong D.P., Raeburn E.H., Powlesland R.G., Howard M., Christensen B. y Ewen J.G. 2002. Obtaining meaningful comparisons of nest success: data from New Zealand Robin (*Petroica australis*) populations. *New Zealand Journal of Ecology*, 26:1–13.
- Arturi M.F. y Goya J.F. 2004. Estructura, dinámica y manejo de los talares del NE de Buenos Aires. En: Ecología y Manejo de los bosques de Argentina. Arturi M.F., Frangi J.L. y Goya J.F. (Editores). La Plata (Argentina): Editorial de la Universidad Nacional de La Plata. Pp. 1–24.
- Astíe A.A. y Reboreda J.C. 2006. Costs of egg punctures and Shiny Cowbird parasitism on Creamy-bellied Thrush reproductive success. *Auk*, 123:23–32.
- Astíe A.A. y Reboreda J.C. 2009. Function of egg punctures by Shiny Cowbird in parasitized and unparasitized Creamy-bellied Thrush nests. *Journal of Field Ornithology*, 80:336–343.
- Athor J., Baigorria J. y Mérida E. 2004. Principales acciones en la Gestión por la Conservación de los Talares Bonaerenses. Congreso Nacional de Conservación de la Biodiversidad. Fundación Félix de Azara. Escobar, Buenos Aires. Argentina
- Atwood J.L. y Lerman S.B. 2006. Family Polioptilidae. En: *Handbook of the Birds of the World*. Volumen 11. del Hoyo J., Elliott A. y Christie D.A. (Editores). Editorial Lynx, Barcelona. Pp. 376.
- Auer S.K., Bassar R.D., Fontaine J.J. y Martin T.E. 2007. Breeding biology of songbirds in a subtropical montane forest in northwestern Argentina. *Condor*, 109:321–333.
- Bancroft G. 1930. The breeding birds of Central Lower California. *Condor*, 32:20–49.
- Barber D.R. y Martin T.E. 1997. Influence of alternative host densities on Brown-headed Cowbird parasitism rates in Black-capped Vireos. *Condor*, 99:595–604.
- Bélisle M., Desrochers A. y Fortin M.-J. 2001. Influence of forest cover on the movements of forest birds: a homing experiment. *Ecology*, 82:1893–904.

- Bennett** G.F. y Whitworth T. 1991. Studies on the life history of some species of *Protocalliphora*. (Diptera: Calliphoridae). *Canadian Journal of Zoology*, 69:2048–2058.
- Bergin** T.M., Best L.B., Freemark K.E. y Koehler K.J. 2000. Effects of landscape structure on nest predation in roadsides of a midwestern agroecosystem: a multiscale analysis. *Landscape Ecology*, 15:131–43.
- Borges** F. y Marini M. 2010. Birds nesting survival in disturbed and protected Neotropical savannas. *Biodiversity and Conservation*, 19:223–236.
- Borrero** J.I. 1972. Historia natural del Titiribi, *Pyrocephalus rubinus* (Aves, Tyrannidae), en Colombia, con notas sobre su distribución. *Mitteilungen aus dem Instituto Colombo Alemán-Investigación Científica*, 6:113–133.
- Boyce** M.S. 1992. Population Viability Analysis. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23:481–506.
- Briskie** J.V., Martin P.R. y Martin T.E. 1999. Nest predation and the evolution of nestling begging calls. *Proceedings of the Royal Society*, 2666:2153–2159.
- Briskie** J.V., Sealy S.G. y Hobson K.A. 1990. Differential parasitism of Least Flycatchers and Yellow Warblers by the Brown-headed Cowbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27:403–410.
- Burhans** D.E. 1997. Habitat and microhabitat features associated with cowbird parasitism in two forest edge cowbird hosts. *Condor*, 99:866–872.
- Burhans** D.E. y Thompson III F.R. 1998. Effects of time and nest-site characteristics on concealment of songbirds nests. *Condor*, 100:663–672.
- Burnham** K.P. y Anderson D.R. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Editorial Springer-Verlag, Nueva York, Estados Unidos.
- Burnham** K.P., Anderson D.R. y Huyvaert K.P. 2011. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65:23–35.
- Cabrera** A.L. 1944. Los árboles indígenas de la Provincia de Buenos Aires. *Boletín de Agricultura Ganadería e Industrias*, 29:15–18.
- Capllonch** P. y Lobo R. 2005. Contribución al conocimiento de la migración de tres especies de *Elaenia* de Argentina. *Ornitología Neotropical*, 16:145–161.
- Chace** J.F., Farmer C., Winfree R., Curson D.R., Jensen W.E., et al. 2005. Cowbird (*Molothrus* spp.) Ecology: A review of factors influencing distribution and abundance of Cowbirds across spatial scales. *Ornithological Monographs*, 57:45–70.
- Chalfoun** A.D., Thompson III F.R. y Ratnaswamy M.J. 2002. Nest Predators and Fragmentation: A Review and Meta-Analysis. *Conservation Biology*, 16:306–318.
- Chamberlin** T.C. 1965 The method of multiple working hypotheses. *Science*, 148:754–759.
- Clayton** D.H., Gregory R.D. y Price R.D. 1992. Comparative ecology of neotropical bird lice (Insecta, Phthiraptera). *Journal of Animal Ecology*, 61:781–795.

- Clotfelter E.D. 1998. What cues do Brownheaded Cowbirds use to locate Red-winged Blackbird host nests? *Animal Behaviour*, 55:1181–1189.
- Couri M.S. y Carvalho C.J.B. 2003. Systematic relations among *Philornis* Meinert, *Passeromyia* Rodhain & Villeneuve and allied genera (Diptera, Muscidae). *Brazilian Journal of Biology*, 63:223–32.
- Couri M.S., Rabuffetti F.L. y Reboresda J.C. 2005. New data on *Philornis seguyi* Garcia (1952) (Diptera, Muscidae). *Brazilian Journal of Biology*, 65:631–637.
- Cruz A. y Andrews R.W. 1997. The breeding biology of the Pied Water-Tyrant and its interactions with the Shiny Cowbird in Venezuela. *Journal of Field Ornithology*, 68:91–97.
- Cueto V.R. y Lopez de Casenave J. 2000. Bird assemblages of protected and exploited coastal woodlands in east-central Argentina. *Wilson Bulletin*, 112:395–402.
- Cueto V.R. y Lopez de Casenave J. 2002 Foraging behavior and microhabitat use of birds inhabiting coastal woodlands in east-central Argentina. *Wilson Bulletin*, 114:342–348.
- Davis S.K. 2005. Nest-site selection patterns and the influence of vegetation on nest survival of mixed-grass prairie passerines. *Condor*, 107:605–616.
- de la Peña M.R. 2003. Nidificación simultánea de siete especies de Aves (Passeriformes) en un bosque del centro de la provincia de Santa Fe. *Revista FAVE-Ciencias Veterinarias*, 2:41–47.
- de la Peña M.R. 2005. Biología reproductiva de la Tacuarita Azul *Polioptila dumicola* en la Reserva de la escuela granja (UNL), Esperanza, Santa Fe, Argentina. *Revista FAVE-Ciencias Veterinarias*, 4:1–2.
- de la Peña M.R. 2013. Nidos y reproducción de las Aves Argentinas. Santa Fe (Argentina): Ediciones Biológica. Serie Naturaleza, Conservación y Sociedad N° 8. Pp. 361–365.
- de la Peña M.R. 2016. Aves Argentinas: Descripción, comportamiento, reproducción y distribución. Tyrannidae a Turdidae. *Argentina: Comunicaciones del Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino" (Nueva Serie)*, 21:1–633.
- de la Peña M.R., Beldoménico P.N. y Antoniazzi L.R. 2003. Pichones de Aves parasitados por larvas de *Philornis* sp. (Diptera: Muscidae) en un sector de la Provincia Biogeográfica del Espinal de Santa Fe, Argentina. *Revista FAVE-Ciencias Veterinarias*, 2:141–146.
- De Mársico M.C. y Reboresda J.C. 2010. Brood parasitism increases mortality of Bay-winged Cowbird nests. *Condor*, 112: 407–417.
- Delannoy C.A. y Cruz A. 1988. Breeding biology of the Puerto Rican Sharp-shinned Hawk (*Accipiter striatus venator*). *Auk*, 105:649–62.
- Delannoy C.A. y Cruz A. 1991. *Philornis* parasitism and nestling survival of the Puerto Rican sharp-shinned hawk. En: Bird-Parasite Interactions: Ecology, Evolution, and Behaviour. Loye J.E. y Zuk M. (Editores). Pp. 93–103. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Delhey K., Carrizo M., Verniere L. C., Mahler B. y Peters A. 2010. Seasonal variation in reproductive output of a Neotropical temperate suboscine, the Firewood-gatherer (*Anumbius annumbi*). *Auk*, 127:222–231.

