Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo

Selección de sitios de nidificación y efecto del hábitat en el éxito reproductivo de *Colaptes campestris* (Carpintero Campestre) y *Colaptes melanochloros* (Carpintero Real) (Aves: Picidae) en talares bonaerenses

Lic. Adrián Jauregui

Director: Luciano Noel Segura

Tesis presentada para optar por el título de Doctor en Ciencias Naturales

"(...) el mundo sigue siendo algo enigmático y misterioso.

Lo único que necesitamos para descubrirlo es tener capacidad de asombro"

El Mundo de Sofía – Jostein Gaarder

AGRADECIMIENTOS

Muchísima fue la gente la que me acompañó durante estos casi cinco años de trabajo. Si me olvidare de alguno/a, espero sepa comprender y le doy mis disculpas en adelante. Sin sus aportes, nada de esto habría sido posible.

A mis viejos, Paula y Esteban, que me apoyaron en todas las decisiones que tomé en mi vida y que siempre me ofrecieron su ayuda cuando la necesité.

A Luciano, quien, sin conocerme, confió en mí desde el inicio, me acompañó con mis dudas, me formó en mis primeros pasos en investigación y por las discusiones para el desarrollo de la tesis. Gracias por tanta paciencia.

A mi hermano Agustín, estando a más de 10.000 km de distancia, siempre me acompañó en las decisiones, me preguntó como venía y me transmitía su siempre claro punto de vista.

A mis primas, Vicky, Pili, Loli y Belu, que, con su belleza y encanto, fueron mi motor durante los momentos compartidos en familia, y de otros momentos también.

A mis abuelos, Tata y Bubú, quienes fueron una fuente de curiosidad constante con sus preguntas sobre mi trabajo y que también me ayudaron muchísimo en mi vida de diversas maneras.

Al "Flako", Exequiel, por el aguante a lo largo de cinco años compartidos, campo, cursos y laboratorio, y, sobre todo, por las miles de charlas y aprendizajes que tuvimos, siempre queriendo buscar nuestra propia verdad y nunca quedarnos tranquilos con la primera respuesta.

A mi banda querida y hermana, la Rancing Mood, que me acompaña desde hace más de 15 años y que siempre están, gracias por el amor y por la música creada en grupo. Jere, Justi, el Ruso, Lucho, Santi, Facu, Nico, Lai, Jessi, Vane, Cay, Aguito, Walde, Fede, Fer, Tinche, Mari y Lu.

Al Cuarteto Obrero, Germán, Pancho y Santiago, por las innumerables noches compartidas. Fueron invaluable y necesarias durante todo el proceso que comenzó hace casi 10 años.

Al Amargo Obrero, el Frasco Spinetta y todo el colectivo con el que transitamos la base de operaciones en calle 66. Wone, Goyo, Tincho, el Ruso López, Marquitos, Ber, Lucas Lanusse, Dami, Marian, Juan Galliari, Juampi Garderes, Rodri Calvo, el Boris, Mati Moreno, Chachi, Santi Pastorino, Guido, el Pelado, Juan Errea, el Muro, Pedro, Rafa Garrafa y Garrafa.

A la banda de Biologos con la que compartimos muchos momentos, creciendo en la vida universitaria y aprendiendo en cada parte del proceso. Vicky, Agus, Yermi, Ro, Maru, Aylu, Euge, Andre, Flor, Licha, Lau, Anahí, Brenda, Carme, Elu, Seba, Juan Salgado, Dani Funes y Alexis.

Al equipo de Extensión, Talaes de Punta Indio, que siempre fue el nexo interdisciplinario entre mi trabajo y otros actores sociales de la comunidad de Punta Indio. Todxs lxs que pasaron por el proyecto merecen mi más sincero agradecimiento y respeto. A la comunidad de Punta Indio que nos recibe cada año y a cada niño/a con la que nos encontramos.

A mi familia, Valentín, Darío, Fabiana, Malena, Julieta, Sergio, Waldo, Raulito, Marita, Mario, Inés, Emilio, Lisandro, Margarita, Fer, Tizi, Sofi, Mía, Luana, Vicka, Pato, Alberto, Luca, Gaby, Beba, Pelusa, Julia, Alejandro, Luisina, Clara, Ema y Juliana.

Al grupo de Estadística, con quienes forjamos una amistad donde lo observado nunca fue igual a lo esperado. Rodri, Noe, Mari, Gigia, Vir y Emi.

A Diego Montalti, por abrirme las puertas de la Sección Ornitología y ayudarme con mi presentación a beca doctoral.

A Pachi Girini, ex-compañero de trabajo y gran filósofo contemporáneo, por todas las discusiones e intercambios, además de sus aportes bibliográficos para la redacción de la tesis.

A Clara Trofino, persona hermosa que me crucé en la vida y que siempre me saca una sonrisa, ya sea a distancia o en persona.

A mis compañeros del laboratorio, Martín Colombo, Andrés Ibáñez, Daniela Fuchs, Lucas Garbin, Diego Torres, Lucía Ibáñez y Facundo Palacio, por todos sus aportes y por bancarme a diario en la rutina del subsuelo del Museo.

A los pasantes de campo, Lucrecia y Lucas, que dedicaron mucho tiempo valioso para ayudarme y sin sus aportes, todo ese trabajo habría sido mucho más dificultoso.

A los voluntarios extranjeros que me ayudaron en muchos aspectos durante mi trabajo de campo y dejaron una gran experiencia en conjunto. 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.

A las cuatro fantásticas de Corrientes, Mela, Noe, Puche y Sofi, por el aguante en el último tramo de la tesis.

A Vero, por el amor, el aguante y los momentos compartidos durante un movido cuarto año.

Al grupo de la rosca política nocturna, Cami, Mari, la Negra, Male y Yami.

Al "grupo de mi hermano", Lucho, Mario, Ramiro, Ariel, Vito, Valbu, Xavi, Lea, Joto, Apoc, Neda y Fermín.

Al coro del Hospital Sbarra, por los cientos de conciertos y noches que creamos en conjunto.

A mis compañeros y compañeras de la agrupación Construcción Graduadxs, buscadores incansables de la justicia social y militantes de la lucha para un país soberano que responda a las necesidades de su pueblo.

A mis compañeros y compañeras de Nuevo Encuentro, Paloma, Mae, Nahuel, la Turca, Vicky, Marcela, Maru, Fede, Lautu, Cami, Willy y Elías.

A Facundo De Martino, Luciano López y la cátedra de Levantamiento Geológico, por prestarme la brújula y el clinómetro, enseñarme a usarlos, y explicarme cómo funciona el magnetismo en el planeta.

A Sabrina Rodríguez, por la ayuda en la determinación de la densidad de madera.

A Mario Saparrat y Gerardo Robledo, por la ayuda en la determinación de los hongos.

A Valeria Ojeda, Alejandro Schaaf, Igor Berkunsky, Martjan Lammertink, Sergio Salvador y la comunidad de investigadores en aves "huequeras", por las enseñanzas y conversaciones sobre este misterioso grupo de aves.

A Rodrigo Haedo y a Inovo Industrial, por el diseño de las herramientas utilizadas.

A Hugo Merlo, Roxana Aramburú, Germán Marateo y Martín Ciancio, por las conversaciones "de pasillo" en distintos momentos de la tesis.

A César, por las aventuras donde comencé a apreciar el mundo natural.

A Natalia Nytián, mi maestra, guía y amiga, con la que fuimos forjando un camino colectivo de aprendizaje constante a base de la práctica.

A Rubén Duca, baterista de excelencia, buena persona y profesor, por la paciencia en las clases en la "Emu" y en su casa de Villa Elisa.

A María Luisa y su familia, por permitirme trabajar en Luis Chico.

A Néstor, Felipe y Jorge.

A mis compañeros/as de la cátedra, Humberto, Martín, Laura, Maury y María Inés.

Al pueblo argentino por sus sacrificados aportes, y a la gestión de Cristina Kirchner, por su política de invertir en Ciencia y Tecnología, los que permitieron la obtención de mi beca.

A todos los ornitólogos con los que tuve la oportunidad de intercambiar opiniones.

A todas las personas que me crucé en el camino, de una u otra manera aportaron a que este proyecto se lleve adelante.

ÍNDICE

RESUMEN.....	8
ABSTRACT.....	10
CAPÍTULO 1 - INTRODUCCIÓN, ESPECIES ESTUDIADAS Y MARCO TEÓRICO.....	12
Introducción	12
Especies estudiadas	15
Características de este estudio.....	19
Objetivo General.....	20
Objetivos Específicos.....	20
Hipótesis generales.....	21
Organización de la tesis.....	23
CAPITULO 2 - ÁREA DE ESTUDIO Y METODOLOGÍA GENERAL DE TRABAJO	25
Resumen	25
Área de estudio	25
Metodología general del monitoreo de nidos.....	31
Construcción y selección de modelos candidatos y análisis.....	35
CAPÍTULO 3 - CAVIDADES Y SELECCIÓN DE SITIOS DE NIDIFICACIÓN.....	39
Resumen	39
Introducción	40
Materiales y métodos	43
Resultados.....	51
Discusión.....	60
CAPÍTULO 4 - PARÁMETROS REPRODUCTIVOS GENERALES.....	66
Resumen	66
Introducción	67
Materiales y métodos	71
Resultados.....	76
Discusión.....	91
CAPÍTULO 5 - TASAS DIARIAS DE SUPERVIVENCIA DE LOS NIDOS.....	98
Resumen	98
Introducción	99
Materiales y métodos	101

Resultados.....108

Discusión.....118

CAPÍTULO 6 - DISCUSIÓN Y CONSIDERACIONES FINALES.....123

APÉNDICE130

BIBLIOGRAFÍA CITADA.....135

RESUMEN

Este estudio tuvo como objetivo principal evaluar cómo las características del hábitat (medidas a distintas escalas) afectan la reproducción de dos especies de carpinteros (el Carpintero Real *Colaptes melanochloros* y el Carpintero Campestre *Colaptes campestris*). Particularmente, se caracterizaron los sitios utilizados para nidificar y se evaluó la potencial selección de variables ambientales a la hora de construir cavidades nuevas, comparando los árboles utilizados con aquellos disponibles en el ambiente. Por otro lado, se registraron los principales parámetros del ciclo reproductivo, incluyendo la supervivencia de nidos. Finalmente, se modelaron las relaciones entre los parámetros reproductivos y las características ambientales y temporales dentro del área de estudio. Durante tres temporadas reproductivas consecutivas (2015-2016, 2016-2017 y 2017-2018) se monitorearon 157 intentos de nidificación, 58 de Carpintero Campestre y 99 de Carpintero Real. Los carpinteros utilizaron 120 cavidades, que ocurrieron en 111 árboles, siendo un ~80% en Tala. El Carpintero Campestre utilizó árboles que fueron de mayor tamaño y cavidades de mayor volumen que los utilizados por el Carpintero Real. El Carpintero Real tuvo mayor propensión a excavar, tendencia no encontrada en el Carpintero Campestre. Ambos carpinteros evitaron sitios poco fragmentados y con abundante cobertura de la vegetación, mientras que utilizaron árboles de tamaño intermedio, si se los compara con aquellos disponibles en el ambiente. La densidad de madera en los árboles utilizados para nidificar ($0,4 \text{ g/cm}^3$) fue menor que la disponible en el ambiente ($0,5 \text{ g/cm}^3$). El Carpintero Campestre nidificó entre mediados de septiembre y mediados de enero, demoró al menos 15 días en construir una cavidad nueva y fue de nidada simple, excepto en los casos donde falló el primer intento, cuando se detectó un intento posterior. El tamaño modal de puesta fue de 4 huevos, que fueron incubados durante 11-12 días, mientras que los pichones permanecieron en el nido entre 28 y 31 días. Los pichones alcanzaron un peso asintótico de 167 g y el punto de máximo crecimiento ocurrió a los 7,0 días de edad. El volumen de la cavidad estuvo negativamente asociado al crecimiento de los pichones de Carpintero Campestre. El Carpintero Real nidificó entre mediados de septiembre y principios de enero, demoró al menos 21 días en construir una cavidad nueva, fue de nidada simple y se observaron parejas intentando criar una segunda nidada en los casos donde el primer intento

fracasó. El tamaño modal de puesta fue de 4 huevos, los huevos fueron incubados entre 11 y 13 días y los pichones permanecieron en la cavidad durante 26-30 días. Los pichones alcanzaron un peso asintótico de 119 g y el momento de máximo crecimiento fue a los 7,4 días de edad. Los pichones de ambas especies fueron afectados negativamente por la presencia de larvas del género *Philornis*. Se observó reducción de nidada en ambos carpinteros, donde el último pichón de cada nidada tuvo tasas de supervivencia y de crecimiento menores a la de sus hermanos. Sobre el éxito reproductivo, la probabilidad que tuvo un nido de Carpintero Campestre de sobrevivir fue de 38%, mientras que esta probabilidad fue de 46% para el Carpintero Real. La tasa de supervivencia diaria (TSD) fue en incremento conforme avanzó el ciclo de nidificación del Carpintero Real, mientras que, en el Carpintero Campestre, la TSD tuvo una disminución al momento de la eclosión y fue en aumento en la etapa de pichones. En el Carpintero Real, la TSD fue menor al principio y al final de la temporada reproductiva, teniendo su pico el centro de la temporada, mientras que en el Carpintero Campestre la relación entre estas variables fue tal que a medida que avanzó la temporada reproductiva, disminuyó la TSD. Las nidadas de Carpintero Real fueron más exitosas en cavidades excavadas que en cavidades reutilizadas, tendencia no encontrada en el Carpintero Campestre. Así mismo, de manera general, las especies coincidieron en su tamaño de puesta, su período de incubación y en las variables que mejor modelaron la relación con la tasa de supervivencia diaria. Ninguna de las características ambientales observadas explicó la variación de la supervivencia de nidos. Ya que los carpinteros seleccionaron árboles que tuvieron menor densidad de madera que aquellos disponibles en el ambiente, la tala indiscriminada de sectores de bosque podría disminuir la abundancia de árboles con estas características. La presente tesis se concibe como un estudio detallado de la biología reproductiva de dos especies neotropicales de carpinteros y la relación que los distintos parámetros reproductivos tienen con el hábitat. Simultáneamente, representa uno de los primeros estudios en monitorear exhaustiva y prolongadamente las poblaciones de estas especies en estas latitudes.

Palabras clave: biología reproductiva, cavidades, escalas espaciales, excavadores, densidad de madera, supervivencia de nidos.

ABSTRACT

The main objective of this study consisted on assessing the effect of habitat structure (measured at different spatial scales) on two woodpecker species (the Green-barred Woodpecker *Colaptes melanochloros* and the Campo Flicker *Colaptes campestris*) breeding biology. As a particular objective, to describe nest sites and to assess nest site selection patterns when building new cavities, by comparing used sites against available sites. In addition, to register the main parameters within the nesting cycle, including nest survival. Finally, the last objective included modelling the relationship between the breeding parameters and the environmental and temporal features within the study site. Nest-cavities were monitored throughout tree consecutive breeding seasons (2015-2016, 2016-2017 y 2017-2018) and were detected 58 nesting attempts by the Campo Flicker and 99 by the Green-barred Woodpecker, accounting a total of 157 nesting attempts between both species. A total of 120 cavities were used in 111 trees, which were, in ~80% of the cases, Tala trees. Regarding this point, the Campo Flicker nested in trees and cavities that were greater than those used by the Green-barred Woodpecker. On the contrary, the Green-barred Woodpecker was prone to excavate a new cavity each year, a pattern not observed in the Campo Flicker. At a habitat scale, woodpeckers avoided less fragmented areas with higher vegetation cover at a habitat scale. Nevertheless, if compared with available trees, woodpeckers used trees that had an intermediate size and, moreover, used trees had lower wood density ($\sim 0,4 \text{ g/cm}^3$) than available trees ($\sim 0,5 \text{ g/cm}^3$). The Campo Flicker nested between mid-September and mid-January, built its cavities in, at least, 15 days and was single brooded, except pairs with a failed first attempt, which had a second attempt after the first one failed. Clutch size was 4 eggs, the incubation period lasted 11-12 days and nestlings remained in the nest between 28 and 31 days. Nestlings reached an asymptotic weight of 167 g and maximum growth was reached at an age of 7,0 days. In addition, nestling growth was negatively affected by each increment of cavity volume. The Green-barred Woodpecker nested between mid-September and early January, built its cavities in, at least, 21 days, was single brooded and a second attempt was found for breeding pairs with a failed first attempt. Clutch size was 4 eggs, incubation lasted 11-13 days and nestling period was

26-30 days. Nestlings reached an asymptotic weight of 119 g and reached their maximum growth when they were 7,4 days old. Both species nestlings were negatively affected by the presence of *Philornis* botfly larvae. In addition, younger nestlings within the brood had lower chance of survival and less maximum growth rate than their older brothers. An average Campo Flicker nest had a 38% chance of surviving the entire nesting cycle while this probability was 46% in the Green-barred Woodpecker. Daily survival rate (DSR) had a positive relationship with nest age in the Green-barred Woodpecker, but had its lower value at the hatching moment in the Campo Flicker, increasing again in the nestling stage. Moreover, in the Green-barred Woodpecker there was a DSR peak in the center of the breeding season and there was a negative relationship between time of breeding and DSR in the Campo Flicker. As a general point of view, species had similar clutch sizes, incubation periods and DSR variation was explained by the same variables. Although there were no habitat features that explained nest survival at a large scale, woodpeckers selected trees that had lower wood density than those available in the environment. This result suggests that indiscriminate tree logging could diminish the amount of trees with these characteristics (*i.e.* the preferred nesting features of these two woodpecker species). This thesis is proposed to be a detailed study of the breeding ecology of two Neotropical woodpecker species and the effects of habitat features in these. Simultaneously, it represents one of the first studies to exhaustively monitor these species populations within these latitudes.