- Di Giacomo A.S., De Francesco M.V. y Coconier E.G. 2007. Áreas importantes para la conservación de las Aves en Argentina. Sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad. Buenos Aires (Argentina): Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata.
- Didham R.K., Kapos V. y Ewers R.M. 2012. Rethinking the conceptual foundations of habitat fragmentation research. *Oikos*, 121:161–170.
- Dinsmore S.J. y Dinsmore J.J. 2007. Modeling avian nest survival in program MARK. *Studies in Avian Biology*, 34:73–83.
- Dinsmore S.J., White G.C. y Knopf F.L. 2002. Advanced techniques for modeling avian nest survival. *Ecology*, 83:3476–3488.
- Domínguez M., Reboreda J.C. y Mahler B. 2015. Impact of Shiny Cowbird and botfly parasitism on the reproductive success of the globally endangered Yellow Cardinal *Gubernatrix cristata*. *Bird Conservation International*, 25:294–305.
- Donovan T.M., Jones P.W., Annand E.M. y Thompson III F.R. 1997. Variation in local-scale edge effects: mechanisms and landscape context. *Ecology*, 78:2064–2075.
- Dormann C.F., Elith J., Bacher S., Buchmann C., Carl G., et al. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36:27–46.
- Dudaniec R.Y. y Kleindorfer S. 2006. Effects of the parasitic flies of the genus *Philornis* (Diptera: Muscidae) on birds. *Emu*, 106:13–20.
- Dudaniec R.Y., Fessl B. y Kleindorfer S. 2007. Interannual and interspecific variation in intensity of the parasitic fly, *Philornis downsi*, in Darwin's finches. *Biological Conservation*, 139:325–32.
- Dudaniec R.Y., Gardner M.G., Donellan S. y Kleindorfer S. 2010. Offspring genetic structure reveals mating and nest infestation behaviour of an invasive parasitic fly (*Philornis downsi*) of Galápagos birds. *Biological Invasions*, 12:581–592.
- Dudaniec R.Y., Kleindorfer S. y Fessl B. 2006. Effects of the introduced ectoparasite *Philornis downsi* on haemoglobin level and nestling survival in Darwin's Small Ground Finch (*Geospiza fuliginosa*). *Austral Ecology*, 31:88–94.
- Dunning J.B. 2008. Handbook of avian body masses J.B. Editorial CRC, Florida, Estados Unidos.
- Ellison K.S. 2008. Nest reuse by Vermilion Flycatchers in Texas. *Wilson Journal of Ornithology*, 120:339–344.
- Escobar M.A.H., Páez M., Vukasovic M.A. y Estades C.F. 2004. Nidificación del migrador austral *Elaenia albiceps* en remanentes de bosque maulino y plantaciones de *Pinas radiata* en Chile central. *Boletín Chileno de Ornitología*, 10:34–36.
- Facelli J.M. y León R.J.C. 1986. El establecimiento espontáneo de árboles en la Pampa, un enfoque exoerimental. *Phytocoenología*, 14:263–274.
- Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34:487–515.

- Fessl B., Kleindorfer S. y Tebbich S. 2006a. An experimental study of the fitness costs of *Philornis downsi* in Darwin's Ground Finches. *Biological Conservation*, 127:55–61.
- Fessl B., Sinclair B.J. y Kleindorfer S. 2006b. The life cycle of *Philornis downsi* (Diptera: Muscidae) parasitizing Darwin's finches and its impacts on nestling survival. *Parasitology*, 133:739–747.
- Fidalgo F., Colado O. y De francesco F.O. 1973. Sobre ingresiones marinas en los partidos de Castelli, Chascomús y Magdalena (Provincia de Buenos Aires). *Actas del V Congreso Geológico. Argentino*, 3:227–247.
- Findlay C.S. y Houlahan J. 1997. Anthropogenic correlates of species richness in southeastern Ontario wetlands. *Conservation Biology*, 11:1000–1009.
- Fiorini V.D., Tuero D.T. y Reboreda J.C. 2009. Host behavior and nest-site characteristics affect the likelihood of brood parasitism by Shiny Cowbirds on Chalk-browed Mockingbirds. *Behaviour*, 146:1387–1403.
- Fiorini V.D., Tuero D.T. y Reboreda J.C. 2012. Dense canopy cover over House Wren (*Troglodytes aedon*) nests increases latency of brood parasitism by Shiny Cowbirds (*Molothrus bonariensis*). *Emu*, 112:55–59.
- Fischer J. y Lindenmayer D.B. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 6:265–280.
- Fitzpatrick J.W. 2004. Family Tyrannidae. En: *Handbook of the Birds of the World*. Volumen 9. del Hoyo J., Elliott A. y Christie D.A. (Editores). Editorial Lynx, Barcelona. Pp. 374–375.
- Fraga R.M. 1977. Notas sobre la reproducción del Churrinche (*Pyrocephalus rubinus*). *Hornero*, 11:380–383.
- Fraga R.M. 1979. Helpers at the nest in passerines from Buenos Aires Province, Argentina. *Auk*, 96:606–608.
- Fraga R.M. 1984. Bay-winged Cowbirds (*Molothrus badius*) remove ectoparasites from their brood parasites, the Screaming Cowbird (*Molothrus rufoaxillaris*). *Biotropica*, 16:223–226.
- Fraga R.M. 1985. Host-parasite interactions between Chalk-browed Mockingbirds and Shiny Cowbirds. *Ornithological Monographs*, 36:829–844.
- Fraga R.M. 2011. Family Icteridae. En: *Handbook of the Birds of the World*. Volumen 16. del Hoyo J., Elliott A. y Christie D.A. (Editores). Pp. 710–715. Editorial Lynx, Barcelona.
- Friedmann H. y Kiff L.F. 1985. The parasitic cowbirds and their hosts. *Proceedings of the Western Foundation of Vertebrate Zoology*, 2:226–304.
- Gadgil M. y Bossert W.H. 1970. Life historical consequences of natural selection. *American Naturalist*, 104:1–24.
- Goguen C.B. y Mathews N.E. 1999. Review of the causes and implications of the association between cowbirds and livestock. En: *Research and Management of the Brownheaded Cowbird in Western Landscapes*. Morrison M. L., Hall L. S., Robinson S. K., Rothstein S. I., Hahn D. C. y Rich T. D.