Key words: breeding biology, cavities, excavators, nest survival, spatial scales, wood density.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN, ESPECIES ESTUDIADAS Y MARCO TEÓRICO

Introducción

La familia Picidae se encuentra conformada por aves denominadas “carpinteros” y una de sus principales características es que colocan sus huevos en cavidades que son mayoritariamente excavadas por ellos mismos (Winkler y Christie 2002, Gorman 2014). En este sentido, los carpinteros son considerados “ingenieros ecosistémicos” (Robles y Martin 2014), ya que, en bosques naturales, el ~70% de las cavidades son fabricadas por ellos (Cockle et al. 2011a), proveyendo sitios de nidificación y/o de dormitorio a otros grupos de aves como Passeriformes y Psittaciformes y también mamíferos (Hogstad 2006, Cornelius et al. 2008, Cockle et al. 2011b), entre otros organismos.

Los principales estudios en especies de carpinteros se han realizado en Europa y Norteamérica. Por un lado, el grupo ha sido caracterizado por un paradigma que afirma que los carpinteros necesitan madera muerta para construir sus cavidades (Schepps et al. 1999). Recientemente, Lorenz et al. (2015) argumentaron que los carpinteros seleccionarán árboles que favorezcan el proceso de excavación a la hora de construir cavidades nuevas, y que esto puede generar que utilicen, por ejemplo, árboles con madera dura en el exterior y blanda en el interior. Otros estudios reportan que los carpinteros pueden seleccionar los sitios de nidificación de acuerdo a las características del ambiente (Deng y Gao 2005, Kozma y Kroll 2011, Gow y Wiebe 2014). Kozma y Kroll (2011) encontraron que los carpinteros prefieren sectores de bosque con una mayor cantidad de árboles en el ambiente de nidificación, ya que esto podría dotarlos de una mayor cantidad de recursos alimenticios a una distancia menor. Por otra parte, Gow y Wiebe (2014) sugirieron que los sitios con mayor cobertura de la vegetación son seleccionados porque permiten una mayor supervivencia de los volantones, ya que les brinda mayor protección en un momento vulnerable de su ciclo de vida.

Se ha reportado que existen numerosos factores afectando el éxito reproductivo de las aves que anidan en cavidades, incluyendo factores a nivel de la cavidad (Wiebe y Swift 2001, Zhu et al. 2012), a nivel del ambiente (Kozma y Kroll 2011, Tremblay et al. 2014), temporales (Berkunsky et al. 2016) o comportamentales (Frei et al. 2015). Zhu et al. (2012) sugirieron que las cavidades con entradas más pequeñas y cámaras a mayor profundidad brindarán mayor protección a la nidada, al evitar ciertos depredadores, resultando en un mayor éxito reproductivo. Complementariamente, Wiebe y Swift (2001) sugirieron que el tamaño de la cavidad puede influenciar el tamaño de puesta o el crecimiento de los pichones. A nivel del hábitat, Berl et al. (2014) reportaron que las parejas que utilizaron sitios con mayor cobertura arbórea en el entorno inmediatamente cercano al hueco de entrada tuvieron mayor éxito reproductivo en relación a sitios menos cubiertos e hipotetizaron que una mayor cobertura protege a los nidos de los depredadores. Por otra parte, Deng y Gao (2005) indicaron que los nidos en sitios más fragmentados tuvieron menos probabilidad de sobrevivir, y argumentaron que una mayor fragmentación favorece los movimientos de los depredadores en el bosque. Finalmente, Tremblay et al. (2014) reportaron que una mayor cantidad de árboles en el ámbito de nidificación beneficia el crecimiento de los pichones por la cercanía hacia sitios de búsqueda de alimento. Existen evidencias de que, a lo largo de la temporada reproductiva, la tasa de éxito reproductivo disminuye (Kozma y Kroll 2011, Zhu et al. 2012, Berkunsky et al. 2016) y la hipótesis general argumenta que existe un aumento en la densidad y habilidad de encontrar nidos por parte de los depredadores a medida que avanza la temporada reproductiva, lo que disminuye el éxito reproductivo. Por último, estudios en aves del Hemisferio Norte reportan que a medida que avanza el ciclo de nidificación, aumenta la vulnerabilidad de la nidada (Martin et al. 2000, Lloyd y Martin 2005). La hipótesis más fuerte indica que una mayor actividad de los parentales (Skutch 1985) y/o un incremento en el volumen y frecuencia de las vocalizaciones de los pichones (Briskie et al. 1999), aumenta la exposición del nido.

En la región Neotropical, los ambientes han sufrido considerables modificaciones (Cockle et al. 2011b, Cockle et al. 2017), vinculadas, principalmente, a la tala de madera y la extensión de la frontera agrícola, y éstas pueden tener importantes efectos sobre sus historias de vida (Martin 2004), sobre su comportamiento (Vergara et al. 2015) o sobre su distribución (Hinsley et al. 1996). Sin embargo, estudios incluyendo una descripción

de la biología reproductiva en aves neotropicales o explorando los efectos que las modificaciones ambientales tienen sobre la misma son aún escasos (Martin 2004, Xiao et al. 2017). Simultáneamente, considerando que los pícidos dependen de sustratos arbóreos que tengan ciertas características para excavar sus cavidades (Cockle et al. 2012, Vergara-Tabares et al. 2018), su comportamiento reproductivo puede verse comprometido con dichas modificaciones ambientales. No solo sigue siendo pobre el conocimiento que se tiene de la biología reproductiva de los carpinteros neotropicales (Xiao et al. 2017) sino que en muy pocas ocasiones se ha analizado las limitaciones que tienen para nidificar en ambientes modificados y evaluado el efecto de distintas características sobre el éxito reproductivo de estas aves.

De manera general, la depredación es uno de los principales factores afectando la supervivencia de nidos de las aves y, por ende, su éxito reproductivo (Martin 1993a, Cockle et al. 2015, Berkunsky et al. 2016). En este sentido, la acción de los depredadores es influenciada por las características ambientales y el sentido de la interacción entre estos factores (depredación-ambiente) dependerá del sitio analizado, las escalas consideradas y de la comunidad de depredadores presentes en el (Chiavacci et al. 2018). Teniendo en cuenta la comunidad de depredadores presentes en el área de estudio (ver Capítulo 2, *Área de estudio*), se ha reportado que la abundancia de comadrejas del género *Didelphis* se ve favorecida por ambientes formados por parches de bosque que se encuentren espaciados entre sí (Dijak y Thompson III 2000). En la misma línea, mamíferos de tamaño mediano, como el yaguarundí (*Puma yagouaroundi*) o el hurón menor (*Galictis cuja*), se ven favorecidos por la fragmentación del bosque (Chiavacci et al. 2018), ya que utilizan los espacios entre parches como corredores (Hillaert et al. 2019). En las cercanías de la cavidad-nido, una mayor cobertura arbórea podría ocultar el nido y a los volantones frente a depredadores aéreos frecuentes en el área de estudio, como el Halcón Plomizo *Falco femoralis*, el Taguató Común *Rupornis magnirostris*, el Gavilán Planeador *Circus buffoni* y el Gavilán Ceniciento *Circus cinereus*. Sin embargo, una mayor cobertura arbórea puede favorecer que las serpientes (e.g. *Philodryas* spp., importantes como depredadoras de nidos de aves en cavidades; Berkunsky et al. 2016) o la comadreja overa (*Didelphis albiventris*), detecten la cavidad al evitar, la mayor cobertura del dosel, la disipación de los olores desprendidos de la misma. Así mismo, una mayor cobertura puede obstaculizar la visión de los progenitores y, a su vez, puede favorecer que roedores

(e.g. *Akodon*, *Oligoryzomys* y *Oxymycterus* spp.), serpientes y mamíferos accedan con mayor facilidad a la cavidad utilizando las ramas (Vazquez y Farji-Brener 2018). Por último, en una escala menor, cavidades más estrechas podrían prevenir que animales de gran tamaño (e.g. el yaguarundí) accedan al contenido del nido (AJ, *observación personal*).

En esta tesis, se trabajó con dos poblaciones de carpinteros del género *Colaptes* y el sitio de estudio fueron los talaes bonaerenses. Este sitio representa una de las pocas comunidades boscosas dentro de la provincia de Buenos Aires (Brown et al. 2006), donde habitan y nidifican más de 300 especies de aves (Pagano y Mérida 2009) y donde solo se han estudiado unas pocas especies de Passeriformes (e.g. De Mársico et al. 2010, Segura y Reboresda 2012, Tuero et al. 2018). Los talaes han sido considerablemente modificados en su disposición y composición, principalmente debido a la tala de madera y la extracción de conchilla (ver Capítulo 2, *Área de estudio*), y se desconoce el efecto que estas acciones han tenido sobre la reproducción de los carpinteros. Teniendo en cuenta estos antecedentes, este estudio representa el primero en realizar una descripción exhaustiva y detallada del ciclo de nidificación de dos especies de carpinteros en un bosque con serios problemas de conservación dentro la provincia de Buenos Aires, sus preferencias en la elección de sitios de nidificación y la relación existente entre las características ambientales y su reproducción.

Especies estudiadas

Justificación del objeto de estudio seleccionado

El objeto de estudio de la presente tesis es representado por dos especies de carpinteros que utilizan los talaes bonaerenses como sitio de nidificación: el Carpintero Campestre (*Colaptes campestris* Vieillot, 1818) y el Carpintero Real (*Colaptes melanochloros* Gmelin JF, 1788). Estas especies fueron seleccionadas según una serie de criterios. Uno de estos criterios fue establecido en base a los antecedentes que indican que ambas especies son comunes en su área de distribución (Winkler y Christie 2002, De la Peña 2016), de lo que se dedujo la factibilidad de tomar los datos necesarios para contrastar las hipótesis formuladas (ver final del presente capítulo). Por otra parte, Xiao et al. (2017) clasifican a ambas especies como “parcialmente conocidas” en relación a la información publicada sobre sus historias de vida, por lo que nueva información en estas dos especies de aves

permitiría ampliar el conocimiento sobre las mismas. Como se mencionó arriba, evaluar el comportamiento reproductivo de estas dos especies de carpinteros y su adaptación a un hábitat modificado de Argentina ayudaría a esclarecer las relaciones que mantienen con el ambiente. Contar con esta información permitirá, además, dar un marco propositivo para la conservación de sectores de bosque que permitan brindar sitios de nidificación y dormitorio a la comunidad que utiliza las cavidades.

Colaptes: posición filogenética y características del género

Las dos especies de carpinteros que se utilizaron en el presente trabajo se encuentran dentro del género *Colaptes* Swainson, 1825, que se distribuye en el continente americano. Análisis moleculares sobre la filogenia de la familia Picidae arrojan que el género pertenece a la tribu Picini (Winkler et al. 2014, Dufort 2016) y distintos autores colocan a *Colaptes* junto al género *Piculus*, con quien tendría un antecesor común (Short 1972, Dufort 2016). Las filogenias citadas dan soporte al género *Colaptes*, haciéndolo un grupo estable que se encuentra representado, en la actualidad, por 14 especies (Dufort 2016), de las cuales 8 se encuentran en Sudamérica (Remsen et al. 2018) y 5 de ellas están en Argentina (De la Peña 2016). Una particularidad de este género es que varias de sus especies buscan su alimento principalmente en el suelo (Short 1972, Dias et al. 2013), lo que implica una importante diferencia con respecto a la mayoría de los carpinteros, que se alimentan en los árboles. Así mismo, se caracterizan por tener el culmen curvo y ser carpinteros que realizan numerosas vocalizaciones ('ruidosos'; Short 1972).

En relación al Carpintero Campestre y al Carpintero Real, a pesar de no ser consideradas especies hermanas (Dufort 2016), la dieta de ambas especies es, principalmente, a base de hormigas (Short 1972), aunque pueden recurrir a otros recursos alimenticios como arañas, larvas de insectos y coleópteros, entre otros (Winkler y Christie 2002). El Carpintero Real se diferencia levemente del Carpintero Campestre en lo referido a su modo de vida, ya que es una especie un poco más arborícola y es frecuente encontrarla en soledad mientras que el Carpintero Campestre suele ser visto alimentándose en el suelo, formando grupos de individuos (Winkler y Christie 2002, Di Giacomo 2005).

Ambas especies ponen sus huevos en cavidades. Las cavidades que utilizan pueden ser excavadas por ellos mismos, pueden reutilizar una cavidad que fue excavada otro año, y también pueden reacondicionar cavidades naturales (De la Peña 2016). En Argentina principalmente excavan árboles, que pueden estar vivos, enfermos o muertos (De la Peña 2016), aunque también pueden usar otras estructuras, como postes de luz.

Carpintero Campestre El Carpintero Campestre es una especie de tamaño mediano (28-31 cm; 145-192 g), presenta un leve dicromatismo sexual a la altura del malar, teniendo los machos una marca de color rojo y las hembras una marca negra o el blancuzco característico de la zona gular (Figura 1.1). El pecho amarillo es particularmente llamativo y se expande hacia atrás del ojo mientras que la espalda presenta una configuración alternada entre pardo claro y oscuro.

Figura 1.1. Distribución del Carpintero Campestre (izquierda) indicando las subespecies *C. c. campestris* (naranja) y *C. c. campestroides* (amarillo), macho (centro) y hembra (derecha). Fotos: Adrián Jauregui.

Su área de distribución tiene su límite norte en Surinam (donde hay algunas poblaciones aisladas), sigue hacia el sur por el centro y este de Brasil, Paraguay, el este de Bolivia y el centro-este de Argentina (Winkler y Christie 2002, BirdLife International[®] 2019; Figura 1.1). En Argentina se encuentra la subespecie *Colaptes campestris campestroides* que se encuentra en una franja continua que va desde el centro-oeste del país hacia el este, teniendo su límite sur en la provincia de Río Negro. Es un ave

ampliamente distribuida y abundante en la provincia de Buenos Aires (De la Peña 2016), llegando a ser común, incluso, en ambientes urbanos (Maragliano et al. 2009). Se encuentra comúnmente habitando en sabanas, pastizales, pampas abiertas, en los bordes de bosques y hasta zonas urbanas, por lo que es un ave característica y residente de ambientes abiertos (Winkler y Christie 2002).

La especie se ubica bajo la categoría de “preocupación menor” en cuanto a su estado de conservación (BirdLife International® 2019) y no se caracteriza por ser una especie comercializada en el mercado de mascotas.

Carpintero Real El Carpintero Real es una especie de tamaño mediano, aunque un poco más chica que el Carpintero Campestre (27-30 cm; 104-150 g). Es un ave particularmente llamativa ya que tiene la nuca de color rojo y, al igual que el Carpintero Campestre, los machos presentan el malar de color rojo y las hembras de color negro (Figura 1.2), mientras que presentan puntos negros bien definidos a nivel del pecho, que contrastan con el fondo amarillo.

Se distribuye desde el noreste de Brasil hasta el centro-sur de Argentina, es decir que su distribución es prácticamente simpátrica con el Carpintero Campestre (Winkler y Christie 2002, BirdLife International® 2019, Figura 1.2). En Argentina tiene una distribución más amplia que el Carpintero Campestre, alcanzando también las provincias de Jujuy y Salta (en el norte) y las provincias de Neuquén y Mendoza (en el oeste). También se encuentra bien representada en la provincia de Buenos Aires (De la Peña 2016) y se ha adaptado al avance de la urbanización, encontrándose en plazas y parques dentro de ciudades (Maragliano et al. 2009). Habitan una gran diversidad de hábitats, desde bosques hasta matorrales del desierto andino. Se los puede encontrar generalmente en bosques subtropicales húmedos o bosques de transición, mientras que también ocurren en sabanas y áreas abiertas (Winkler y Christie 2002). Generalmente nidifican y permanecen todo el año en las zonas que habitan.

A pesar de su color llamativo, esta especie no es común como ave de jaula y tampoco presenta mayores problemas de conservación, estando en la categoría de “preocupación menor” (BirdLife International® 2019).

Figura 1.2. Ejemplar hembra (izquierda) y macho (centro) de Carpintero Real y mapa de distribución de la especie (derecha).

Fotos: Adrián Jauregui.

Características de este estudio

En los últimos veinte años, los estudios a campo, como el desarrollado en el presente trabajo, han tendido a incluir análisis a múltiples escalas espaciales (por ejemplo, Holland et al. 2004, Bonnot et al. 2009, Anderson y La Montagne 2016, pero ver consideraciones de Jones 2001 y Jackson y Fahrig 2015) y temporales (Kozma y Kroll 2011, Segura y Reboresda 2012), ya que los resultados encontrados pueden interpretarse de manera distinta según la escala a la que se los analice (Sagarin y Pauchard 2010). Por ejemplo, podría ocurrir que una mayor densidad de individuos de la especie arbórea X, tenga un efecto positivo a pequeña escala (por ejemplo, por proveer mayor cantidad de sitios de alimentación para la especie Y), pero un efecto negativo a gran escala (por ejemplo, una gran densidad de árboles de la especie X permite la acción de un depredador Z de la especie Y). Así mismo, Chiavacci et al. (2018) destacan que es frecuente encontrar patrones escala-dependiente y que este tipo de patrones son los que permiten elaborar discusiones ecológicamente pertinentes y relevantes. Puntualmente, los autores destacan que la configuración del ambiente influye en la depredación de nidos y que estudiar patrones a sola escala sería una sobresimplificación de la realidad (Chiavacci et al. 2018). Por otra parte, analizar efectos temporales permite identificar evidencias de cambios en el entorno y que ocurran a distintas escalas (dentro

de un mismo año o en años distintos). Por un lado, puede haber recursos cuya disponibilidad sea variante según el avance de la temporada reproductiva (Elchuk y Wiebe 2003a). Adicionalmente, puede que mientras transcurre la temporada reproductiva haya un aumento en la actividad de los depredadores de nidos (Segura y Reboresda 2012) o en la intensidad y prevalencia de parásitos (Rabuffetti y Reboresda 2007). Simultáneamente, las variaciones climáticas entre años pueden tener efectos sobre el momento de inicio de la temporada reproductiva (Dias et al. 2013) o sobre la abundancia de alimento (Elchuk y Wiebe 2003a). Entonces, es importante analizar los fenómenos a distintas escalas, y una manera de analizar estos fenómenos es incorporar las variables medidas a través de las escalas como factores de explicación (Hewitt et al. 2007). En base a este último párrafo, se decidió considerar factores y características a distintas escalas ambientales (cavidad, árbol-nido, ámbito de nidificación cercano al nido, territorio de cría) y temporales (momento dentro de la temporada reproductiva y año de nidificación).

Objetivo General

El objetivo general de esta tesis fue caracterizar los sitios utilizados para nidificar por el Carpintero Campestre y el Carpintero Real, y evaluar los potenciales efectos que las características del entorno (considerado a distintas escalas espaciales y temporales) tienen sobre su reproducción, en base a dos poblaciones naturalmente distribuidas en el partido de Punta Indio, Buenos Aires.

Objetivos Específicos

1. Describir las cavidades del Carpintero Campestre y del Carpintero Real y evaluar la potencial preferencia por ciertas características a nivel del árbol o del territorio y sus diferentes patrones de selección.
2. Caracterizar la biología reproductiva del Carpintero Campestre y el Carpintero Real en relación a sus principales parámetros reproductivos (tamaño de puesta, período de incubación, permanencia de los pichones en el nido, supervivencia de nidos, entre otros), realizando, a su vez, una comparación entre las especies.

3. Evaluar si existen variables temporales y/o del ambiente (ambas medidas a distintas escalas), que tengan un efecto sobre la reproducción de las especies (tamaño de puesta, cantidad de volantones, supervivencia de nidos, crecimiento de pichones).

Hipótesis generales

Hipótesis 1: el proceso de excavación de cavidades nuevas está limitado por la densidad de la madera.

Hipótesis auxiliar: existe una relación positiva entre la densidad de madera y su dureza.

Predicción 1.1: Mayor cantidad de cavidades excavadas en árboles con baja densidad de madera, en relación a aquellos disponibles en el ambiente.

Hipótesis 2: A nivel del árbol-nido, las cavidades con entradas más pequeñas y localizadas más alto en los árboles, al evitar a un mayor número de depredadores, favorecerán el éxito de la nidada.

Hipótesis auxiliar: los depredadores disminuyen el éxito reproductivo.

Predicción 2.1: Mayores tasas de éxito reproductivo en cavidades con entradas más pequeñas en relación a cavidades con entradas de mayor tamaño.

Predicción 2.2: Mayores tasas de éxito reproductivo en cavidades más altas en los árboles, en relación a cavidades a menor altura.

Hipótesis 3: Sitios con mayor cobertura arbórea en el ámbito del árbol-nido y su entorno cercano disminuirán el éxito reproductivo, ya que ciertos depredadores se ven favorecidos.

Hipótesis auxiliar 1: una mayor cobertura de la vegetación evita la rápida disipación de los olores desprendidos de la cavidad, favoreciendo su detección por depredadores que utilizan el olfato como método de búsqueda de alimento (serpientes o la comadreja overa).

Hipótesis auxiliar 2: depredadores, como serpientes y mamíferos, pueden acceder al nido con mayor facilidad en sitios más cubiertos por contar con una mayor cantidad de ramas.

Predicción 3.1: menores tasas de éxito en sitios con mayor cobertura arbórea en el entorno cercano al árbol-nido, en relación a sitios menos cubiertos.

Hipótesis 4: A nivel del hábitat, una menor fragmentación obstaculizará los corredores de depredadores medianos, favoreciendo el éxito de la nidada.

Hipótesis auxiliar: la actividad y abundancia de comadrejas, hurones y gatos se ve favorecida por la fragmentación del bosque.

Predicción 4.1: mayores tasas de éxito en sitios menos fragmentados, en relación a sitios más fragmentados.

Hipótesis 5: Nidos más tempranos en la temporada serán menos vulnerables, por una menor actividad y una menor habilidad para encontrar los nidos por parte de los depredadores, favoreciendo el éxito de la nidada.

Predicción 5.1: mayores tasas de éxito en nidos más tempranos, en relación a nidos más tardíos.

Hipótesis 6: El nivel de actividad de los progenitores en la cavidad favorece la detección del nido por parte de los depredadores y, por consiguiente, la supervivencia de la nidada.

Hipótesis auxiliar: los depredadores que utilizan la visión para encontrar los nidos son favorecidos por la actividad de los parentales.

Predicción 6.1: la supervivencia de la nidada será menor en los momentos de mayor actividad del nido (e.g. la etapa temprana de la crianza de los pichones).

Organización de la tesis

Esta tesis se encuentra organizada en seis capítulos. El presente capítulo tiene como objetivo brindar el marco teórico necesario para la introducción a la temática abordada, al objeto de estudio y para expresar las hipótesis generales contrastadas durante el estudio. En el capítulo dos, se describe el área utilizada como sitio de muestreo, la metodología general para la búsqueda y monitoreo de nidos, la descripción de los análisis estadísticos realizados, sus criterios de selección y, por último, las limitaciones

del estudio. En el capítulo tres, se caracterizan las cavidades utilizadas por los carpinteros para nidificar y se contrastan las hipótesis de selección de sitios para construir sus cavidades a nivel del árbol y del hábitat, comparando los sitios utilizados con aquellos disponibles en el ambiente. En el capítulo cuatro, se describen los principales parámetros reproductivos de ambas especies, se evalúa si los mismos cambian en función de variables explicativas y se comparan los parámetros para las dos especies de carpinteros. En el capítulo cinco, se evalúan los efectos que las características ambientales y temporales tienen sobre la supervivencia de nidos. En el capítulo seis, se discuten los resultados generales de la tesis y se proponen lineamientos para futuros trabajos de investigación en base a los resultados encontrados.

CAPITULO 2

ÁREA DE ESTUDIO Y METODOLOGÍA GENERAL DE TRABAJO

Resumen

En el presente capítulo se resumen las principales características del área de estudio, figuras jurídicas que la componen, disposición y caracterización de los bosques, especies representadas y condiciones climáticas de la zona. En segundo lugar, se describe la metodología general utilizada para la búsqueda y monitoreo de nidos. En tercer lugar, se justifica la metodología utilizada para analizar las relaciones entre los datos, para la construcción de modelos candidatos y para seleccionar dichos modelos. Por último, se mencionan los alcances y limitaciones del presente trabajo.

Área de estudio

El trabajo de campo se llevó adelante en la estancia 'Luis Chico' (35° 20' S, 57° 11' O; Figura 2.1), ubicada sobre la Ruta Provincial # 11, dentro del partido de Punta Indio, provincia de Buenos Aires. La estancia se encuentra en el ámbito de la Reserva de Biósfera (UNESCO© 2017) "Parque Costero del Sur" (Patrimonio Natural© 2012), fundada en el año 1984, que a su vez está dentro del Refugio de Vida Silvestre Bahía de Samborombón (OPDS© 2019). El Parque Costero del Sur abarca parte de los partidos de Magdalena y Punta Indio, cubriendo una superficie de ~24.000 hectáreas y fue creada con el fin de conservar una gran variedad de ambientes como las selvas en galería, los talaes, juncales, humedales y pastizales (Patrimonio Natural© 2012). El Refugio de Vida Silvestre comprende una mayor superficie (~200.000 hectáreas) y es una figura creada por las autoridades de la provincia de Buenos Aires para conservar los ambientes de la zona y, en consecuencia, su flora y fauna (OPDS© 2019). En sintonía con estas figuras jurídicas, este sitio ha sido considerado Área Importante para la Conservación de las Aves (AICA) (Hummel y Rodríguez 2005). Esta última categorización se debe a que se han registrado

cinco especies de aves globalmente amenazadas (Hummel y Rodríguez 2005), y la diversidad de ambientes que la componen ha permitido la presencia de más de 300 especies en la zona (Pagano y Mérida 2009, Pagano et al. 2017).

Figura 2.1. Mapa que indica la ubicación geográfica de la estancia Luis Chico. Dentro de la provincia de Buenos Aires (izquierda) y en el partido de Punta Indio (centro), la estancia Luis Chico se encuentra en la intersección de la Ruta Provincial #11 y circunvalación Punta Indio-Verónica (derecha), a 8 km de la localidad de Punta del Indio y a 15 km de Verónica.

En esta región se encuentran bosques que se conocen localmente como “talaes bonaerenses”. Estos bosques representan una de las únicas masas boscosas de la provincia de Buenos Aires (Arturi y Goya 2004, Brown et al. 2006) y son considerados como un subdistrito dentro de la provincia fitogeográfica del Espinal (Cabrera 1976, Haene 2006). Conforman una estrecha faja que recorre su perímetro (salvo el Delta) desde el extremo norte por el este hasta la altura de la ciudad de Mar del Plata (Haene 2006; Figura 2.2). Son parches lineales y continuos en la parte norte, y de diversas formas (lineales, circulares, semilunares) en el resto de su distribución (Haene 2006). En el partido de Punta Indio, los bosques se encuentran asociados a depósitos calcáreos (conchilla) y los parches de bosque se disponen en forma de cordones por sobre los depósitos calcáreos (Figura 2.3), dejando entre ellos un espacio, llamado intercordón (Arturi y Goya 2004), aunque también pueden aparecer en forma de parches aislados (Figura 2.3). De esto se desprende que la disposición de los talaes en esta región se encuentra definida por las características del suelo (Arturi y Goya 2004).

Figura 2.2. Distribución de los Talares (banda roja) en la provincia de Buenos Aires.

Imagen tomada de Segura y Jauregui, 2018.

Las especies arbóreas que se encuentran más representadas en los talares son el Tala (*Celtis ehrenbergiana*) y el Coronillo (*Scutia buxifolia*) (Segura y Arturi 2009, Figura 2.4). Los bosques pueden presentar dominancia de alguna de estas dos especies o puede haber una co-dominancia de ambas especies (Goya et al. 1992, Segura y Arturi 2009). Además de estas especies dominantes, pueden hallarse otras especies representativas

Figura 2.3. Sectores de la estancia Luis Chico con parches aislados (izquierda) y cordones de bosque separados por un intercordón (derecha).

Imagen: Adrián Jauregui.

de los talaes, como el Molle (*Schinus longifolius*), el Sauco (*Sambucus australis*), el Ombú (*Phytolacca dioica*) y la Sombra de Toro (*Jodina rhombifolia*) (Arturi y Goya 2004). Estas especies arbóreas sirven como sitio de alimentación y nidificación de diversas especies de aves (Marateo et al. 2009, Pagano y Mérida 2009, Segura y Arturi 2009).

Figura 2.4. Sectores de la estancia Luis Chico donde se observan el Tala (arriba-izquierda), el Coronillo (arriba-derecha), el Ceibo (abajo-izquierda) y un sector con dos cordones de bosques separados por un amplio intercordón central (abajo-derecha).

Fotos: Silvan Stöckli, Francisco Cellone, Adrián Jauregui y Ellen Grim, respectivamente.

La estancia “Luis Chico” tiene una superficie de 2000 ha. Los bosques (que representan un 10% de la superficie total de la estancia) han sido modificados de su disposición natural en distintos momentos y hoy en día se observan parches heterogéneos, tanto en su disposición como en su composición. Teniendo en cuenta la clasificación realizada por Goya (1992), esta estancia presenta clara dominancia de Tala por sobre el Coronillo (ver Capítulo 3), mientras que gran parte de su superficie se encuentra representada por pastizales. En la estancia también pueden encontrarse

ejemplares de Molle y Ombú, aunque en menor abundancia. Sobre la costa del río se encuentra una gran población de Ceibo (*Erythrina crista-galli*; Figura 2.4). Por otra parte, mientras que un 3% de la superficie boscosa está cubierta por plantaciones de Eucaliptus (*Eucalyptus* sp.), un 2% ha sido colonizada por otras especies arbóreas exóticas como el Álamo (*Populus* sp.), Pino (*Pinus* sp.), Paraíso (*Melia azedarach*) y Acacia Negra (*Gleditsia triacanthos*) (Figura 2.5).

Figura 2.5. Especies arbóreas exóticas presentes en la estancia Luis Chico. Paraíso (izquierda-arriba izquierda), Álamo (izquierda-abajo) y Eucalipto (derecha).

Fotos de uso libre de Internet.

En relación a las variables climáticas, la zona de Punta Indio tiene una temperatura media anual que se encuentra entre 15 °C y 17 °C, mientras que las precipitaciones anuales oscilan entre 850 mm y 1065 mm (Burgos 1968). La zona se encuentra entre un mínimo de 0 y un máximo de 8 metros sobre el nivel del mar (Google Earth® 2019). Las temperaturas y precipitaciones medias para los meses que comprenden el período monitoreado se resumen en la Tabla 2.1 mientras que la densidad de la madera de los árboles más abundantes de la estancia Luis Chico, se resumen en la Tabla 2.2.

A pesar de las figuras jurídicas creadas para la conservación de los talares (Parque Costero del Sur y Refugio de Vida Silvestre), estos bosques se encuentran bajo un continuo proceso de degradación desde hace más de 50 años (Arturi y Goya 2004) y

paulatinamente ha ido disminuyendo la superficie cubierta por bosques (Matteucci 2004). Esto se debe a que buena parte de la superficie que se encuentra protegida por estas figuras se encuentra bajo el dominio privado, con escasa regulación por parte del estado (Stupino et al. 2004), lo que implica una gran dificultad para la conservación del ambiente. Las principales causas de esta degradación han sido el avance de la frontera agrícola y de la frontera urbana (Parodi 1940, Arturi y Goya 2004), en particular, la extracción de conchilla y la tala selectiva de madera.

Tabla 2.1. Temperaturas (en °C) y precipitaciones (en mm) medias por mes para el período de monitoreo de nidos y la histórica para el partido de Punta Indio.