- (Editores). Pp. 10–17. *Studies in Avian Biology*, no. 18. Cooper Ornithological Society, Allen Press, Lawrence, Kansas.
- Gonzalez E.**, Jauregui A. y Segura L.N. 2019. Breeding biology of the Yellow-browed Tyrant (*Satrapa icterophrys*) in south temperate forests of central Argentina. *Wilson Journal of Ornithology*, 131:534–542.
- Götmark F.**, Blomqvist D., Johansson O.C. y Bergkvist J. 1995. Nest site selection: A trade-off between concealment and view of the surroundings? *Journal of avian biology*, 26:305–312.
- Goya J.F.**, Placi L.G., Arturi M.F. y Brown A.D. 1992. Distribución y características estructurales de los talares de la Reserva de Biosfera "Parque Costero del Sur". *Revista de la Facultad de Agronomía La Plata*, 68:53–64.
- Grant T.A.**, Shaffer T.L., Madden E.M. y Pietz P.J. 2005. Time-specific variation in passerine nest survival: new insights into old questions. *Auk*, 122:661–672.
- Gregg M.A.**, Crawford J.A., Drut M.S. y Delong A.K. 1994. Vegetational cover and predation of Sage Grouse nests in Oregon. *Journal of Wildlife Management*, 58:162–166.
- Grishaver M.A.**, Mock P.J. y Presto K.L. 1998. Breeding behavior of the California Gnatcatcher in southwestern San Diego County, California. *Western Birds*, 29:299–32.
- Grueber C.E.**, Nakagawa S., Laws R.J. y Jamieson I.G. 2011. Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology*, 24:699–711.
- Guisan A.** y Zimmermann N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135:147–186.
- Hampe A.** 2001. The role of fruit diet within a temperate breeding bird community in southern Spain. *Bird Study*, 48:116–123.
- Harrell F.E.** 2001. *Regression Modeling Strategies: With Applications to Linear Models, Logistic Regression, and Survival Analysis*. Editorial Springer, Nueva York, Estados Unidos. Pp. 572.
- Hartley M.J.**, y Hunter Jr. M.L. 1998. A meta-analysis of forest cover, edge effects, and artificial nest predation rates. *Conservation Biology*, 12:465–469.
- Hauber M.E.** y Russo S.A. 2000. Perch proximity correlates with higher rates of cowbird parasitism of ground nesting Song Sparrows. *Wilson Bulletin*, 112:150–153.
- Hilty S.L.** 2011. Family Thraupidae. En: *Handbook of the Birds of the World*. Volumen 16. del Hoyo J., Elliott A. y Christie D.A. (Editores). Pp. 194–195. Editorial Lynx, Barcelona.
- Hinsley S.A.**, Bellamy P.E., Newton I. y Sparks T.H. 1995. Habitat and landscape factors influencing the presence of individual breeding bird species in woodland fragments. *Journal of Avian Biology*, 26:94–104.
- Hochachka W.M.**, Martin T.E., Artman V., Smith C. R., Hejl S.J. et al. 1999. Scale dependence in the effects of forest coverage on parasitization by Brown-headed Cowbirds. *Studies in Avian Biology*, 18:80–88.

- Holway D.A. 1991. Nest-site selection and the importance of nest concealment in the Black-throated Blue Warbler. *Condor*, 93:575–581.
- Hoover J.P., Brittingham M.C. y Goodrich L.J. 1995. Effects of Forest Patch Size on Nesting Success of Wood Thrushes. *Auk*, 112:146–155.
- Howlett J.S. y Stutchbury B.J. 1996. Nest concealment and predation in Hooded Warblers: Experimental removal of nest cover. *Auk*, 113:1–9.
- Hoyt D.F. 1979. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *Auk*, 96:73–77.
- Huber K.S. 2008. Effects of the introduced parasite *Philornis downsi* on nestling growth and mortality in the Medium Ground-Finch (*Geospiza fortis*). *Biological Conservation*, 141:601–609.
- Hummel A. y Rodríguez R.A. 2005. Áreas importantes para la conservación de las aves en Argentina. Sitios prioritarios para la conservación: Temas de Naturaleza y Conservación. En: Parque Costero del Sur. Di Giacomo A.S. (Editor). Pp. 11–54. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires.
- Ibañez L.M., Fiorini V.D., Montalti D., Di Iorio O. y Turienzo P. 2015. Parasitism by botflies *Philornis* sp. on European Starlings *Sturnus vulgaris*, an exotic bird in Argentina. *Ardeola*, 62:363–372.
- Ibañez-Álamo J.D., Magrath R.D., Oteyza J.C., Chalfoun A.D., Haff T.M., et al. 2015. Nest predation research: recent findings and future perspectives. *Journal of Ornithology*, 156:247–262.
- IUCN 2019. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2019-1. <http://www.iucnredlist.org>. Descargado el 11 de abril de 2019.
- Jara R.F., Crego R.D., Arellano F.J., Altamirano T.A., Ibarra J.T., et al. 2019. Breeding strategies of open-cup-nesting birds in sub-Antarctic forests of Navarino Island, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 92:2.
- Jehle G., Yackel Adams A.A., Savidge J.A. y Skagen S.K. 2004. Nest survival estimation: A review of alternatives to the Mayfield estimator. *Condor*, 106:472–484.
- Kattan G.H. 1998. Impact of brood parasitism. Why do House Wrens accept Shiny Cowbird eggs? En: Parasitic birds and their hosts: studies in coevolution. Rothstein S.I. y Robinson S.K. (Editores). Pp. 212–220. Oxford University Press, Nueva York, Estados Unidos.
- Kerns C.K., Ryan M.R., Murphy R.K., Thompson F.R. y Rubin C.S. 2010. Factors affecting songbird nest survival in Northern Mixed-grass Prairie. *Journal of Wildlife Management*, 74:257–264.
- Kershner E.L., Bollinger E.K. y Helton M.N. 2001. Nest-Site selection and renesting in the Blue-Gray Gnatcatcher (*Polioptila caerulea*). *The American Midland Naturalist*, 146:404–413.
- Kleindorfer S. y Dudaniec R.Y. 2009. Love thy neighbour? Social nesting pattern, host mass and nest size affect ectoparasite intensity in Darwin's Tree Finches. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63:731–739.
- Kleindorfer S., Peters K.J., Hohl L., Sulloway F.J. 2016. Flight behavior of an introduced parasite affects its Galapagos Island hosts: *Philornis downsi* and Darwin's finches. En: Biological Invasions and

- Animal Behaviour. Weis J.S. y Sol D. (Editores). Pp. 158–179. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Knutie** S.A., Owen J.P., McNew S.M., Bartlow A.W., Arriero E., et al. 2016. Galápagos mockingbirds tolerate introduced parasites that affect Darwin's finches. *Ecology*, 97:940–50.
- Kurki** S., Nikula A., Helle P. y Linden H. 2000. Landscape fragmentation and forest composition effects on grouse breeding success in boreal forests. *Ecology*, 81:1985–97.
- Lack** D.L. 1954. The natural regulation of animal numbers. Clarendon Press, Oxford, UK. Pp. 343
- Lahti** D.C. 2001 The 'edge effect on nest predation' hypothesis after twenty years. *Biological Conservation*, 99:365–374.
- Lampila** P., Mönkkönen M. y Desrochers A. 2005. Demographic responses by birds to forest fragmentation. *Conservation Biology*, 19:1537–1546.
- Lazo** I. y Anabalón J. 1991. Nesting of the Common Diuca finch in the central Chilean scrub. *Wilson Bulletin*, 103:143–146.
- Lens** L., Van Dongen S., Norris K., Githiru M. y Matthysen E. 2002. Avian persistence in fragmented rainforest. *Science*, 298:1236–1238.
- León** E.J. 2018. Vocalizaciones y éxito reproductivo de *Polioptila dumicola* (Aves: Polioptilidae) en el valle de inundación del río Paraná Medio: Implicancias de la contaminación acústica. Disertación de Doctorado. Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe, Argentina. Pp. 131.
- Lima** S.L. 2009. Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological Reviews*, 84:485–513.
- Linden** M. y Møller A.P. 1989. Cost of reproduction and covariation of life history traits in birds. *Trends in Ecology and Evolution*, 4:367–71.
- Llambías** P., Ferretti V. y Reboreda J.C. 2006. Egg discrimination and sex-specific pecking behaviour in parasitic cowbirds. *Ethology*, 112:1128–1135.
- Lloyd** J.D. y Martin T.E. 2005. Reproductive success of Chestnut-collared Longspurs in native and exotic grassland. *Condor*, 107:363–374.
- López** A.V., Fiorini V., Ellison K. y Peer B.D. 2018. Thick eggshells of brood parasitic cowbirds protect their eggs and damage host eggs during laying. *Behavioral Ecology*, 29:965–973.
- López** L., Izquierdo A., Manzoli D., Beldoménico P. y Giovanini L. 2016. A myiasis model for *Philornis torquans* (Diptera: Muscidae) and *Pitangus sulphuratus* (Passeriformes: Tyrannidae). *Ecological Modelling*, 328:62–71.
- Lopez de Casenave** J., Marone L., Jaksic F. y Camus P. 2007. Escalas. En: Ecología de Comunidades. Segunda edición ampliada. Jaksic F. y Marone L. (Editores). Pp. 193–213. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- Lowther** P.E. [internet]. 2018. Lists of victims and hosts of the parasitic cowbirds, version 15 May 2018. The Field Museum, Chicago, IL (USA). <http://fm1.fieldmuseum.org/aa/Files/lowther/CBLList.pdf>

- Loye J.E. y Carroll S.P. 1998. Ectoparasite behavior and its effects on avian nest site selection. *Annals of the Entomological Society of America*, 91:159–163.
- Manzoli D.E. 2014. Pichones parasitados por *Philornis* (Diptera: Muscidae): Importancia y potencial efecto del cambio climático. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Litoral Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas. Pp. 154.
- Manzoli D.E., Antoniazzi L.R. y Beldomenico P.M. 2011. Cambio ambiental global, parásitos y la salud de sus hospedadores: las moscas parásitas del género *Philornis* en pichones de aves. *Hornero*, 26:45–53.
- Manzoli D.E., Antoniazzi L.R., Saravia M.J., Silvestri L., Rorhmann D. y Beldomenico P.M. 2013. Multi-level determinants of parasitic fly infection in forest passerines. *PLoS ONE*, 8:e67104.
- Marchant S. 1960. The breeding of some S.W. Ecuadorian birds. *Ibis*, 102:349–381.
- Marini M.Â., Oliveira de Matos Sousa N., Alves Borges F.J. y Batista Silveira M. 2009. Biología reproductiva de *Elaenia cristata* (Aves: Tyrannidae) em cerrado do Brasil Central. *Neotropical Biology and Conservation*, 4:3–12.
- Marini M.A., Robinson S.K. y Heske E.J. 1995. Edge effects on nest predation in the Shawnee national forest, southern Illinois. *Biological Conservation*, 74:203–213.
- Martin T.E. 1992. Breeding productivity considerations: what are the appropriate habitat features for management? En: Ecology and conservation of neotropical migrant landbirds. Hagan III J.M. y Johnston D.W. (Editores). Pp. 455–472. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., Estados Unidos.
- Martin T.E. 1993. Nest predation among vegetation layers and habitat types: Revising the dogmas. *American Naturalist*, 141:897–913.
- Martin T.E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation and food. *Ecological Monographs*, 65:101–127.
- Martin T.E. 1996. Life history evolution in tropical and south temperate birds: What do we really know? *Journal of Avian Biology*, 7:263–272.
- Martin T.E. 2004. Avian life-history evolution has an eminent past: does it have a bright future? *Auk*, 121:289–301.
- Martin T.E. y Geupel G.R. 1993. Nest-monitoring plots: methods for locating nests and monitoring success. *Journal of Field Ornithology*, 64:507–519.
- Martin T.E. y Li P. 1992. Life history traits of open vs. cavity-nesting birds. *Ecology*, 73:579–592.
- Martin T.E., Martin P.R., Olson C.R., Heidinger B.J. y Fontaine J.J. 2000. Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science*, 287:1482–1485.
- Mason P. 1985. The nesting biology of some passerines of Buenos Aires, Argentina. *Ornithological Monographs*, 36:954–972.

- Mason P. 1986. Brood parasitism in a host generalist, the Shiny Cowbird: I. The quality of different species as hosts. *Auk*, 103:52–60.
- Mason P. 1987. Pair formation in cowbirds: evidence found for Screaming but not Shiny Cowbirds. *Condor*, 89:349–356.
- Massoni V. y Rebores J.C. 1998. Costs of brood parasitism and the lack of defenses on the yellow-winged blackbird - shiny cowbird system. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 42:273–280.
- Massoni V. y Rebores J.C. 1999. Egg puncture allows Shiny Cowbirds to assess host egg development and suitability for parasitism. *Proceedings of the Royal Society*, 266:1871–1874.
- Massoni V. y Rebores J.C. 2002. A neglected cost of brood parasitism: egg punctures by Shiny Cowbirds during inspection of potential host nests. *Condor*, 104:407–411.
- Maugeri F.G. 2009. Registro de nidadas de cuatro huevos para el Churrinche (*Pyrocephalus rubinus*) en la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Nuestras Aves*, 54:65–68.
- Mayer-Gross H., Crick H.Q.P. y Greenwood J.J.D. 1997. The effect of observers visiting the nests of passerines: an experimental study. *Bird Study*, 44:1, 53–65.
- Mayfield H.F. 1975. Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bulletin*, 87:456–466.
- McIntyre S. y Hobbs R. 1999. A framework for conceptualizing human effects on landscapes and its relevance to management and research models. *Conservation Biology*, 13:1282–1292.
- McNew S.M. y Clayton D.H. 2018. Alien invasion: biology of *Philornis* flies highlighting *Philornis downsi*, an Introduced Parasite of Galapagos Birds. *Annual Review of Entomology*, 63:369–387.
- Medeiros R.C.S. y Marini, M.Á. 2007. Biología reproductiva de *Elaenia chiriquensis* (Lawrence) (Aves: Tyrannidae) em Cerrado do Brasil Central. *Revista Brasileira de Zoologia*, 24:12–20.
- Menezes J.C.T. y Marini M.A. 2017. Predators of bird nests in the Neotropics: a review. *Journal of Field Ornithology*, 88:99–114.
- Mermoz M.E. y Rebores J.C. 1998. Nesting success in Brown-and-yellow Marshbirds: effects of timing, nest site and brood parasitism. *Auk*, 115:871–878.
- Mezquida E.T. 2002. Nidificación de ocho especies de Tyrannidae en la reserva de Ñacuñán, Mendoza, Argentina. *Hornero*, 17:31–40.
- Mezquida E.T. y Marone L. 2001. Factors affecting nesting success of a bird assembly in the central Monte Desert, Argentina. *Journal of Avian Biology*, 32:287–296.
- Montgomerie R.D. y Weatherhead P.J. 1988. Risks and rewards of nest defense by parent birds. *Quarterly Review of Biology*, 63:167–187.
- Murray B.G. 2000. Measuring annual reproductive success in birds. *Condor*, 102:470–473.
- Nambiar E.K. y Sands R. 1993. Competition for water and nutrients. *Canadian Journal of Forest Research*, 23:1955–1968.
- Narosky T. y Salvador S. 1998. Nidificación de las Aves Argentinas (Tyrannidae). Asociación Ornitológica del Plata. Buenos Aires, Argentina. Pp. 135.