Mes	Histórica		Temporada		Temporada		Temporada	
	1981-2010		2015-2016		2016-2017		2017-2018	
	Temp	Prec	Temp	Prec	Temp	Prec	Temp	Prec
Septiembre	9,6	64,7	11,9	33	11,8	48	14,3	93
Octubre	15,7	100,2	15,8	79	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
Total	17,6	435,6	18,2	282	18,5	347,5	18,6	442,9

Los principales depredadores de nidos de aves que anidan en cavidades dentro del área de estudio son: la comadreja overa (*Didelphis albiventris*), el hurón menor (*Galictis cuja*), serpiente del pastizal (*Philodryas patagoniensis*), yaguarundí (*Puma yagouaroundi*), roedores (*Akodon*, *Oligoryzomys* y *Oxymycterus* spp.), el Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y el Chinchero Chico (*Lepidocolaptes angustirostris*) (Athor 2009). Los depredadores de adultos y, especialmente, de volantones son el Halcón Plomizo *Falco femoralis*, el Taguató Común *Rupornis magnirostris*, el Gavilán Planeador *Circus buffoni* y el Gavilán Ceniciento *Circus cinereus* (Athor 2009).

Metodología general del monitoreo de nidos

Búsqueda y monitoreo de nidos

Se realizó una búsqueda intensiva de nidos entre los meses de septiembre y enero, durante las temporadas reproductivas 2015-2016, 2016-2017 y 2017-2018. Los nidos fueron encontrados en dos etapas. En primer lugar, la detección del territorio mediante la observación de despliegues reproductivos por parte de la pareja (principalmente vocalizaciones) y, en segundo lugar, la búsqueda del hueco de entrada de la cavidad entre los potenciales sitios dentro del territorio. Una vez encontrada la cavidad, se le asignó un número y estado al momento del encuentro (construcción, puesta, incubación o pichones) y todas las cavidades fueron monitoreadas hasta su finalización (éxito o fracaso). Si la cavidad era encontrada en construcción, la siguiente visita se diagramaba según el grado de avance de la excavación para evitar el abandono del nido. Si el nido era encontrado en puesta, las siguientes visitas se hacían en días consecutivos para determinar el tamaño de puesta. Una vez iniciada la incubación, los nidos fueron visitados cada cuatro días hasta el momento de la eclosión (período de incubación en De la Peña 2016 y Resultados del Capítulo 4), cuando fue visitado nuevamente en días consecutivos para determinar el éxito de eclosión. Durante la etapa de pichones, los nidos fueron visitados cada cuatro días para realizar mediciones de los pichones hasta la última etapa de su desarrollo. Durante los últimos días previos al vuelo de los pichones, los nidos eran observados a distancia para evitar su vuelo prematuro y se consideraban activos si los adultos eran observados entregando alimento. Para el monitoreo de nidos, se utilizó un espejo circular de 5 cm. de diámetro (pegado a un soporte de alambre) a través del cual se observó el contenido del nido, mientras se iluminaba con una linterna de pequeño calibre atada a un hilo (Figura 2.6).

Figura 2.6. Sistema de visualización de la cámara de la cavidad, utilizando un espejo circular y una linterna.

Tabla 2.2. Densidad de madera de las especies más representadas en la estancia Luis Chico.

Especie	Densidad de madera (g/cm³)*
Tala	0,81
Coronillo	1,06
Molle	0,67
Ceibo	0,25
Álamo	0,42
Paraíso	0,48
Eucalipto	0,78
Acacia Negra	0,67

*Madera seca. Fuente: INTI.

Los nidos fueron considerados exitosos si al menos un pichón logró abandonar la cavidad exitosamente. Esto era asumido si los pichones desaparecían entre dos visitas consecutivas al nido, sin rastro de depredación (por ejemplo, restos de plumas en las cercanías del nido) y con edad suficiente para volar o, si se localizaba la pareja alimentando a los volantones en el ámbito del territorio. Por otra parte, los nidos fueron considerados depredados si el contenido del nido desaparecía entre dos visitas consecutivas en etapa de huevos o en etapa de pichones, cuando los mismos aún no tuvieran edad suficiente para volar. Los nidos fueron considerados abandonados cuando no se detectó actividad de la pareja en dos visitas consecutivas, cuando los pichones se encontraban muertos en el fondo del nido (sin señales de depredación), cuando la rama en la que se encontraba el nido estaba quebrada (probablemente a causa de factores climáticos) o cuando se observaba interacción con el Estornino Pinto (*Sturnus vulgaris*) y este último terminaba usando la cavidad.

La extracción y devolución de huevos y pichones fueron tareas sumamente difíciles ya que dependieron de la accesibilidad del nido (posibilidad de llegar cómodo al hueco de entrada), la forma de la cavidad y la profundidad a la que se encontraba la cámara de la cavidad. Por esta razón, hubo casos en donde sólo pudo extraerse una porción del contenido del nido, y otros donde directamente no pudieron extraerse los huevos o pichones. En lugar de utilizar el método descrito por Ibarzabal y Tremblay (2006), donde realizan un agujero al árbol-cavidad, para poder acceder a la cámara del nido, se desarrollaron dos herramientas especialmente diseñadas para estos monitoreos. Esta decisión se tomó pensando en la probable alteración que el árbol que se utilizaba para nidificar podía sufrir debido a la perforación y, a su vez, que podían liberarse olores que posiblemente atraerían un mayor número de depredadores. Entonces, para la extracción de los huevos (para marcado y medición) se desarrolló una herramienta que consta de una varilla de alambre con una superficie plana en un extremo. En dicha superficie se colocaba un pedazo de cinta donde los huevos eran pegados y extraídos cuidadosamente. Luego de realizadas las mediciones correspondientes, la devolución de los huevos en la cavidad se realizó con otra herramienta diseñada durante el presente proyecto (Figura 2.7). Se colocaba el huevo en un frasco cilíndrico de plástico y por su abertura se cruzaba un hilo de plástico que sostuviera al huevo (Figura 2.7). Este recipiente era acoplado a una varilla de alambre y una vez que tocaba el fondo de la cavidad, se removía el hilo de plástico, dejando el huevo en el fondo de la cavidad por efecto de su propio peso (Figura 2.7). Por otro lado, los pichones fueron extraídos utilizando una herramienta fabricada durante el desarrollo de la presente tesis (Figura 2.8). Cuenta con una varilla flexible que pasa por un tubo a 90°, ubicándose en uno de los extremos la punta de un cable acoplado a un gatillo y en el otro extremo, el cable se encuentra atado a un tornillo enganchado a un resorte que cuando es tirado por el cable, cierra una "garra" de alambres donde el pichón queda capturado para su extracción (Figura 2.8). Los pichones fueron regresados a la cavidad utilizando un cordón que era pasado por un tubo de plástico flexible, permitiendo sostener al pichón desde afuera y liberándolo al tocar el fondo de la cavidad. Teniendo en cuenta que cada visita en la que se realizaron mediciones de huevos o pichones, duró 15-30 minutos, según la complejidad de cada caso (dificultad de trepar y acceder a la

cavidad; cantidad de huevos o pichones a medir; etc.), se discutirá sobre los posibles efectos de esta metodología en el Capítulo 6.

Figura 2.7. Sistema fabricado para colocar huevos de carpinteros en las cámaras-nido (izquierda). El huevo es colocado en el cilindro de plástico (centro-arriba), luego el sistema se ingresa por el hueco de entrada (centro-abajo) hasta alcanzar el fondo de la cavidad (derecha-arriba) donde es liberado (derecha-abajo).

Figura 2.8. Sistema de extracción de pichones (izquierda), donde 1 es el gatillo, 2 y 3 representan la varilla flexible, 4 es el sistema de agarre con alambre y 5 es un espejo para ver el interior de la cavidad mientras se realizaba la extracción; Pichón enlazado para ser colocado en la cámara-nido (derecha).

Para cada nido se estableció: 1) fecha de inicio del nido (puesta del primer huevo, ver más abajo); 2) fecha de inicio de la incubación; 3) fecha de eclosión (primer pichón en nacer); 4) fecha de vuelo de pichones o 4') fecha de fracaso del nido y, eventualmente, 5) causa del fracaso del nido (abandonado/depredado).

El inicio de cada nido se relativizó al 15 de septiembre, ya que no se registraron ni estimaron inicios de puesta antes de esa fecha en ninguna de las temporadas. La fecha de inicio de puesta se determinó de manera directa cuando se encontró el nido con un huevo ($n = 70$ nidos) o de manera indirecta cuando se encontró en incubación o pichones. La determinación indirecta en nidos encontrados durante la incubación de los huevos fue realizada a partir de la fecha de eclosión de los huevos, considerando 12 días de incubación, inicio de incubación con el anteúltimo huevo (Resultados Capítulo 4) y asumiendo que se observó la puesta completa. Para los nidos encontrados en etapa de pichones, se determinó el inicio de la puesta utilizando las medidas de masa, pico, ala y tarso de los pichones (Resultados del Capítulo 4).

En los casos donde hubo un intento de nidificación fallido y se encontraba un inicio de puesta de la misma especie en la misma zona, posterior al fallo del nido y dentro de los 15-20 días transcurridos luego de detectado el fallo (ver Capítulo 4), se consideró que esa puesta pertenecía a la misma pareja.

Construcción y selección de modelos candidatos y análisis

Construcción de modelos y análisis

En general, a partir de una pregunta y/o fenómeno observado-leído, se formula una o más hipótesis que intentan responder dicha pregunta y/o explicar el fenómeno (Hempel 1987). Entonces, estas conjeturas son sometidas a contrastación empírica (Popper 1980), lo que indica que las hipótesis sirven de guía que nos orienta sobre cuáles son los datos que permitirán contrastar dicha sentencia (Hempel 1987). Históricamente, las pruebas de hipótesis han sido la herramienta a través de la cual se contrastan las hipótesis científicas, a pesar de que, generalmente, son poco informativas (Anderson et al. 2000), son

lógicamente pobres (uso arbitrario de α) y, además, no permiten ver la importancia relativa de cada variable (Anderson et al. 2000, Burnham y Anderson 2002).

En este contexto, el enfoque de la teoría de la información es una manera relativamente novedosa de pensar, modelizar y analizar los sistemas biológicos (Burnham y Anderson 2002). Este enfoque se basa en la formulación de modelos candidatos (constructos conceptuales que simplifican la realidad; Girini 2018), siendo el punto en el cual los conceptos biológicos y científicos entran en juego, y su formulación es, parcialmente, una instancia de arte subjetivo (Burnham y Anderson 2002). Los modelos son, entonces, la representación matemática de las hipótesis científicas y, en este sentido, es importante incluir aquellos modelos que tienen un sustento teórico y que sean biológicamente relevantes (Burnham y Anderson 2002, Burnham et al. 2011). Con la formulación de varios modelos candidatos, se genera un set de modelos que son comparados según su soporte relativo al soporte que reciben los otros modelos (es decir, es una comparación jerárquica de hipótesis; Grueber et al. 2011). No obstante, si bien estos modelos son hipótesis científicas, los mismos son contruidos a partir de datos que fueron tomados antes de su formulación. Esto quiere decir que los modelos no tienen capacidad netamente predictiva, sino explicativa, ya que las condiciones bajo las que se tomaron los datos, son prácticamente irrepetibles (Girini 2018). Por lo tanto, ya que ningún modelo es el modelo verdadero (aquel que representa la realidad absoluta; Burnham y Anderson 2002), lo que se busca es encontrar aquel modelo que pierda la menor cantidad de información en relación a la realidad absoluta o que reduzca al máximo la distancia entre el modelo y la misma, es decir, aquel modelo que explique de mejor manera los datos tomados anteriormente (Burnham et al. 2011).

Cada modelo es asignado un valor de Criterio de Información de Akaike (AIC) que se obtiene según: **AIC = $-2\log(L)$ + $2K$** ; donde **$-2\log(L)$** = representa la “deviancia” (diferencia entre lo explicado por el modelo y lo que queda sin explicar) y **K** = número de parámetros del modelo. De esta fórmula se desprende que existe un balance entre la capacidad explicativa del modelo (disminuye el valor de AIC) y la cantidad de parámetros (aumenta el AIC). Entonces, aquel modelo que tenga menor valor de AIC, es el que más se aproxima a la realidad (Burnham et al. 2011). Si bien Burnham y Anderson (2002) evocan una serie de criterios para diferenciar los modelos dentro de un mismo set, en

función de sus valores de AIC, puede ocurrir que haya incertidumbre relacionada a la selección de modelos (dos o más modelos igualmente soportados, Burnham et al. 2011). Como una guía aproximada, Grueber et al. (2011) sugieren que si ningún modelo tiene un w_j (peso de Akaike para el modelo j) mayor a 0,9, uno debería realizar un promedio de los modelos. Entonces, para los Capítulos 3 y 5 del presente trabajo, en los casos donde ningún modelo tuviera soporte mayor a 0,9, se realizó un promedio de modelos con el conjunto que superara el 90% de apoyo en su suma o, si se incluían demasiados modelos, lo que impediría una fácil lectura de los mismos (Grueber et al. 2011), se utilizaron los modelos que tuvieran diferencia de AIC menor a 4 en relación al mejor modelo, ya que una mayor diferencia tiene considerablemente menor soporte empírico (Burnham y Anderson 2002). Se utilizó una variación del AIC, corregido para muestras pequeñas (AIC_c). Siguiendo a Grueber et al. (2011), se utilizó la relación 10 observaciones:1 parámetro estimado, como criterio aproximado del máximo número de variables a incluir en un mismo modelo. Así mismo, en los análisis de los Capítulos 3 y 5, se centraron y estandarizaron las variables explicativas, de tal forma que sus parámetros fueran interpretables (Schielzeth 2010, Grueber et al. 2011).

En relación al Capítulo 4, se decidió hacer una excepción y seleccionar los modelos a través del criterio de máxima verosimilitud de Fisher (Fisher 1922). Para cada parámetro reproductivo se generó un modelo general que incluyó a las potenciales variables explicativas y, posteriormente, se fueron descartando variables utilizando la prueba de máxima verosimilitud. Se interpretó que esta fue la manera más práctica de analizar los datos y presentar los resultados, ya que de otra manera tendría que haberse realizado un set de modelos candidatos para cada uno de los parámetros reproductivos medidos y para cada una de las especies (aproximadamente 20 set de modelos candidatos en total). La prueba de máxima verosimilitud compara dos modelos que deben obedecer a una jerarquía anidada, de manera que los modelos difieren en una única variable. Entonces, la comparación permite ver si dicha variable aumenta la capacidad explicativa del modelo o no, y si no la aumenta, la variable es descartada.

Entonces, se analizaron los datos utilizando modelos estadísticos, con el fin de identificar los patrones de selección de sitios de nidificación y evaluar los efectos del hábitat sobre la reproducción de dos especies de carpinteros nidificando en Punta Indio.

A partir de ellos, se consideran posibles escenarios que pueden haber dado origen a los patrones observados. Todos los análisis y los gráficos que componen la presente tesis fueron realizados utilizando el software R 3.4.4 (R Development Core Team[©] 2019), salvo escasas excepciones. Además de las funciones incluidas por defecto en R, se utilizaron distintos paquetes accesorios de funciones, entre los cuales se destacan: "ggplot2" (Wickham 2016; librería gráfica), "visreg" (Breheny y Burchett 2017; para graficar modelos), "doBy" (Højsgaard y Halekoh 2018; para medidas descriptivas), "MuMIn" (Barton 2019; herramienta para selección de modelos e inferencia estadística), "nlme" (Pinheiro y Bates 2016; para modelos no lineales), "lme4" (Bates et al. 2015; para modelos mixtos) y "MASS" (Venables y Ripley 2002; para modelos especiales).

Por otra parte, se presentan los estadísticos de las diversas variables seleccionadas y los mismos corresponden a su media $\pm$ error estándar. Para los análisis estadísticos donde se utilizó la prueba de máxima verosimilitud, y para otras pruebas estadísticas utilizadas a lo largo de la tesis (ej. χ^2), se consideró un $\alpha = 0,05$.

CAPÍTULO 3

CAVIDADES Y SELECCIÓN DE SITIOS DE NIDIFICACIÓN

Resumen

Los sitios utilizados por las aves para nidificar pueden tener efectos sobre su reproducción. En particular para los carpinteros, la estructura de la cavidad, la cobertura en el ámbito de nidificación y la densidad de la madera del árbol utilizado pueden influenciar la supervivencia de nidos y la elección de ciertos sitios por sobre los disponibles en el ambiente. Los talaes de Punta Indio son una de las pocas comunidades boscosas nativas de la provincia de Buenos Aires y representan un ambiente heterogéneo en cuanto a las especies arbóreas, la dureza de las mismas y la disposición de los bosques. El objetivo de este capítulo fue caracterizar los sitios utilizados por el Carpintero Real y por el Carpintero Campestre para nidificar, y evaluar la potencial elección de características entre distintas escalas espaciales, en relación a aquellas disponibles en el ambiente. A nivel de la cavidad, se determinaron el ancho de la rama donde se alojaba la cavidad, la altura a la que se encontró el hueco de entrada, profundidad, tamaño del hueco de entrada, orientación cardinal e inclinación del mismo. A nivel del árbol, se determinaron la especie arbórea, diámetro a la altura del pecho del árbol, altura del árbol y, para un subconjunto de árboles, la densidad de la madera. A nivel del ambiente, se registraron la cobertura arbórea y la cantidad de borde a distintos radios con respecto al árbol-cavidad. Los carpinteros nidificaron primordialmente en Tala y secundariamente en otras especies arbóreas. Utilizaron 120 cavidades (73 nuevas) que estuvieron en 111 árboles y tardaron un mínimo de 14 días para construir una cavidad nueva. El Carpintero Campestre utilizó cavidades de mayor volumen y árboles de mayor porte que el Carpintero Real. Así mismo, los carpinteros seleccionaron árboles que tuvieron menor densidad de madera y un mayor tamaño que aquellos disponibles en el ambiente. Nuestros resultados indican que, a pesar de contar que una amplia diversidad de

especies arbóreas, los carpinteros prefirieron utilizar árboles bajo un umbral de densidad de madera, independientemente de la especie. Considerando que estas dos especies de carpinteros son prácticamente los únicos excavadores del área de estudio, sería apropiado conservar porciones de bosque con árboles que tengan las características seleccionadas por estas especies para construir cavidades.

Introducción

De manera general, las aves seleccionan sitios de nidificación que tiendan a maximizar su éxito reproductivo (Gjerdrum et al. 2005) y el proceso de selección puede ocurrir a distintas escalas espaciales (Battin y Lawler 2006, Anderson y LaMontagne 2016). En una escala de análisis a nivel del paisaje, las aves seleccionan sitios de nidificación que les permitan estar cerca de una adecuada fuente de alimento y donde puedan minimizar la acción de los potenciales depredadores (Martin 1993a, Bonnot et al. 2009). En este sentido, las aves que nidifican en bosques pueden basar su elección en la cantidad de cobertura arbórea (Tremblay et al. 2014) y en la fragmentación del bosque (Deng y Gao 2005). Estos patrones de selección pueden ser consecuencia del efecto negativo que la fragmentación tiene sobre la supervivencia de nidos a medida que aumenta el efecto borde (Deng y Gao 2005) o sobre el crecimiento de pichones a medida que disminuye la cobertura arbórea (Tremblay et al. 2014). En el caso particular de las aves que construyen cavidades, como los carpinteros, la elección del sitio de cría puede depender, también, de la disponibilidad de árboles muertos en pie (Spiering y Knight 2005).

En una escala menor, las aves que construyen cavidades evaluarán las características físicas del árbol donde van a construir la cavidad y del entorno cercano al mismo (Bonnot et al. 2009). Entre las características a seleccionar se destacan las dimensiones del árbol-nido y de los árboles que lo rodean, por ejemplo, la altura o el diámetro de los troncos y ramas laterales (Spiering y Knight 2005, Bonnot et al. 2009). Se ha reportado que algunos carpinteros seleccionan este tipo de características como barreras para que los depredadores de nidos accedan a la cavidad (Spiering y Knight 2005, Nyrienda et al. 2016). Por último, en una escala de análisis aún más pequeña, la construcción de cavidades por parte de los carpinteros depende de las características

estructurales de la madera que constituye el árbol (Schepps et al. 1999). Diversos estudios sobre carpinteros que habitan bosques templados del Hemisferio Norte han reportado la importancia de la dureza de la madera (es decir, la resistencia de la madera a ser perforada) a la hora de construir una cavidad nueva (Conner et al. 1976, Schepps et al. 1999, Matsuoka 2008). Lorenz et al. (2015) se adentraron en este paradigma y encontraron que algunas especies de carpinteros pueden elegir árboles con madera externa dura y madera interna blanda. Sin embargo, los estudios sobre este tema en la región Neotropical son aún escasos. Por ejemplo, en un bosque tropical de Costa Rica, se ha reportado que el Carpintero de Hoffman (*Melanerpes hoffmanii*) utiliza madera más blanda que aquella disponible en el ambiente (Sandoval y Barrantes 2006). En el mismo sentido, Cockle et al. (2012) reportaron que especies de carpinteros del noreste de Argentina prefieren árboles muertos cuando construyen cavidades, mientras que Cockle et al. (2017) afirman que existe una relación negativa entre la densidad de la madera y la pérdida de cavidades en el mismo bosque subtropical. En cuanto a los bosques templados del hemisferio sur, el Carpintero Gigante (*Campephilus magellanicus*) elige construir sus cavidades en árboles que tienen mayores tasas de crecimiento, lo cual se encuentra vinculado a una menor densidad de la madera (Ojeda et al. 2007).

Por otro lado, la degradación del hábitat debido a malas acciones de manejo del bosque (particularmente, la excesiva tala de madera), también puede reducir la disponibilidad de madera madura apropiada para ser excavada por los carpinteros (Pasinelli 2007, Cockle et al. 2012). Como ya se mencionó en el Capítulo 1, los carpinteros cumplen un rol clave en la naturaleza, ya que son considerados ingenieros ecosistémicos de los que dependen una gran diversidad de otros organismos que utilizan secundariamente sus cavidades (Martin et al. 2004, Cornelius et al. 2008, Cockle et al. 2011b, van der Hoek 2017). Adicionalmente, debido a las complejas interacciones entre excavadores y la comunidad de no-excavadores que hacen uso de cavidades (ver Capítulo 1), la tala selectiva logra tener un efecto perjudicial para todos estos organismos (Martin et al. 2004, Cornelius et al. 2008, Cockle et al. 2011b). En particular, el tipo de hábitat que representa el sitio de estudio de la presente tesis, no sólo es una de las pocas comunidades boscosas dentro de la región Pampeana (Brown et al. 2006), sino que se encuentra involucrada en un importante proceso de degradación por parte del hombre

(detallado en el Capítulo 2). La combinación entre la presencia de especies arbóreas con diferentes densidades de madera (ver Capítulo 2) y los parches de bosque con árboles de distinto tamaño por efecto de la tala selectiva de madera, presenta un panorama genuinamente heterogéneo para que los carpinteros construyan sus cavidades.

Los objetivos de este capítulo son: a) caracterizar las cavidades y sitios de nidificación utilizados por el Carpintero Real y el Carpintero Campestre; y b) evaluar si existe selección por estos sitios de nidificación, respecto a lo disponible en el ambiente. En relación al segundo punto, se consideraron dos escalas espaciales diferentes: 1) características del paisaje en los territorios de cría (macro-ambiente) y 2) características del árbol-nido y entorno cercano al nido (micro-ambiente). Respecto al macro-ambiente, la hipótesis a poner a prueba es que los carpinteros seleccionan sitios de nidificación con mayor cobertura arbórea y menor efecto borde, mientras que, en relación al micro-ambiente, los sitios con árboles de mayor tamaño, con mayor cobertura arbórea en el entorno cercano al nido y con madera de menor densidad en el interior del árbol, serán seleccionados. La Tabla 3.1 muestra en mayor detalle los argumentos de por qué los carpinteros elegirían una o más variables en el momento de seleccionar un sitio donde nidificar.

Tabla 3.1. Resumen de las variables utilizadas para evaluar la selección de sitios de nidificación de las dos especies de carpinteros en la estancia Luis Chico y sus explicaciones asociadas.

Variables	Explicaciones	Referencias
Tamaño del árbol [altura y diámetro a la altura del pecho]	Árboles más grandes pueden ser una barrera para depredadores terrestres, resistir a climas adversos y/o maximizar el aislamiento térmico.	[1]; [2]; [3]; [4]; [5]; [6]
Estado del árbol [densidad de madera y cantidad de corteza]	La madera interna blanda y una menor cantidad de corteza, favorecerán el proceso de excavación.	[7]; [8]; [9]
Superficie cubierta por copas arbóreas	Una mayor cobertura arbórea puede significar un obstáculo para depredadores que utilizan la visión como método de búsqueda u ofrecer mayor protección a los volantones frente a los	[10]; [11]

	depredadores en los momentos inmediatamente posteriores al vuelo.	
Perímetro cubierto por copas y/o parches de bosque	Mayor perímetro (que implica mayor fragmentación) puede favorecer el movimiento de los depredadores en el bosque o la acción de competidores por el uso de cavidades	[12]; [13]

[1]Buchanan et al. 2003; [2]Spiering y Knight 2005; [3]Van Gelder et al. 2006; [4]Domokos y Cristea 2014; [5]Nappi et al. 2015; [6]Nyirenda et al. 2016; [7]Matsuoka 2008; [8]Zhu et al. 2012; [9]Lorenz et al. 2015; [10]Gow y Wiebe 2014; [11]Kelly 1993; [12]Deng y Gao 2005; [13]Denny y Summers 1996.

Materiales y métodos

Cavidades, características generales del árbol-nido y su ambiente

La metodología de búsqueda de cavidades-nido para ambas especies se detalla en el Capítulo 2 (*Búsqueda y monitoreo de nidos*). Aquellas cavidades en las cuales se constató el inicio de puesta de alguna de las especies, se clasificaron según fueran nuevas o re-utilizadas. Una cavidad fue considerada nueva al observar abundantes trozos de madera en el suelo inmediatamente debajo del hueco de entrada (Figura 3.1) o cuando se detectó a algún miembro de la pareja excavando la cavidad. Una cavidad fue considerada reutilizada cuando no había signos de que fuera nueva (madera fresca, viruta en el suelo o debajo del hueco de entrada) o si se había detectado la cavidad en temporadas reproductivas previas. De las cavidades utilizadas durante las tres temporadas monitoreadas, se midieron las siguientes características: 1) diámetro mayor y menor del hueco de entrada; 2) diámetro interno y profundidad de la cavidad; 3) diámetro de la rama excavada; 4) orientación cardinal del hueco de entrada e inclinación vertical del mismo; y 5) ubicación de la cavidad en el árbol (tronco principal, rama secundaria y rama terciaria). El diámetro interno fue considerado como la distancia entre el hueco de entrada y la pared opuesta al mismo. La profundidad fue la distancia entre el hueco de entrada y el piso de la cavidad. Se estimó un volumen de la cavidad, el cual fue calculado como el producto entre la profundidad de la cavidad y el área del piso de la cámara-nido (adaptado de Wiebe y Swift 2001). Esta área fue calculada modelando al fondo de la cavidad como un círculo, es decir que su área fue $\pi * r^2$; donde r fue la mitad del diámetro

interno de la cavidad. Probablemente hay una subestimación de este volumen, ya que la profundidad se midió desde el hueco de entrada (hay una porción de la cavidad no considerada, por sobre la línea del hueco de entrada) y existen cavidades que no son necesariamente de base circular.

A pesar de la dificultad que implica determinar el período de construcción de la cavidad (debido a que en ocasiones comienzan a excavar durante el invierno y, además, algunas parejas suelen continuar cavidades comenzadas en otros años; AJ, *observación personal*), igualmente fue posible observar algunos pocos casos en donde se registró el periodo completo de construcción. A partir de estos casos, se estimó un período aproximado de construcción de la cavidad para cada especie.

Para caracterizar los sitios de nidificación, se midieron características a lo largo de dos escalas espaciales: 1) territorio de cría; 2) árbol-nido y su entorno cercano.

Para el territorio de cría se tomaron datos de la superficie cubierta por copas y el perímetro cubierto por copas y por parches de bosque (a partir de ahora "perímetro cubierto") en un radio de 125 m para el Carpintero Real y de 200 m para el Carpintero Campestre. Estos radios fueron establecidos teniendo en cuenta los tamaños relativos de los territorios de cada especie (ver Capítulo 4). La superficie cubierta por copas y el perímetro cubierto fueron determinados utilizando una imagen satelital SPOT6 (resolución 1,5 m) provista por la Comisión Nacional de Actividades Espaciales (CONAE). La imagen fue categorizada por colores utilizando el software QGIS 3.8 (QGIS Development Team 2018), separando entre copas de árboles (rojo/naranja) y pastizales (verdes). La superficie cubierta por copas fue considerada como la cantidad de píxeles correspondientes a copas de árboles en el radio establecido. El perímetro cubierto por bosque fue considerado como la suma de las distancias que cubrieron los bordes de las copas y/o parches de bosque en el mismo radio. En este sentido, sectores de bosque cuyos árboles conformen parches de bosque (*i.e.* que sus copas se encuentren en contacto) tendrán menor perímetro que sectores cuyos árboles se encuentren aislados entre sí.

A escala del árbol-nido, se registró la especie de árbol utilizada para nidificar, su altura y diámetro a la altura del pecho del árbol (DAP). A cada árbol se le asignó una

clase indicadora de su condición, del 1 al 5, realizando una modificación de la clasificación desarrollada por Cline et al. (1980) siendo: 1) árbol vivo con signos de degradación y con la mayor parte de su porte intacto; 2) árbol muerto con la mayoría de sus ramas, corteza y tope intactos; 3) árbol muerto con el tope quebrado o no, considerable pérdida de ramas y con menos de un 50% de corteza; 4) árbol muerto sin tope y casi sin ramas, casi pérdida total de corteza; y 5) para un árbol sin ramas ni tope ni corteza.

Se midieron la superficie cubierta por copas y el perímetro cubierto en un radio de 11,3 m (considerado como el entorno cercano al nido; Anderson y LaMontagne 2016). Ambas características se determinaron utilizando la misma metodología descripta para el territorio de cría. Adicionalmente, a través de recorridos a pie dentro del radio mencionado, se contabilizaron la cantidad de árboles presentes en este radio y se los clasificó por especie arbórea para estimar su abundancia relativa (ver *Modelos y análisis de datos*).

Todas las características fueron medidas una vez finalizada la temporada reproductiva.

Selección de sitios para construcción de cavidades

Para contrastar la hipótesis de que los carpinteros seleccionan características del ambiente y/o del árbol cuando construyen su nido, se diseñó un muestreo a dos escalas y se utilizaron subsets de cavidades (por escala) con este objetivo puntual. Para ambas escalas, se comprobó, a través de búsqueda sistemática, que se encontraron todas las cavidades activas (con huevos o pichones) dentro de estos sitios muestreados.

Territorio de cría y macro-ambiente que rodea el nido

Con la finalidad de evaluar si los carpinteros están seleccionando variables ambientales en una escala de paisaje, se seleccionaron todos los territorios utilizados por cada especie durante la temporada 2017-2018 y se los comparó con sitios que fueran potencialmente utilizables, a través de las variables seleccionadas para la escala del territorio (ver arriba, *Cavidades, características del árbol-nido y su ambiente*). Para seleccionar los territorios potencialmente utilizables, se crearon puntos aleatorios (utilizando la herramienta "Puntos aleatorios" del programa QGIS 3.8) y se buscó el sitio más cercano a cada punto

que tuviera un árbol potencialmente utilizable [*i.e.* árbol muerto o con alguna parte muerta o degradada, cuyo DAP fuera mayor a 15 cm (mínimo DAP en tres temporadas de muestreo, Resultados del Capítulo 4)]. Una vez encontrado el árbol, se lo marcó con punto GPS y luego se midieron las mismas características descriptas para el territorio de cría. En aquellos casos en los que se contaba con más de un intento de nidificación para la misma pareja y dentro de esa misma temporada reproductiva ($n = 3$ para el Carpintero Campestre; $n = 3$ para el Carpintero Real), se utilizó el valor promedio para las variables medidas. Se focalizó en que no hubiera un importante solapamiento ($>30\%$) entre los radios de los sitios utilizados y los sitios potencialmente utilizables, ya que se ha reportado un comportamiento territorial en el Carpintero Campestre (Dias et al. 2013), lo que impediría que un sitio sea utilizado por la naturaleza de la especie y no por las características ambientales. En el mismo sentido, se asumió que ocurre lo mismo con el Carpintero Real (AJ, *observación personal*). Siguiendo estos criterios, fueron encontrados 10 sitios clasificados como disponibles para el Carpintero Campestre y 14 sitios para el Carpintero Real.