- Narosky T. e Yzurieta D. 2012. Aves de Argentina y Uruguay: Guía para la identificación. Editorial Vázquez Mazzini, Buenos Aires, Argentina. Pp. 432.
- Nelder J.A. y Wedderburn R.W.M. 1972. Generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society*, 135:370–384.
- Nores A.I. 1995. Botfly ectoparasitism of the Brown Cacholote and the Firewood-gatherer. *Wilson Bulletin*, 107:734–738.
- Norman R.F. y Robertson R.J. 1975. Nest-searching behavior in the Brown-headed Cowbird. *Auk*, 92:610–611.
- Norment C.J. 1993. Nest-site characteristics and nest predation in Harris' Sparrows and White-crowned Sparrows in the Northwest Territories, Canada. *Auk*, 110:769–777.
- O'Connor J.A., Dudaniec R.Y y Kleindorfer S. 2010. Parasite infestation and predation in Darwin's Small Ground Finch: contrasting two elevational habitats between islands. *Journal of Tropical Ecology*, 26:285–292.
- Olguín P.F. 2017. Biología reproductiva de especies de aves del río Paraná Medio, Argentina. Disertación de Doctorado. Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe, Argentina. Pp. 133.
- Oniki Y. 1983. Notes on fly (Muscidae) parasitism of nestlings of South American birds. *Le Gerfaut*, 73:281–286.
- OPDS 2019. Reserva Natural Bahía Samborombón. Organismo Provincial para el Desarrollo Sostenible. <http://wwwa.opds.gba.gov.ar/ANPSite/index.php/paginas/ver/samborombon>
- Ortega C.P. 1998. Cowbirds and other brood parasites. University of Arizona Press, Tucson, Arizona, Estados Unidos. Pp. 371.
- Ortega C.P. y Ortega J.C. 2001. Effects of Brown-headed Cowbirds on the nesting success of Chipping Sparrows in southwest Colorado. *Condor*, 103:127–133.
- Ortega C.P., Cruz A. y Mermoz M.E. 2005. Issues and controversies of cowbird (*Molothrus* spp.) management. En: Management of Cowbirds and Their Hosts: Balancing Science, Ethics, and Mandates. Ortega C. P., Chace J. F. y Peer B. D. (Editores). Pp. 6–15. Ornithological Monographs, no. 57.
- Ortega C.P., Ortega J.C., Rapp C.A., Vorisek S., Backensto S.A. y Palmer D.W. Effect of Research Activity on the Success of American Robin Nests. *Journal of Wildlife Management*, 61:948–952.
- Pagano L.G. y Mérida E. 2009. Aves del Parque Costero Sur. En: Parque Costero del Sur: Naturaleza, conservación y patrimonio cultural. Athor J. (Editor). Fundación de Historia Natural "Félix de Azara", Buenos Aires. Pp. 528.
- Parodi L. 1940. Distribución Geográfica de los Talaes la Provincia de Buenos Aires. *Darwiniana*, 4:33–56.
- Parodi L. 1942. ¿Por qué no existen bosques naturales en la llanura bonariense si los árboles crecen en ella cuando se los cultiva? *Revista del Centro de Estudiantes de Agronomía*, 30:387–390.

- Payne R.B. 1977. The ecology of brood parasitism in birds. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 8:1–28.
- Payne R.B. y Payne L.L. 1998. Brood parasitism by cowbirds: risks and effects on reproductive success and survival in Indigo Buntings. *Behavioral Ecology*, 9:64–73.
- Peer B.D. y Sealy S.G. 1999. Laying time of the Bronzed Cowbird. *Wilson Bulletin*, 111:137–139.
- Peer B.D. 2006. Egg destruction and egg removal by avian brood parasites: adaptiveness and consequences. *Auk*, 123:16–22.
- Perrins C. M. 1970. The timing of birds breeding seasons. *Ibis*, 112:242–255.
- Petit L.J. 1991. Adaptive tolerance of cowbird parasitism by Prothonotary Warblers. A consequence of nest-site limitation. *Animal Behaviour*, 41:425–432.
- Picman J. 1989. Mechanism of increased puncture resistance of eggs of Brown-headed Cowbirds. *Auk*, 106:577–583.
- Pinheiro J., Bates D., DebRoy S. y Sarkar D. 2018. R Core Team. *_nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models_*. R package version 3.1-137. <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>>.
- Poulin J. y Villard M. 2011. Edge effect and matrix influence on the nest survival of an old forest specialist, the Brown Creeper (*Certhia americana*). *Landscape Ecology*, 26:911–922.
- Pretelli M.G., Isacch J.P. 2013. Breeding biology of Spectacled Tyrant in the southeastern Pampas region, Argentina. *Wilson Journal of Ornithology*, 125:275–279.
- Quinn G.P. y Keough M.J. 2002. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido. Pp. 537.
- Quiroga M. 2009. Host–parasite interactions between the parasitic fly *Philornis seguyi* (Diptera: Muscidae) and his host *Troglodytes aedon* (Aves: Troglodytidae): parasite life cycle and impact on host. Ph.D. dissertation, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Quiroga M.A. y Reboreda J.C. 2012. Lethal and sublethal effects of botfly (*Philornis seguyi*) parasitism on house wren (*Troglodytes aedon*) nestlings. *Condor*, 114:197–202.
- Quiroga M.A. y Reboreda J.C. 2013. Sexual differences in life history traits of *Philornis seguyi* (Diptera: Muscidae) parasitizing House Wrens (*Troglodytes aedon*). *Annals of the Entomological Society of America*, 6:222–27.
- R Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Rabuffetti F.L. y Reboreda J.C. 2007. Early infestations by botflies (*Philornis seguyi*) decreases chick survival and nesting success in Chalk-browed Mockingbirds (*Mimus saturninus*). *Auk*, 124:898–906.
- Reboreda J.C., Mermoz M.E., Massoni V., Astié A.A. y Rabuffetti F.L. 2003. Impacto del parasitismo de cría del Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*) sobre el éxito reproductivo de sus hospedadores. *Hornero*, 18:77–88.