Árbol-nido y micro-ambiente que rodea al nido

Para evaluar la potencial selección de sitios a escala del árbol-nido y de su entorno cercano, se utilizaron 29 cavidades nuevas (18 construidas por el Carpintero Real y 11 por el Carpintero Campestre) de la temporada 2017-2018 y se utilizaron las variables medidas a esta escala (ver arriba, *Cavidades, características del árbol-nido y su ambiente*), incorporando, además, las características intrínsecas de la madera (ver detalles abajo). Se utilizó un “diseño restringido” (Battin y Lawler 2006), que asume que la pareja primero seleccionó el territorio donde nidificar y una vez elegido éste, encontró un árbol para construir la cavidad. Teniendo esto en cuenta, se buscó otro árbol (denominado “disponible”) dentro del mismo territorio del árbol nido, para identificar si hay variables locales (*i.e.* dentro del territorio de cría) que aumenten la probabilidad de que algún sitio sea seleccionado. El árbol “disponible” fue encontrado en dos etapas. En primera instancia, se buscó un punto al azar caminando una distancia aleatoria, de entre 10 y 100 m (en base al tamaño del territorio, ver Resultados del Capítulo 4), desde el árbol-nido y en una dirección aleatoria. En segunda instancia, una vez llegado al punto de destino, se buscó el árbol más cercano a ese punto, que fuera potencialmente utilizable (ver arriba).

Para el árbol "disponible" se midieron las mismas variables que para el árbol-nido, teniendo en cuenta que podrían estar sujetas a selección (Tabla 3.1).

Figura 3.1. Madera removida por una pareja de Carpintero Real, debajo del hueco de entrada.

Figura 3.2. Gradiente de estado de la madera en muestras extraídas de árboles utilizados para construir cavidades en la temporada 2017-2018. A = madera sana; B = madera parcialmente degradada; C = madera prácticamente desintegrada.

Por otro lado, para contrastar la hipótesis de que los carpinteros seleccionan el sitio donde construir el nido de acuerdo a la dureza de la madera, se extrajo una muestra de madera (Figura 3.2), tanto del árbol-nido como del árbol disponible, utilizando una barrena de Pressler (HAGLÖF). Cada muestra de madera extraída fue de 12 cm de largo (promedio de diámetro interno para las cavidades del área de estudio; Resultados del presente Capítulo) y fue utilizada para determinar la densidad de madera. La densidad de madera fue calculada como: $\delta = M/V$; donde M es el peso de madera saturada o en seco y V es el volumen verde de la muestra. El peso de madera saturada fue determinado saturando la madera con agua destilada durante 72 h. y luego se determinó el peso y volumen saturado según la metodología descrita en Scholz et al. (2007). Luego se pusieron a secar en estufa a 70°C hasta peso constante y se determinó el peso seco.

Cada muestra de madera fue separada en dos partes para determinar si existían diferencias entre la madera de la superficie (3 cm; porción correspondiente al hueco de entrada) y la madera en el interior del árbol (9 cm, porción correspondiente al cuerpo de la cavidad; adaptado de Matsuoka 2008, Lorenz et al. 2015). Así mismo, a cada muestra de madera se le asignó una categoría (1, 2 o 3), donde el número 1 representó madera completamente sana, el número 2 fue madera parcialmente deteriorada y el número 3

fue para muestras de madera muy deterioradas o prácticamente desintegradas (Figura 3.2).

Considerando que durante el monitoreo de nidos se observaron cuerpos fructíferos de hongos en varios árboles utilizados para nidificar, se registró para cada árbol-nido y árbol disponible, la presencia/ausencia de cuerpos fructíferos de hongos en el tronco. Adicionalmente, se realizó un registro fotográfico de los cuerpos fructíferos observados dentro del área de estudio, para su determinación.

Modelos y análisis de datos

Se utilizó un modelo lineal generalizado mixto para determinar si existen diferencias entre ambas especies en relación a las características de las cavidades utilizadas entre las tres temporadas reproductivas. Para esto, la variable respuesta tomó forma binaria (1: Carpintero Real y 0: Carpintero Campestre) y las características de las cavidades para ambas escalas de análisis fueron utilizadas como variables explicativas, mientras que la cavidad fue tomada como factor de efecto aleatorio, considerando que hubo cavidades que fueron utilizadas más de una vez. Como la densidad de madera sólo fue determinada para un número acotado de cavidades, la comparación entre las especies de carpinteros para esta variable fue realizada utilizando una prueba de t de Student. Se utilizó el test de Rayleigh para determinar si la orientación de las cavidades siguió un patrón uniforme o si hubo una distribución unimodal hacia alguna orientación en particular (Landler et al. 2014).

Para determinar si los árboles utilizados para nidificar se ajustaron a la distribución esperada (es decir, si utilizaron las especies de acuerdo a su disponibilidad), o si, por otro lado, los carpinteros no se ajustaron a lo que había en el ambiente y tuvieron sesgo hacia ciertas especies de árboles, se realizó un análisis de frecuencias-prueba de bondad de ajuste (χ^2) (Jelinski 1991). Para esta parte del análisis se contabilizaron los árboles utilizados en las tres temporadas y se los separó por especie arbórea. Como contraparte, se cuantificaron los árboles en el ambiente cercano al nido (radio 11,3 m) y se los dividió por especie arbórea. De esta manera, se estimó la abundancia relativa de cada especie como un cociente entre la cantidad de árboles observados de cada especie y el total de árboles contabilizados. De esto se desprende que esta abundancia fue

estimada en relación a los sitios donde se encontraron nidos y no a su abundancia total en el área de estudio. Se consideraron categorías individuales para las especies de árboles que tuvieran una representación en el área de estudio mayor al 2%, mientras que las especies menos representadas (<2%) fueron agrupados en una sola categoría ("Otras"). Adicionalmente, se realizó un test de independencia de factores (χ^2) para determinar si las especies de carpinteros difirieron en la condición que se encontraban los árboles que utilizaron para nidificar (Jelinski 1991). Utilizando el mismo tipo de análisis, se evaluó si la presencia de cuerpos fructíferos de hongos se encontraba ligada a la construcción de cavidades o si, por el contrario, esta variable era independiente de que los carpinteros construyan su cavidad.

Para evaluar la potencial selección de sitios de nidificación se utilizó un diseño pareado (casos-control), donde los árboles-nido/territorios fueron los 'casos' y los árboles disponibles fueron los "controles". Para este diseño se asumió que existe una mayor cantidad de "controles" en el ambiente que los que se midieron (Keating y Cherry 2004) y que todas las cavidades fueron encontradas (como se expresó más arriba). Considerando que ambas especies de carpinteros se enfrentan a la misma comunidad de depredadores y que tienen características morfológicas muy similares (Winkler y Christie 2002), se decidió hacer el análisis de selección de sitios a escala *micro-ambiental* considerando los nidos de ambas especies en conjunto. Por otra parte, teniendo en cuenta la diferencia de tamaño de los territorios de ambas especies (ver Capítulo 4), el análisis a escala de territorio fue realizado considerando ambas especies por separado.

Previo a la construcción de modelos, se analizó si alguna de las variables explicativas estaba correlacionada con alguna otra variable o si había correlación múltiple entre variables. Dos variables se consideraron correlacionadas cuando el coeficiente de correlación (r) fue mayor a 0,7 (Dormann et al. 2013), mientras que se asumió una correlación múltiple cuando el factor de inflación de la varianza (VIF) fue mayor a 10 (Salkind 2007). La densidad de madera y la categoría de degradación de las piezas de madera fueron las únicas variables en las que se encontró correlación ($r = -0,88$; $P = 0,0012$), por lo que se decidió conservar únicamente a la densidad de madera para el desarrollo de los análisis (Figura 3.3). Además, considerando que las variables medidas a distintas escalas espaciales pueden llevar a conclusiones erróneas si hay una correlación

entre ellas (correlaciones cruzadas; Battin y Lawler 2006), se realizaron correlaciones entre las variables de las dos escalas para detectar posibles correlaciones cruzadas (Figura 3.3).

Dado que la densidad de madera no pudo ser determinada para todas las piezas extraídas (ya que en ocasiones se encontraban completamente degradadas), se decidió utilizar, para esos casos, el promedio de densidad de madera de la tercera categoría de degradación ($n = 10$ piezas; todas de árboles de Tala). Para la construcción de modelos de selección de sitios de nidificación, se utilizó la densidad de madera del árbol en general, considerada como un promedio entre la densidad externa y la densidad interna de cada árbol, tanto para los árboles utilizados como para los árboles disponibles. Se utilizó un Análisis de la Varianza de diseño simple completamente aleatorizado para evaluar si la densidad de madera varió de acuerdo a la categoría asignada a cada árbol. Teniendo en cuenta los análisis preliminares, que sugieren un posible efecto cuadrático del DAP (es decir, la elección de árboles de tamaño intermedio), se decidió incorporar el efecto cuadrático del DAP en el set de modelos candidatos.

Para evaluar la potencial selección de sitios para nidificar, tanto a escala del micro o macro-ambiente, se utilizó el enfoque de la teoría de la información (Burnham y

Anderson 2002), siguiendo la metodología descrita en el Capítulo 2 para selección de modelos. Se usaron modelos lineales generalizados con una variable respuesta binaria donde el árbol-nido fue tomado como 1 y el árbol disponible o el territorio disponible fueron tomados como 0. A escala del micro-ambiente, el modelo fue mixto y cada par nido-árbol disponible fue tomado como efecto aleatorio para mitigar diferencias concernientes al sitio de nidificación. Las variables ambientales fueron consideradas como variables explicativas de efecto fijo.

Los modelos fueron creados a partir de hipótesis propuestas previamente (Burnham et al. 2011) para selección de sitios de nidificación de aves que anidan en cavidades (Tabla 3.1). Agrupamos las variables a nivel del micro-ambiente en un solo set de modelos candidatos para detectar cual es la preferencia de los carpinteros a esa escala ("local"; Anderson y LaMontagne 2016). Entonces, se construyeron cinco modelos candidatos basados en hipótesis previas y en las variables medidas durante el presente trabajo: 1) selección en el entorno cercano al nido (perímetro cubierto y superficie cubierta por copas), 2) selección general del árbol (altura, DAP, densidad de madera y cantidad de corteza), 3) selección del estado del árbol (densidad de madera y cantidad de corteza), 4) selección del tamaño del árbol (altura y DAP), 5) selección general (todas las variables).

Resultados

Cavidades, características generales del árbol-nido y su ambiente

Los carpinteros utilizaron 120 cavidades durante las tres temporadas reproductivas (44 cavidades utilizadas por el Carpintero Campestre y 76 por el Carpintero Real) (Figura 3.4) y éstas ocurrieron en 111 árboles distintos. Doce de estas cavidades fueron utilizadas para nidificar de forma alternada por ambas especies, hubo diez casos en los que las ramas alojando cavidades se quebraron por acción del viento (tres de ellas mientras se encontraban activas; Resultados del Capítulo 5) y fueron utilizadas tres cavidades naturales. Del total de cavidades, 73 fueron nuevas (20 en 2015-2016, 29 en 2016-2017 y 23 en 2017-2018), mientras que hubo 26 cavidades para las que no se tuvo certeza si fueron nuevas o no (todas ellas en la temporada 2015-2016). Hubo 30 cavidades que

fueron utilizadas más de una vez entre las tres temporadas (dos construidas en 2015-2016 y reutilizadas en 2016-2017 y 10 construidas en 2016-2017 y reutilizadas en 2017-2018). Hubo tres intentos de nidificación ($n = 3$) del Carpintero Real que fueron en cavidades naturales reacondicionadas. En las tres temporadas reproductivas, 89 de los árboles utilizados fueron Tala (80%), 3 (3%) fueron Ceibo, 9 (8%) fueron Álamo y 10 (9%) fueron otras especies de árboles ($n = 111$ árboles totales) (Figura 3.5). En cuanto a la abundancia relativa disponible en el ambiente, 69% de los árboles fueron Tala, el 10% Coronillo, 2% Ceibo, 7% Álamo, 3% Melanoxylon y el 9% restante fueron otras especies (Figura 3.5). Los carpinteros no usaron los árboles en función de su disponibilidad ($\chi^2 = 16,86$, $P < 0,01$).

Como patrón general, los carpinteros comenzaron la puesta de los huevos cuando el fondo estuvo cubierto de aserrín (Figura 3.4). Los excedentes de aserrín durante la construcción fueron sacados hacia el exterior de la cavidad (Figura 3.1), hasta el momento donde el material ya no era extraído y se formaba un colchón de pequeños trozos de madera en el fondo de la cavidad, donde eran colocados los huevos. Esto también ocurrió en las cavidades que fueron reutilizadas, de lo que se desprende que, a pesar de ser cavidades donde la mayor parte de la excavación ya había sido realizada, estas especies reacondicionan las cavidades previo a la puesta de los huevos.

Las características de las cavidades y árboles utilizados se resumen en la Tabla 3.2. Las especies difirieron en el volumen de las cavidades que utilizaron (Tabla 3.2). La orientación cardinal del hueco de entrada se expresa en la Figura 3.5. La orientación de las cavidades fue uniforme considerando ambas especies juntas ($r = 0,04$, $P = 0,81$) y por separado (C. Real: $r = 0,07$, $P = 0,63$; C. Campestre: $r = 0,05$, $P = 0,88$). La inclinación del hueco de entrada fue de $7,4 \pm 1,18^\circ$ (rango= $-2 — 35^\circ$) para el Carpintero Campestre y de $6,5 \pm 0,93^\circ$ (rango= $-1 — 44^\circ$) para el Carpintero Real.

Figura 3.4. Cavidades utilizadas por carpinteros en la estancia Luis Chico, Punta Indio, Buenos Aires. Fotos: Adrián Jauregui.

De las cavidades utilizadas por el Carpintero Campestre, 31 (71%) se encontraron sobre el tronco principal, 8 (18%) se encontraron sobre una rama lateral primaria y 5 (11%) sobre una rama lateral secundaria. El Carpintero Real utilizó 38 cavidades (50%) que se ubicaron en el tronco principal, 22 (29%) en una rama lateral primaria y 16 (21%) en una rama lateral secundaria. La ubicación de la cavidad en el árbol no fue distinta entre especies de carpinteros ($\chi^2 = 4,81$, $P = 0,09$).

Para dos parejas de Carpintero Campestre se pudo determinar el periodo de construcción de la cavidad: 14 días en el primer caso y 24 en el segundo. En el caso del Carpintero Real, se pudo determinar para cuatro parejas: 21, 22, 26 y 38 días. Ambos miembros de la pareja participan en la construcción del nido en las dos especies, aunque no se anillaron ni filmaron individuos para registrar el grado de participación durante esta etapa del ciclo reproductivo.

Tabla 3.2. Características de las cavidades y árboles utilizados por el Carpintero Campestre y por el Carpintero Real durante tres temporadas reproductivas. Las diferencias entre especies se resaltan en **negrita**.

	<i>Colaptes campestris</i> (n = 44		<i>Colaptes melanochloros</i> (n =			
Característica	cavidades en 39 árboles)		76 cavidades en 72 árboles)		Estadístico**	P
	Media ± EE	Rango	Media ± EE	Rango		
Altura del hueco (m)	3,0 ± 0,2	1,2-9,3	3,3 ± 0,2	0,6-7,5	0,32	0,74
Profundidad (cm)*	39,4 ± 1,4	22,5-70,0	33,5 ± 0,8	20,6-73,1	-	-
Diámetro mayor (cm)	7,0 ± 0,1	5,3-9,1	7,0 ± 0,1	4,9-12,4	0,88	0,37
Diámetro menor (cm)	6,8 ± 0,1	5,1-8,6	6,6 ± 0,1	5,1-9,7	-1,04	0,25
Diámetro interno (cm)*	13,3 ± 0,4	7,5-23,0	11,7 ± 0,3	7,5-21,0	-	-
Diámetro rama (cm)	29,2 ± 1,3	13,6-57,0	22,9 ± 0,8	13,5-65,3	-1,44	0,15
Volumen cavidad (l)	6,0 ± 0,6	1,6-24,0	3,4 ± 0,2	1,2-15,8	-3,05	<0,01
Altura del árbol (m)	6,5 ± 0,7	2,3–24,2	6,2 ± 0,4	1,9-19,4	0,71	0,47
DAP (cm)	44,7 ± 2,9	17,5-120,0	38,6 ± 2,1	16,2-101,0	-1,77	0,07
Clases de condición del árbol	11 (A), 33 (B), 7 (C), 5 (D), 16 (E)		11 (A), 33 (B), 7 (C), 5 (D), 16 (E)		4,14	0,38

*No se analizaron sus diferencias estadísticas por estar correlacionadas con el volumen de la cavidad ($r = 0,61$ y $0,57$ respectivamente), lo que daría un resultado redundante.

**Las diferencias estadísticas fueron analizadas utilizando la prueba de "t" de student, a excepción de la variable "Condición del árbol" que al ser categórica, se utilizó una prueba de Chi-Cuadrado.