- Ricklefs** R.E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contribution in Zoology*, 9:1–48.
- Ricklefs**, R.E. 1990. The economy of nature: A textbook in basic ecology. Chiron Press. New York, Estados Unidos de América. Pp. 455.
- Ridgely** et al. y BirdLife International. 2013. Digital Distribution Maps of the Birds of the Western Hemisphere, version 5.0. En: *BirdLife International and NatureServe (2013) Bird species distribution maps of the world*. IUCN Red List of Threatened Species.
- Robinson** S.K., Rothstein S.I., Brittingham M.C., Petit L.J. y Grzybowski J.A. 1995c. Ecology and behavior of cowbirds and their impact on host populations. En: Ecology and Management of Neotropical Migratory Birds. Martin T. E. y Finch D. M. (Editores). Pp. 428–460. Oxford University Press, Nueva York, Estados Unidos.
- Robinson** S.K., Thompson III F.R., Donovan T.M., Whitehead D.R. y Faaborg J. 1995a. Forest fragmentation and the regional population dynamics of songbirds. *Science*, 267:1987–1990.
- Robinson** S.K., Thompson III F.R., Donovan T.M., Whitehead D.R. y Faaborg J. 1995b. Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science*, 276:1987–1990.
- Robison** S.K. 1992. Population dynamics of breeding Neotropical migrants in a fragmented Illinois landscape. En: Ecology and conservation of Neotropical migrant landbirds. Hagan III J.M. y Johnston D.W. (Editores). Pp. 408–418. Smithsonian Inst. Press, Washington, DC, Estados Unidos
- Rolstad** J. 1991. Consequences of forest fragmentation for the dynamics of bird populations: conceptual issues and the evidence. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42:149–163.
- Romero Munhoz** M. 2015. Biología reproductiva de *Pyrocephalus rubinus* (Aves: Tyrannidae) No sul do Brasil. Disertación de Maestría, Pontificia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil. Pp. 72.
- Roper** J.J. 2005. Try and try again: nest predation favors persistence in a Neotropical bird. *Ornitología Neotropical*, 16: 253–262
- Rotella** J.J., Dinsmore S.J. y Shaffer T.L. 2004. Modeling nest-survival data: a comparison of recently developed methods that can be implemented in MARK and SAS. *Animal Biodiversity and Conservation*, 27:187–205.
- Rothstein** S.I. 1990. A model system for coevolution: Avian brood parasitism. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21:481–508.
- Roulin** A., Christe P., Dijkstra C., Ducrest A-L., Jungi T.W. 2007. Origin-related, environmental, sex and age determinants of immunocompetence, susceptibility to ectoparasites and disease symptoms in the barn owl. *Biological Journal of the Linnean Society of London*, 90:703–718.
- Saab** V. 1999. Importance of spatial scale to habitat use by breeding birds in riparian forests: A hierarchical analysis. *Ecological Applications*, 9:135–151.
- Salvador** S.A. 1983. Parasitismo de cría del renegrido (*Molothrus bonariensis*) en Villa María, Córdoba, Argentina (Aves: Icteridae). *Historia Natural*, 3:149–158.

- Salvador S.A. y Bodrati A. 2013. Aves víctimas del Parasitismo de Moscas del género *Philornis* en Argentina. *Nuestras Aves*, 58:16–21.
- Salvador S.A. y Bodrati A. 2014. Actualización de las víctimas de parasitismo del Tordo Renegrido (*Molothrus bonariensis bonariensis*) en la República Argentina. *Biológica*, 17:23–35.
- Sánchez-Losada M., Reyes Vázquez A.E., Rodríguez Santana F., Viña Dávila N. y López Iborra G. 2015. Biología reproductiva de *Poliioptila lembeyi* (Aves: Polioptilidae) en la Reserva Ecológica Siboney-Juticí, Santiago de Cuba, Cuba. *Journal of Caribbean Ornithology*, 28:6–10.
- Saunders D.A., Hobbs R.J. y Margules C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, 5:18–32.
- Scardamaglia R. y Reboresda J.C. 2014. Ranging behavior of female and male Shiny and Screaming Cowbirds while searching for host nests. *Auk*, 131:610–618.
- Scardamaglia R., Fiorini V.D., Kacelnik A. y Reboresda J.C. 2017. Planning host exploitation through prospecting visits by parasitic cowbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71:23.
- Schmidt K.A. y Whelan C. 1999. The relative impacts of nest predation and brood parasitism on seasonal fecundity in songbirds. *Conservation Biology*, 13:46–57.
- Segura L.N. 2011. Biología reproductiva del Cardenal Común (*Paroaria coronata*, Thraupidae) en talares del noreste de la provincia de Buenos Aires. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de la Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Pp. 193.
- Segura L.N. y Arturi M.F. 2009. Selección de sitios de nidificación del Cardenal Común (*Paroaria coronata*) en bosques naturales de Argentina. *Ornitología Neotropical*, 20: 203–213.
- Segura L.N. y Berkunsky I. 2012. Supervivencia de nidos del Cardenal común (*Paroaria coronata*) en un hábitat modificado en Argentina. *Ornitología Neotropical*, 23:489–498.
- Segura L.N. y Reboresda J.C. 2011. Botfly parasitism effects on nestling growth and mortality of Red-crested Cardinals. *Wilson Journal of Ornithology*, 123:107–115.
- Segura L.N. y Reboresda J.C. 2012a. Nest survival of Red-crested Cardinals increase with nest age in south-temperate forests of Argentina. *Journal of Field Ornithology*, 83:343–350.
- Segura L.N. y Reboresda J.C. 2012b. Red-crested Cardinal defences against shiny cowbird parasitism. *Behaviour*, 149:325–343.
- Segura L.N., Depino E.A., Gandoy F., Di Sallo F.G. y Arturi M.F. 2014. La distancia entre los parches de bosque y el tamaño de los árboles influyen en la abundancia del Cardenal común (*Paroaria coronata*) en bosques naturales de Argentina. *Interciencia*, 39:54–59.
- Segura L.N., Mahler B., Berkunsky I. y Reboresda J.C. 2015. Nesting Biology of the Red-crested Cardinal (*Paroaria coronata*) in south temperate forests of central Argentina. *Wilson Journal of Ornithology*, 127:249–258.
- Segura L.N., Masson D.A. y Gantchoff M.G. 2012. Microhabitat nest cover effect on nest survival of the Red-crested Cardinal. *Wilson Journal of Ornithology*, 124:506–512.

- Shaffer** T.L. 2004. A unified approach to analyzing nest success. *Auk*, 121:526–540.
- SIB** 2019. Reserva de Biósfera Parque Costero del Sur. Sistema de Información de Biodiversidad. https://sib.gob.ar/area/BUENOS%20AIRES*CS*Parque%20Costero%20del%20Sur
- Skutch** A.F. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis*, 91:430–455.
- Skutch** A.F. 1985. Clutch size, nesting success, and predation on nests of Neotropical birds, reviewed. *Ornithological Monographs*, 36:575–594.
- Small** M.F. y Hunter M.L. 1988. Forest fragmentation and avian nest predation in forested landscapes. *Oecologia*, 76:62–64.
- Sorenson** M.D. y Payne R.B. 2002. Molecular Genetic Perspectives on Avian Brood Parasitism. *Integrative and Comparative Biology*, 42:388–400.
- Spaw** C.D y Rohwer S. 1987. A comparative study of eggshell thickness in Cowbirds and other passerines. *Condor*, 89:307–318.
- Staab** C.A. y Morrison M.L. 1999. Managing riparian vegetation to control cowbirds. En: Research and Management of the Brown-headed Cowbird in Western Landscapes. Morrison M.L., Hall L.S., Robinson S.K., Rothstein S.I., Hahn D.C. y Rich T.D. (Editores). Pp. 18–22. Studies in Avian Biology, no. 18.
- Stephens** S.E., Koons D.N., Rotella J.J. y Willey D.W. 2003. Effects of habitat fragmentation on avian nesting success: a review of the evidence at multiple spatial scales. *Biological Conservation*, 115:101–110.
- Stupino** S.A., Arturi M.F. y Frangi J.L. 2004. Estructura del paisaje y conservación de los bosques de *Celtis tala* Gill. ex Planch. del NE de la provincia de Buenos Aires. *Revista Facultad de Agronomía*, 105:37–45.
- Stutchbury** B.J.M. y Morton E.S. 2001. Behavioral ecology of tropical birds. Academic Press, San Diego, California, Estados Unidos. Pp. 165.
- Sutherland** W.J. 2000. The conservation handbook. Research, management, and policy. Blackwell Science, Oxford, UK. Pp. 296.
- Svigelj** W.S. 2019. Brood reduction in neotropical birds: mechanisms, patterns, and insights from studies in the Imperial Shag (*Phalacrocorax atriceps*). En: Behavioral Ecology of Neotropical Birds. Rebores J.C., Fiorini V.D. y Tuero D.T. (Editores). Capítulo 5. Springer, Switzerland.
- Svigelj** W.S., Fernández G.J. y Mermoz M.E. 2009. Effects of nest-site characteristics and parental activity on cowbird parasitism and nest predation in Brown-and-yellow Marshbirds. *Journal of Field Ornithology*, 80:9–18.
- Taylor** P.D. y Merriam G. 1995. Habitat fragmentation and parasitism of a forest damselfly. *Landscape Ecology*, 11:181–89.
- Taylor** W.K. y Hanson H. 1970. Observations on the Breeding Biology of the Vermilion Flycatcher in Arizona. *Wilson Bulletin*, 82:315–319.

- Teixeira** D.M. 1999. Myiasis caused by obligatory parasites. Ib. General observations on the biology of species of genus *Philornis meinert*. En: Myiasis in man and animals in the neotropical region; bibliographic database. Guimarães J.H. y Papavero N. (Editores). Pp. 51–70. Editora Plêiade/FAPESP, São Paulo, Brazil.
- Temple** S.A. 1986. The problem of avian extinctions. En: Current Ornithology. Vol. 3. Johnston R.F. (Editor). Plenum Press, Nueva York, Estados Unidos. Pp. 453–485.
- Tewksbury** J.J., Garner L., Garner S., Lloyd J.D., Saab V. y Martin T.E. 2006. Tests of Landscape Influence: Nest Predation and Brood Parasitism in Fragmented Ecosystems. *Ecology*, 87:759–768.
- Thiollay** J.M. 1999. Responses of an avian community to rain forest degradation. *Biodiversity and Conservation*, 8:513–534.
- Thompson III** F.R. 1994. Temporal and spatial patterns of breeding Brown-headed Cowbirds in the midwestern United States. *Auk*, 111:979–990.
- Thompson III** F.R., Donovan T.M., DeGraaf R.M., Faaborg J. y Robinson S.K. 2002. A multi-scale perspective of the effects of forest fragmentation on birds in eastern forests. En: Effects of Habitat Fragmentation on Birds in Western Landscapes: Contrasts With Paradigms from the Eastern United States. George T.L. y Dobkin D.S. (Editores). Pp. 8–19. Studies in Avian Biology 25.
- Thompson III** F.R., Robinson S.K., Donovan T.M., Faaborg J., Whitehead D.R. y Larsen D.R. 2000. Biogeographic, landscape, and local factors affecting cowbird abundance and host parasitism levels. En: Ecology and Management of Cowbirds and Their Hosts: Studies in the Conservation of North American Passerine Birds. Smith J.N.M., Cook T.L., Rothstein S.I., Robinson S.K. y Sealy S. G. (Editores). Pp. 271–279. University of Texas Press, Austin.
- Thompson** J.N. y Willson M.F. 1978. Evolution of temperate fruit/bird interactions: Phenological strategies. *Evolution*, 33:973–982.
- Tjørve** E. y Tjørve K.M.C. 2010. A unified approach to the Richards-model family for use in growth analyses: why we need only two model forms. *Journal of Theoretical Biology*, 267:417–425.
- Tuero** D.T., Fiorini V.D. y Reboreda J.C. 2007. Effects of Shiny Cowbird parasitism on different components of House Wren reproductive success. *Ibis*, 149:521–529.
- Ursino** C.A., De Mársico M.C. y Reboreda J. C. Brood parasitic nestlings benefit from unusual host defenses against botfly larvae (*Philornis* spp.). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73:146.
- Vrána** J., Remes V., Matysiokova B., Tjørve K.M.C. y Tjørve E. 2018. Choosing the right sigmoid growth function using the unified-models approach. *Ibis*, 12592.
- Weidinger** K. 2002. Interactive effects of concealment, parental behaviour and predators on the survival of open passerine nests. *Journal of Animal Ecology*, 71:424–437.
- Weidinger** K. 2008. Nest monitoring does not increase nest predation in open-nesting songbirds: inference from continuous nest-survival data. *Auk*, 125:859–868.
- White** G.C. y Burnham K.P. 1999. Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46:120–139.

- Wilcove** D.S., McLellan C.H. y Dobson A.P. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. En: Conservation biology. The science of scarcity and diversity. Soulé M.E. (Editor). Pp. 237–256. Sinauer.
- Wiley** J.W. 1985. Shiny Cowbird parasitism in two avian communities in Puerto Rico. *Condor*, 87:165–176.
- Wiley** J.W. 1988. Host selection by the Shiny Cowbird. *Condor*, 90:289–303.
- Wiley** J.W., Post W. y Cruz A. 1991. Conservation of the Yellow-shouldered Blackbird *Agelaius xanthomus*, an endangered West Indian Species. *Biological Conservation*, 55:119–138.
- Winterstein** S.R. y Raitt R.J. 1983. Nestling growth and development and the breeding biology of the Beechey Jay. *Wilson Bulletin*, 95:256–268.
- Xiao** H., Hu Y., Lang Z., Fang B., Guo W., et al. 2017. How much do we know about the breeding biology of bird species in the world? *Journal of Avian Biology*, 48:513–518.
- Yom-Tov** Y., Christie M.I. y Iglesias G.J. 1994. Clutch size in passerines of southern South America. *Condor*, 96:170–177.
- Young** B.E. 1993. Effects of the parasitic botfly *Philornis carinatus* on nestling House Wrens, *Troglodytes aedon*, in Costa Rica. *Oecologia*, 93:256–262.
- Zamora-Vilchis** I., Williams S.E. y Johnson C.N. 2012. Environmental Temperature Affects Prevalence of Blood Parasites of Birds on an Elevation Gradient: Implications for Disease in a Warming Climate. *Plos One*, 7:e39208.
- Zanette** L., Doyle P. y Tremont S.M. 2000. Food shortage in small fragments: evidence from an area-sensitive passerine. *Ecology*, 81:1654–1666.
- Zanette** L., MacDougall-Shakleton E., Clinchy M. y Smith J.N. 2005. Brown-headed Cowbirds skew host offspring sex ratios. *Ecology*, 86:815–820.

APÉNDICE I

Apéndice I. Tabla resumen de los principales parámetros reproductivos y características para la Tacuarita Azul (*Poliophtila dumicola*), el Churrinche (*Pyrocephalus rubinus*), el Naranjero (*Pipraeidea bonariensis*) y el Fiofio Pico Corto (*Elaenia parvirostris*). Los datos se presentan como media ± EE (mínimo-máximo).