Figura 3.5. Especies de árboles disponibles en el área de estudio (izquierda) y utilizadas por los carpinteros para nidificar (derecha). **Figura 3.6.** Orientación cardinal del hueco de entrada de las cavidades utilizadas por el Carpintero Campestre (izquierda) y el Carpintero Real (derecha) durante las tres temporadas reproductivas.

Selección de sitios para construcción de cavidades

Se encontraron un total de 29 cavidades construidas en la temporada 2017-2018, 18 de Carpintero Real y 11 de Carpintero Campestre. Las características medidas con este objetivo puntual no difirieron entre las especies de carpinteros.

Territorio de cría y macro-ambiente que rodea el nido

Las copas de los árboles cubrieron una superficie de $1,6 \pm 0,2$ ha (rango = 0,2-3,2 ha) alrededor de los árboles-nido en los territorios del Carpintero Campestre, mientras que el perímetro cubierto fue de $4,9 \pm 0,6$ km (rango = 1,3-11,7 km; $n = 20$). Los sitios disponibles para esta especie tuvieron una cobertura de las copas de $1,6 \pm 0,1$ ha (rango = 0,4-2,1 ha) mientras que el perímetro cubierto fue de $4,1 \pm 0,6$ km (rango = 1,0-11,7 km; $n = 10$). Para los territorios de Carpintero Real, la superficie cubierta por copas fue de $0,9 \pm 0,1$ ha (rango = 0,3-2,6 ha), cubrieron un perímetro de $2,5 \pm 0,2$ km (rango = 0,5-6,3 km; $n = 25$), mientras que los sitios disponibles tuvieron una cobertura de $0,7 \pm 0,1$ ha (rango = 0,2-1,2 ha) y un perímetro cubierto de $1,9 \pm 0,2$ km (rango = 0,4-3,7 km; $n = 14$).

Para el Carpintero Campestre, el modelo con mayor apoyo fue el modelo sin variables explicativas ($w = 0,51$), teniendo una diferencia en el valor de AIC_c de $\sim 1,6$ con el modelo siguiente, el cual incluye al perímetro cubierto como variable explicativa (Tabla 3.3). Para el Carpintero Real existen dos modelos que se encuentran por sobre el modelo nulo. El modelo con menor valor de AIC_c contiene a la cobertura arbórea como variable explicativa y el siguiente modelo es aquel que incluye al perímetro cubierto, con una diferencia de 0,86 entre ellos (Tabla 3.3). A pesar de esta diferencia, ninguno de estos dos modelos obtuvo un importante peso de Akaike ($w = 0,35$, $w = 0,22$) y ninguno de ellos se diferenció de manera considerable con respecto al modelo nulo ($\Delta AIC_c \leq 1$).

Tabla 3.3. Set de modelos candidatos a escala del territorio para las dos especies de carpinteros nidificando en Luis Chico. Variables incluidas: P = perímetro cubierto; C = cobertura de las copas.

Especie	Modelo	k	AIC_c	ΔAIC_c	w
<i>Campestre</i>	Nulo	1	42,46	0	0,51
	P	2	44,08	1,62	0,22
	C	2	44,73	2,26	0,16
	P+C	3	46,36	3,90	0,07
	P*C	4	49,00	6,54	0,01
<i>Real</i>	C	2	53,68	0	0,35
	P	2	54,54	0,86	0,22
	Nulo	1	54,74	1,06	0,20
	P+C	3	55,36	1,67	0,15
	P*C	4	57,4	3,71	0,05

Árbol-nido y micro-ambiente que rodea al nido

La Tabla 3.4 muestra las características de los árboles-nido y de los disponibles en relación a esta escala de análisis. No hubo diferencias entre la densidad de la madera externa del árbol y su porción interna ($t = -1,36$; $n = 24$ pares; $P = 0,18$). La Tabla 3.5 muestra las variables que fueron importantes en la selección de los sitios de nidificación. Los dos primeros modelos del set de modelos candidatos recibieron un apoyo de 0,91 de peso de Akaike (w) y el ΔAIC_c entre esos modelos muestra que ambos modelos son igualmente soportados (Tabla 3.5). El primer modelo del set de modelos candidatos incluyó la densidad de madera y la cantidad de corteza ($w = 0,54$; Tabla 3.5) como variables explicativas mientras que el segundo modelo incluyó a estas mismas variables y también a la altura del árbol, el DAP y el DAP² ($w = 0,37$; Tabla 3.5). La única variable que no incluyó al 1 en el intervalo de confianza de su razón de probabilidades fue la densidad de madera (Tabla 3.6). Hay una relación negativa entre la densidad de madera y la probabilidad de encontrar una cavidad en el árbol, mientras que árboles de tamaño intermedio fueron preferidos por los carpinteros (Figura 3.7).

Tabla 3.4. Características de los árboles con cavidades nuevas y su entorno cercano y de los árboles 'disponibles', medidas durante la temporada 2017-2018.

		Árbol-cavidad (<i>n</i> = 29 árboles)		Árbol disponible (<i>n</i> = 29 árboles)	
Característica		Media ± EE	Rango	Media ± EE	Rango
Altura del árbol (m)		6,2 ± 0,4	2,1-13,8	5,6 ± 0,5	2,0-11,5
DAP (cm)		34,5 ± 2,1	17,9-62,4	39,8 ± 3,8	16,2-98,4
Corteza (%)		69,7 ± 3,9	10,0-99,0	80,3 ± 2,9	45,0-100,0
Cobertura de las copas (m ²)		146,7 ± 18,4	6,9-310,7	162,3 ± 18,1	18,3-313,8
Perímetro cubierto (m)		40,2 ± 4,1	0,0-84,8	35,9 ± 2,9	0,0-61,9
Densidad de madera (g/cm ³)	Superficie	0,40 ± 0,02	0,15-0,6	0,49 ± 0,03	0,23-0,71
	Interior	0,39 ± 0,03	0,15-0,73	0,51 ± 0,02	0,28-0,74
Categoría de degradación de las piezas	Superficie	2 (1°), 18 (2°), 9 (3°)		9 (1°), 11 (2°), 9 (3°)	
	Interior	3 (1°), 11 (2°), 15 (3°)		11 (1°), 14 (2°), 4 (3°)	

Tabla 3.5. Set de modelos candidatos relacionados a la selección de sitios de nidificación de las dos especies de carpinteros a nivel del árbol-nido y su entorno.

Hipótesis	Modelo	k	AIC_c	ΔAIC_c	w
Estado del árbol	DM+Co	4	69,1	0	0,54
Estado + Tamaño del árbol	DM+Co+AA+DAP+DAP ²	7	71,9	0,76	0,37
Selección general	DM+Co+P+C+AA+DAP+ DAP ²	9	77,4	3,9	0,07
Tamaño del árbol	AA+DAP+ DAP ²	5	84,6	9,59	0,004
Características del entorno cercano	P+C	4	85,4	16,76	$\leq 0,01$
-	Nulo	2	88,6	17,6	$\leq 0,01$

k = número de parámetros; AIC_c = Criterio de Información de Akaike (corregido para muestras pequeñas); Δ = diferencias de AIC_c ; w = peso de AIC_c . Variables incluidas: DM = densidad de madera; Co = cantidad de corteza; AA = altura del árbol; DAP = diámetro a la altura del pecho; P = perímetro cubierto; C = cobertura de las copas.

Figura 3.7. Variables afectando la probabilidad de que un árbol sea seleccionado para nidificar. Árbol-nido: 1; Árbol disponible: 0.

La densidad de madera no fue significativamente distinta entre las clases de condición del árbol ($F = 1,01$; $P = 0,40$).

Tabla 3.6. Parámetros, errores estándar, importancia relativa de las variables y razón de probabilidades (95% de intervalo de confianza), estimados a partir del promediado de modelos utilizando el conjunto de modelos que sumaron el 90% de apoyo.

Escala	Característica	Parámetro	EE	Importancia	Razón de probabilidades (95% IC)
Local	Densidad de madera	-1,16	0,40	1,00	3,2 (1,42-7,2)
	Corteza	-0,55	0,35	1,00	1,74 (0,85-3,58)
	DAP	-0,22	0,41	0,41	1,73 (0,64-4,64)
	DAP ²	-0,34	0,57	0,41	2,32 (0,66-8,11)
	Altura del árbol	0,28	0,43	0,41	0,49 (0,21-1,14)

La presencia de cuerpos fructíferos fue independiente en relación a si el árbol era utilizado para construir una cavidad nueva o no ($\chi^2 = 0,29$, $P = 0,58$; Tabla 3.7). Se identificaron 7 grupos de hongos que se encontraron en árboles donde había cavidades de carpinteros, mientras que hubo otros hongos que no pudieron ser identificados ya que no se pudieron extraer los cuerpos fructíferos ni fotografiarlos. En el Tala fueron identificados cuatro grupos de hongos. El más abundante de ellos fue *Hypoxylon* sp. y aunque no se contabilizó la cantidad exacta de árboles donde este hongo se encontraba presente, era el más ampliamente representado. En segunda instancia, el hongo parásito *Inonotus rickii* fue detectado al menos en 4 árboles. Se identificó a un hongo trametoide saprófito, posiblemente *Cerrena unicolor*, en un árbol de Tala y, por último, se registró que un hongo parásito, probablemente *Fomitiporia* cfr *neotropica*, se encontraba en un árbol de Tala que tenía una cavidad excavada. En relación a las otras especies de árboles, en Ceibo y en Paraíso, se encontraron cuerpos fructíferos de *Auricularia fuscusuccinea*. Por otra parte, un ejemplar de Fresno, que tuvo dos intentos de nidificación de Carpintero Real, tuvo presente al hongo saprófito *Funalia gallica*. Fotos de los cuerpos fructíferos

de hongos presentes en árboles utilizados por los carpinteros para construir sus nidos pueden encontrarse en la Figura 3.8.

Tabla 3.7. Relación entre la presencia y ausencia de cuerpos fructíferos de hongos y los árboles donde se construyeron cavidades nuevas y aquellos disponibles en el ambiente.

	Presencia	Ausencia	Total
Árbol-cavidad	20	9	29
Árbol disponible	17	12	29
Total	37	21	58

Discusión

Los resultados indican que estas especies de carpinteros se focalizan en características del árbol (de manera importante en la densidad de madera) por sobre las características del hábitat a la hora de nidificar (contrario a las consideraciones en Battin y Lawler 2006, en donde uno de los modelos asume que la pareja primero selecciona el territorio donde

nidificar y luego el árbol para construir la cavidad). La falta de selección encontrada en una escala de paisaje no concuerda con el potencial efecto negativo que la fragmentación tiene sobre la reproducción de estas aves a medida que aumenta el efecto borde (Deng y Gao 2005) o a medida que disminuye la cobertura arbórea (Berl et al. 2014). Como posible explicación, la poca variedad de parches de bosque en el área de estudio (especialmente parches que contengan árboles de tamaño mediano-grande; Arturi y Goya 2004) puede haber resultado en una saturación del hábitat (Dias et al. 2013), lo que forzaría a los carpinteros a utilizar los hábitats disponibles sin seleccionar ninguna característica de su ambiente. Teniendo en cuenta que se encontraron menos cantidad de territorios disponibles en relación a aquellos que fueron utilizados, y que ninguna de las variables fue seleccionada de manera importante, según los modelos, es probable que los carpinteros estén ocupando prácticamente todos los parches y sectores de bosque disponibles, y que aquellos sitios que no fueron utilizados, hayan sido evitados por otros factores no considerados en los análisis (por ejemplo, otras características del árbol clasificado como disponible). Finalmente, si el Carpintero Campestre es una especie que prefiere hábitats abiertos para nidificar (Winkler y Christie 2002, Gorman 2014), esta población no estaría eligiendo territorios menos cubiertos debido a que no existen sitios que tengan una densidad arbórea evitada por la especie. En relación al Carpintero Real, su amplia plasticidad en la elección de sitios para nidificar (Winkler y Christie 2002, Gorman 2014) lo ha llevado a colonizar todo tipo de ambientes, por lo que no es sorprendente que no haya elegido ningún ambiente particular del área de estudio estudiada.

Por otro lado, los carpinteros seleccionaron características del entorno de nidificación en una escala de análisis menor (*i.e.* altura del árbol, DAP, cantidad de corteza y, especialmente, la densidad de madera). Como se mencionó más arriba, los árboles de pequeño porte podrían no estar funcionando como barreras efectivas para el acceso de los depredadores de nidos (Spiering y Knight 2005, Nyrienda et al. 2016) y que por esta razón no sean seleccionados como árboles-nido. Alternativamente, en un escenario ideal, como la densidad de madera y la arquitectura del árbol (DAP y altura del árbol) son cruciales para la seguridad mecánica del árbol (Van Gelder et al. 2006), podría ocurrir que los carpinteros elijan construir sus cavidades en árboles más fuertes y seguros, lo que

permitiría que las cavidades duren más tiempo (ver también Ojeda et al. 2007, Cockle et al. 2017). Contrariamente, los resultados de este capítulo muestran que ambas especies de carpinteros eligieron árboles de tamaño mediano y con menor densidad de madera que aquellos disponibles en el ambiente y, por otra parte, se registraron numerosas cavidades perdidas debido a la acción de factores climáticos que tumbaron las ramas donde éstas se alojaban. Una posible explicación es que la construcción del nido en madera más dura conlleva un importante gasto energético e incrementa el tiempo total de construcción de la cavidad. Esta diferencia energética y temporal podría causar una mayor exposición de los adultos frente a la comunidad de depredadores, incrementando la probabilidad de fracaso del nido (Wiebe et al. 2007). Adicionalmente, esta población podría seleccionar árboles con madera más blanda para comenzar la puesta en un momento más temprano de la temporada, lo que se encuentra vinculado al éxito reproductivo (Fisher y Wiebe 2005, Zhu et al. 2012, ver Resultados del Capítulo 5). En este sentido, ha sido hipotetizado que, dentro de la misma área de estudio, la actividad y experiencia de los depredadores de nidos aumenta hacia el final de la temporada reproductiva (Segura et al. 2012, Segura y Reboresda 2012). Si consideramos que esta hipótesis es cierta, y que también aplica para los depredadores de nidos de carpinteros, ambas especies de carpinteros podrían estar prefiriendo madera más blanda para disminuir el tiempo de exposición del nido y reproducirse más temprano en la temporada, a pesar del riesgo (relativamente bajo) de perder la cavidad debido a roturas del tronco/rama por inclemencias climáticas.

Aunque más de la mitad de las cavidades utilizadas por los carpinteros fueron nuevas, existió un número considerable de cavidades que fueron reutilizadas. La preferencia por una u otra estrategia ha despertado varias discusiones e hipótesis asociadas entre los investigadores (Wiebe et al. 2007). Por un lado, reutilizar una cavidad puede ser ventajoso para alcanzar un inicio de puesta más temprano, reduciendo las probabilidades de que el nido sea depredado (Zhu et al. 2012), ya que no hay necesidad de excavar una cavidad nueva (Wiebe et al. 2007). Por el contrario, pueden existir desventajas al reutilizar cavidades, ya que los depredadores y competidores por el uso de cavidades pueden recordar la localización de las cavidades de años previos, aumentando las chances de pérdida del nido (Wiebe et al. 2007, Frei et al. 2015). En

cuanto a excavar una cavidad nueva, Wiebe et al. (2007) proponen que excavar debería ser una estrategia elegida si existe una ventaja en relación a reutilizar. No obstante, existieron casos donde la excavación demoró más de 30 días, lo que implicaría que competidores por la cavidad (*i.e.* Estornino Pinto *Sturnus vulgaris*) o depredadores tengan tiempo de detectar el nido previo al inicio de la puesta. Por ende, podría ocurrir que la preferencia por una u otra estrategia se encuentre vinculada a la demanda nutricional necesaria para construir una cavidad. En este contexto, parejas reproductoras que no se encuentren nutricionalmente aptas, se inclinarían por reutilizar cavidades o excavar en sitios donde la excavación sea notablemente facilitada e invertir energía en proteger el nido de los competidores y depredadores. Como contraparte, las parejas nutricionalmente aptas podrían afrontar la excavación de la cavidad y, a la vez, proteger el nido. A pesar de estas posibilidades, este tema sigue siendo controversial y futuros estudios deberían evaluar los costos y beneficios de utilizar ambas estrategias.