Nidos monitoreados	Duración temporada reproductiva (días)	Construcción del nido (días)	Especies de árbol nido	Altura del nido desde el suelo (m)	Altura del árbol nido (m)
Tacuarita Azul					
Total = 207	122 ± 9,2 (140 máx.)	7,8 ± 0,3 (6-11)	Tala (93,7%)	4,1 ± 0,11 (1-8,9)	6,9 ± 0,13 (2,3-11,3)
2015-2016 = 84			Coronillo (3,5%)		
2016-2017 = 58			Ceibo (1,4%)		
2017-2018 = 65			Molle (1,4%)		
Churrinche					
Total = 302	106 ± 4,8 (116 máx.)	8,4 ± 0,3 (6-11)	Tala (98,6%)	3,1 ± 0,08 (1-8,1)	5,4 ± 0,09 (1,8-12,4)
2015-2016 = 93			Coronillo (0,7%)		
2016-2017 = 96			Ceibo (0,7%)		
2017-2018 = 113					
Naranjero					
Total = 55	97 ± 13,5 (123 máx.)	5,3 ± 0,3 (5-6)	Tala (58,2%)	4,6 ± 0,2 (2,5-9,1)	6,3 ± 0,2 (3,65-10)
2015-2016 = 12			Coronillo (41,8%)		
2016-2017 = 16					
2017-2018 = 27					
Fiofio Pico Corto					
Total = 99	99 ± 4,4 (115 máx.)	7,8 ± 0,2 (7-8)	Tala (86,9%)	3,64 ± 0,12 (1,05-8,1)	6,2 ± 0,18 (2,75-11,54)
2015-2016 = 37			Coronillo (9,1%)		
2016-2017 = 33			Molle (1%)		
2017-2018 = 29			Ceibo (2%)		
			Álamo (1%)		

	Distancia del nido al borde de la copa (m)	Puesta	Período de incubación (días)	Huevos (largo y ancho = mm; masa = g)	Tamaño de puesta	Período de pichones (días)	Parejas reproductivas
Tacuarita Azul	0,62 ± 0,03 (0-3)	Días sucesivos	13,9 ± 0,1 (13-15)	Largo = 15,8 ± 0,01 (14,7-17,6) Ancho = 12,1 ± 0,03 (11,4-12,8) Masa = 1,3 ± 0,01 (1-1,5)	3 ± 0,4 (2-4)	13,5 ± 0,1 (12-16)	2015-2016 = 39 2016-2017 = 21 2017-2018 = 25
Churrinche	0,45 ± 0,02 (0-2,4)	Días sucesivos	13,8 ± 0,04 (12-15)	Largo = 17,2 ± 0,06 (15,9-19,9) Ancho = 13 ± 0,03 (12,1-13,9) Masa = 1,5 ± 0,01 (0,9-1,9)	2,9 ± 0,03 (2-5)	13,3 ± 0,2 (11-16)	2015-2016 = 51 2016-2017 = 53 2017-2018 = 57
Naranjero	0,44 ± 0,03 (0,2-1,2)	Días sucesivos	12,3 ± 0,1 (12-14)	Largo = 25 ± 0,2 (23,3-26,6) Ancho = 17,6 ± 0,12 (16,1-18,4) Masa = 3,9 ± 0,07 (3,4-4,5)	2,9 ± 0,08 (2-4)	11,7 ± 0,4 (10-15)	2015-2016 = 8 2016-2017 = 12 2017-2018 = 24
Fiofio Pico Corto	0,49 ± 0,03 (0,05-1,6)	Día por medio	14 ± 0,03 (13-14)	Largo = 19,7 ± 0,2 (16,7-22,3) Ancho = 14,3 ± 0,12 (11,8-15,8) Masa = 2,1 ± 0,05 (1,5-2,8)	2,3 ± 0,07 (1-4)	13,9 ± 0,3 (11-16)	2015-2016 = 32 2016-2017 = 21 2017-2018 = 25

Destino de los nidos	Supervivencia de huevos	Éxito de eclosión	Supervivencia de pichones	Productividad	Número de volantones por nido exitoso	Prevalencia de <i>Philornis</i>
Tacuarita Azul						
Exitosos = 55 (26,6%)	0,95 ± 0,02 (0,67–1)	0,92 ± 0,02 (0,33–1)	0,95 ± 0,02 (0,33–1)	0,71 ± 0,04 (0–1)	2,41 (1–4)	20,3% (15/74 nidos)
Depredados = 84 (40,6%)						
<i>Philornis</i> = 12 (5,8%)						
Tordo Renegrado = 34 (16,4%)						
Condiciones climáticas = 5 (2,4%)						
Error de manipulación = 4 (1,9%)						
Causa desconocida = 10 (4,8%)						
No se supo el destino = 3 (1,4%)						
Churrinche						
Exitosos = 91 (30,1%)	0,95 ± 0,01 (0,33–1)	0,91 ± 0,02 (0–1)	0,90 ± 0,02 (0,33–1)	0,82 ± 0,03 (0,33–1)	2,33 ± 0,08 (1–3)	29% (42/145 nidos)
Depredados = 164 (54,3%)						
<i>Philornis</i> = 20 (6,6%)						
Condiciones climáticas = 10 (3,3%)						
Error de manipulación = 2 (0,7%)						
Causa desconocida = 15 (5%)						
Naranjero						
Exitosos = 16 (29,1%)	0,90 ± 0,03 (0,67–1)	0,89 ± 0,05 (0–1)	0,97 ± 0,03 (0,67–1)	0,81 ± 0,06 (0,33–1)	2,38 ± 0,21 (1–4)	37% (10/27 nidos)
Depredados = 20 (36,4%)						
<i>Philornis</i> = 9 (16,4%)						
Tordo Renegrado = (1,8%)						
Condiciones climáticas = 4 (7,3%)						
Error de manipulación = 2 (3,6%)						
Causa desconocida = 3 (5,4%)						
Fiofio Pico Corto						
Exitosos = 37 (37,4%)	0,99 ± 0,01 (0,67–1)	0,49 ± 0,03 (0–1)	0,97 ± 0,02 (0,50–1)	0,91 ± 0,03 (0,50–1)	2,03 ± 0,11 (–3)	30,2% (13/43 nidos)
Depredados = 56 (56,6%)						
<i>Philornis</i> = 1 (1%)						
Condiciones climáticas = 1 (1%)						
Error de manipulación = 1 (1%)						
Causa desconocida = 3 (3%)						

	Latencia <i>Philornis</i> (días)	Intensidad <i>Philornis</i> por pichón (larvas)	Nidos parasitados por Tordo Renegrido	Rango temporal de parasitismo de Tordo Renegrido	Intensidad de parasitismo de Tordo Renegrido (huevos)	Huevos parásitos (largo y ancho = mm; masa = g)	Tasa de supervivencia diaria (probabilidad acumulada)
Tacuarita Azul	6,8 ± 0,6 (2-10)	13,7 ± 2,5 (1-33)	Total = 70 2015-2016 = 20 2016-2017 = 29 2017-2018 = 21	4 oct - 22 ene	1,4 ± 0,08 (1-3)	Largo = 24,6 ± 0,2 (19,5-29,2) Ancho = 18,9 ± 0,2 (13,8-24,2) Masa = 4,8 ± 0,08 (3,4-5,5)	0,950 ± 0,09 (21,3%)
Churrinche	5,8 ± 0,4 (2-11)	11 ± 1,5 (1-37)	—	—	—	—	0,963 ± 0,09 (33,3%)
Naranjero	4,8 ± 0,9 (2-9)	16,1 ± 3,6 (3-37)	Total = 14 2015-2016 = 3 2016-2017 = 7 2017-2018 = 4	25 oct - 10 ene	1,2 ± 0,13 (1-2)	Largo = 22,6 ± 0,2 (18-23,6) Ancho = 18,5 ± 0,15 (17,8-19,3) Masa = 4,1 ± 0,1 (3,6-4,6)	0,938 ± 0,18 (19%)
Fiofo Pico Corto	6,8 ± 0,8 (2-11)	5,3 ± 1,2 (1-14)	2 en 2016-2017	—	1 ± 0,0 (1)	—	0,970 ± 0,19 (40,3%)