Se encontraron numerosas cavidades nuevas en todas las temporadas reproductivas mientras que el porcentaje de cavidades naturales utilizadas fue considerablemente bajo. Los carpinteros son de los pocos grupos formadores de cavidades en los ambientes (Cockle et al. 2011a) y proveen de sitios de nidificación y dormitorio a ellos mismos y a otras especies (no-excavadores). Sin embargo, el uso que las especies hagan de estas cavidades puede variar entre utilizar un 80% de las cavidades, como en Norteamérica, y un 25%, como en Sudamérica. La mitad de las cavidades en Norteamérica son construidas en árboles vivos y pueden durar más de una década, a diferencia de lo que ocurre en Sudamérica donde principalmente se utilizan árboles muertos y las cavidades son efímeras (Cockle et al. 2011a). En este sentido, la alta tasa de excavación encontrada en este estudio podría estar asociada a una alta tasa de pérdida de cavidades (Cockle et al. 2011a), lo que obliga a los carpinteros a continuar excavando, y/o a una baja disponibilidad de cavidades naturales para utilizar. Por un lado, es de destacar que el hecho de tener una alta tasa de excavación en el sitio de estudio refleja que existe disponibilidad de madera apropiada para construir cavidades. Por otro lado, sería apropiado realizar un monitoreo extensivo de las cavidades, tanto naturales como excavadas, su duración en el tiempo y el uso que la comunidad de no-excavadores

hace de las mismas, a fin de dilucidar las tendencias dentro del sitio de estudio y en Sudamérica.

Ambas especies construyeron sus cavidades mayormente sobre Tala, lo que sugiere que las especies de árboles nativos son importantes (aunque no exclusivas) dentro de estos bosques. Sin embargo, ninguna de las dos especies de carpinteros utilizó el Coronillo para nidificar, siendo que es una especie arbórea nativa frecuente en el área de estudio. Si bien la madera del Coronillo es dura (Doumecq y Arenas 2018), lo que podría llevar a que las especies la eviten por ser incapaces de excavarla (Lorenz et al. 2015), ambas especies de carpinteros han sido observadas construyendo nidos en árboles con un rango similar de durezas (Di Giacomo 2005, Cockle et al. 2012, Salvador 2013), inclusive el Tala. Como posible explicación, los carpinteros en este sitio frecuentemente excavaron árboles mayoritariamente asignados a alguna categoría de degradación y con presencia de cuerpos fructíferos de hongos. En este sentido, el Coronillo en el sitio estudiado rara vez se observó con signos de degradación de la madera (AJ, *observación personal*). Teniendo esto en cuenta, es probable que la madera tenga que encontrarse bajo cierto umbral de dureza para poder ser excavada (Lorenz et al. 2015) y que este umbral sea generado por la acción de los hongos u otros descomponedores (Cockle et al. 2012). La acción de los hongos puede tardar décadas hasta que la madera esté suficientemente blanda para ser usada por los carpinteros (Conner et al. 1976, Schepps et al. 1999, Pasinelli 2007) y esto influencia la disponibilidad de madera. Considerando que los carpinteros evitaron tanto al Coronillo como a otras estructuras (*i.e.* como postes de luz) a la hora de construir sus cavidades, que se encontraron cavidades construidas en relativamente poco tiempo y que muchos de los árboles, tanto disponibles como utilizados, presentaron cuerpos fructíferos de hongos, es probable que el umbral de dureza de la madera preferido por las especies no sea una limitante dentro del área de estudio.

Este estudio representa el primero en cuantificar la densidad de madera en estas latitudes e indica que los carpinteros prefirieron la madera más blanda disponible en el ambiente. Este resultado estaría apoyando la hipótesis de la facilidad durante la excavación (Lorenz et al. 2015), y, en este caso no hubo diferencias entre la madera externa y la madera interna de los árboles utilizados. Sería interesante realizar una

segunda etapa donde se muestreen una mayor cantidad de árboles dentro del área de estudio y evaluar la disponibilidad de madera apropiada para construir cavidades. Así mismo, un estudio más detallado sobre la diversidad de hongos presentes sobre las distintas especies de árboles y su relación con la presencia de cavidades (Cockle et al. 2012), podría aportar nuevas evidencias sobre las interacciones carpintero-árbol-hongos. Sería interesante, también, contabilizar el total de cavidades disponibles y el uso de estas cavidades por los carpinteros y por otros utilizadores de cavidades. En el Capítulo 4 se considera la variación de los parámetros reproductivos en relación a las características de la cavidad y en el Capítulo 5 se realiza una evaluación de la supervivencia de nidos en relación a distintas variables de la cavidad-nido. Considerando el proceso de degradación en el que estos bosques se encuentran involucrados (ver Capítulo 1), y el hecho de que estos carpinteros utilizaron árboles medianos con madera blanda para construir sus nidos, se sugiere que la conservación de parches de bosque con estas particularidades permitiría la conservación y sustento de estas poblaciones de carpinteros.

CAPÍTULO 4

PARÁMETROS REPRODUCTIVOS GENERALES

Resumen

Dentro de la ecología de las aves, la biología reproductiva adquiere un papel central, ya que involucra la capacidad que tiene una especie de dejar descendencia. En el presente capítulo se caracterizaron los principales parámetros reproductivos del ciclo de nidificación del Carpintero Real y el Carpintero Campestre y se evaluó si los mismos se encuentran afectados por características temporales y de la cavidad utilizada. Se reporta el tamaño de puesta, el tamaño de los huevos, el período de incubación de los huevos, la supervivencia de huevos, el éxito de eclosión, el período de permanencia de los pichones en la cavidad, la supervivencia de pichones y la productividad del nido. Se presentan la tasa de crecimiento de pichones, tamaño asintótico alcanzado y momento del máximo crecimiento y su variabilidad en función de distintas variables explicativas. Los primeros indicios de nidificación (construcción de la cavidad, puestas tempranas) fueron registrados en septiembre mientras que los últimos volantones volaron a mediados de enero, lo que resulta en una temporada reproductiva de 120 días. No se detectó un segundo intento de nidificación en parejas que criaron exitosamente su primera nidada. La incubación comenzó con la puesta del anteúltimo huevo. El Carpintero Campestre tuvo un tamaño modal de puesta de cuatro huevos y fueron incubados por 12 días. Los pichones permanecieron en el nido entre 28 y 31 días y volaron, en promedio, dos pichones por nido. En tres ocasiones se observaron grupos de tres individuos en la cercanía del nido. El Carpintero Real tuvo un tamaño modal de puesta de cuatro huevos, los cuales fueron incubados por 12 días. Los pichones permanecieron entre 26 y 30 días y volaron entre 2 y 3 pichones por nido. Esta especie tuvo huevos de menor tamaño cuando excavó una cavidad nueva y fue más propensa a

excavar una cavidad nueva cada año, en relación al Carpintero Campestre. En ambas especies se detectó reducción de nidada, siendo generalmente el último pichón en nacer el que no sobrevivió. La infección con *Philornis* y el número de hermanos en el nido afectaron el crecimiento de los pichones de ambas especies. En el Carpintero Campestre, el volumen de la cavidad tuvo un efecto negativo sobre el crecimiento de sus pichones. Ambas especies mostraron comportamientos reproductivos similares y sus poblaciones se encuentran reclutando individuos a una tasa que permitiría su permanencia en el tiempo. Se reportan, por primera vez, los parámetros de curvas de crecimiento de pichones de carpinteros para la región, así como otros parámetros reproductivos de dos especies cuya biología reproductiva es parcialmente conocida.

Introducción

Conocer la biología reproductiva de las aves en los distintos ambientes del mundo es importante ya que nos permite agregar información para conocer sus historias de vida (Martin 2004, Lloyd et al. 2014). Evaluar las relaciones que existen entre los parámetros reproductivos (por ejemplo, la tasa de éxito, supervivencia de pichones) y los factores externos (como las características de la cavidad o el momento de la temporada) permite pensar la potencial causalidad de estas relaciones (Girini 2018). En este sentido, este tipo de estudios son fundamentales en ecología de aves, ya que de los mismos se genera información para los programas de monitoreo y/o para la conservación del ambiente. A pesar de esto, existe una marcada asimetría en relación al conocimiento sobre la biología reproductiva de las especies de aves del mundo (Xiao et al. 2017) y la teoría sobre las historias de vida se ha basado, principalmente, a partir de estudios en aves del Hemisferio Norte (Lack 1947, Hille y Cooper 2015, Xiao et al. 2017). En particular, la biología reproductiva de las aves de la región Neotropical es parcialmente conocida (38%) o muy pobremente conocida (42%) (Xiao et al. 2017). Estos autores colocan al Carpintero Real y al Carpintero Campestre como especies cuya biología reproductiva es parcialmente conocida (ver abajo), mientras que a uno de sus más cercanos parientes, el Carpintero Escapulario *Colaptes auratus*, lo colocan como una especie cuya biología reproductiva es

bien conocida (Elchuk y Wiebe 2003b, Wiebe 2008, Wiebe y Slagsvold 2012, Gow y Wiebe 2014).

Generalidades en la reproducción de los pícidos

Como se detalló anteriormente, los carpinteros nidifican en cavidades las cuales son mayormente excavadas por ellos mismos (Gorman 2014). Como generalidad, es un grupo monógamo (Winkler y Christie 2002, Gorman 2014), aunque hay excepciones de parejas polígamas (Dias et al. 2013), y esto se encuentra principalmente vinculado a la importante contribución del macho en la construcción de la cavidad, cuidado del nido y crianza de los pichones (Winkler y Christie 2002). Además, tienen la particularidad de que los machos incuban los huevos nocturnamente de forma exclusiva (Winkler y Christie 2002, Gorman 2014). A pesar de este rol protagónico del macho en diversas etapas del período reproductivo (en comparación a otros grupos de aves), ambos miembros de la pareja comparten la incubación durante el día y crían conjuntamente a los pichones (Winkler y Christie 2002). Las parejas pueden mantenerse juntas por varias temporadas reproductivas, teniendo una baja tasa de divorcio (Winkler y Christie 2002, Gorman 2014).

Adicionalmente, y en base a los reportes de los hábitos reproductivos de estas aves, principalmente en zonas templadas del Hemisferio Norte (Gorman 2014, Xiao et al. 2017), se consideran aves territoriales que protegen activamente sus recursos, incluida la cavidad-nido. No obstante, en algunas especies, como el Carpintero Bellotero *Melanerpes formicivorus* (Koenig y Pitelka 1979, Gorman 2014), se ha reportado la presencia de ayudantes no reproductivos en el ámbito de la cavidad-nido. La familia ha sido caracterizada por tener una sola nidada por temporada reproductiva, los huevos son de color invariablemente blanco (Gorman 2014) y los mismos son incubados por períodos relativamente cortos de tiempo (9 a 14 días) (Winkler y Christie 2002). Así mismo, se ha descrito como una generalidad para la familia que los pichones formen una pirámide al nacer, lo que les permite mantener la temperatura del cuerpo (Winkler y Christie 2002).

Antecedentes en la reproducción de Colaptes spp.

Una de las especies del género *Colaptes* de la que se tiene mayor información en cuanto a su reproducción es el Carpintero Escapulario. Esta especie nidifica de abril a julio y tiene

un tamaño de puesta de 4-12 huevos, aunque en general ponen entre 5 y 6 huevos por nidada (Wiebe y Swift 2001, Winkler y Christie 2002). Los huevos son incubados por 11-12 días y los pichones permanecen en el nido por 23-28 días. Tanto la incubación como la crianza de los pichones es llevada a cabo por ambos progenitores, con una mayor participación del macho (Winkler y Christie 2002).

En relación a las dos especies del presente trabajo, hay ciertos antecedentes que permiten conocer parcialmente su comportamiento reproductivo. En el Carpintero Campestre, la temporada de cría varía según la región, siendo en zonas tropicales desde agosto hasta principios de noviembre (Di Giacomo 2005, Dias et al. 2013) y en Buenos Aires, de fines de septiembre a principios de enero (De la Peña 2016). Siguiendo la generalidad del grupo, se considera una especie principalmente monógama (Winkler y Christie 2002, Dias et al. 2013) aunque se ha reportado la inclinación hacia la poliginia y puesta colectiva en algunos grupos reproductivos (Dias et al. 2013). Las parejas pueden mantenerse juntas por más de una temporada reproductiva (Dias et al. 2013) y ambos sexos participan de la excavación de la cavidad y de la incubación de los huevos (Di Giacomo 2005, Dias et al. 2013). Su tamaño de puesta es de 3-5 huevos, aunque se han registrado puestas de 9 huevos en un mismo nido en Brasil (puestos por distintas hembras; Dias et al. 2013). Los pichones se quedan en el nido por ~30 días (Di Giacomo 2005) y es una especie con nidada simple (es decir, un nido exitoso por temporada, Dias et al. 2013). La subespecie *C. c. campestris* puede adoptar una estrategia de cría colaborativa al momento de la nidificación. Las parejas reproductivas tienen ayudantes, que son juveniles de nidadas previas o individuos que no consiguieron pareja de nidificación, que ayudan a proteger el nido y alimentar a los pichones (Dias et al. 2013). Se desconoce si la subespecie *C. c. campestroides* (presente mayormente en Argentina) adopta esta estrategia.

Por otra parte, el Carpintero Real se reproduce desde principios de septiembre hasta principios de diciembre en zonas tropicales (Di Giacomo 2005) y desde fines de septiembre-principios de octubre hasta mediados de enero en zonas más australes (Winkler y Christie 2002, De La Peña 2016). Ambos miembros de la pareja participan en la excavación de la cavidad, incubación de los huevos y alimentación de los pichones (Winkler y Christie 2002, Di Giacomo 2005, Salvador 2013). El tamaño de puesta es de 3-

6 huevos y los pichones se quedan en el nido 27-31 días (Winkler y Christie 2002, Di Giacomo 2005, Salvador 2013, De la Peña 2016). Se desconoce si existe algún tipo de defensa del territorio o del nido y si las parejas se mantienen juntas por más de una temporada reproductiva.

Para las aves que anidan en cavidades, las características físicas de las mismas pueden influenciar los parámetros reproductivos observados en cada población. Por ejemplo, Wiebe y Swift (2001) contrastaron la hipótesis de que el volumen de la cavidad afecta el tamaño de puesta, aunque la hipótesis no fue validada en su análisis. Además, el tipo de cavidad (clasificadas según sean nuevas o reutilizadas) podría afectar el número de volantones que se producen, el éxito de la nidada, el tamaño de puesta o el tamaño de los huevos (Wiebe et al. 2007). Por otra parte, estudios previos en otras aves, dentro de la misma área de estudio, sugieren que el momento que un ave selecciona dentro de la temporada reproductiva para nidificar puede tener efectos sobre el ciclo reproductivo (Segura 2011, Segura y Reboreda 2012). En este sentido, a medida que avanza la temporada reproductiva puede haber un aumento en la densidad de depredadores (Segura y Reboreda 2012) o en la prevalencia del parasitismo de *Philornis* (Segura y Reboreda 2011), una larva parásita de pichones de aves.

En el presente capítulo se resumen los principales parámetros reproductivos de las poblaciones de Carpintero Campestre y Carpintero Real que nidifican en los talares de la zona de Punta Indio, a excepción de la supervivencia de nidos, que ha sido analizada puntualmente en el Capítulo 5. Particularmente se reporta: 1) el período reproductivo de las especies en la zona, tamaño de puesta, período de incubación, supervivencia de huevos y éxito de eclosión de los huevos; 2) período de permanencia de los pichones en el nido, supervivencia, morfometría de los pichones al momento del nacimiento y tasas de crecimiento de los pichones; 3) éxito reproductivo aparente y productividad del nido; y 4) prevalencia larvas ectoparásitas del género *Philornis*. Se evaluó si las distintas características de las cavidades, el tipo de cavidad, el año de nidificación y el momento de la temporada, afectaron estos parámetros reproductivos. Así mismo, se evaluó si la presencia de *Philornis* afectó el crecimiento de los pichones en el nido. Finalmente, se discuten los resultados obtenidos para cada especie y en relación a otros pícidos.

Materiales y métodos

Los nidos fueron encontrados siguiendo la metodología descrita en el Capítulo 2. Fue establecido un territorio para cada pareja, considerado como el área que las parejas utilizaron para vivir y nidificar (Maher y Lott 1995), y se realizó una estimación del tamaño relativo de los territorios. Para esta estimación se registraron las ubicaciones de los individuos de la pareja reproductiva durante cada visita al nido, formando un polígono que resultó de la unión de los puntos donde se ubicó la pareja (Odum y Kuenzler 1955). Luego se calculó el área cubierta por cada polígono y, posteriormente, se estimó el tamaño del territorio para cada especie como un promedio entre las áreas de los polígonos (siendo, entonces, una estimación indirecta). Se asumió que se encontraron todos los nidos de las parejas en los sitios donde fueron buscados y también se asumió que las especies tienen un comportamiento territorial (Winkler y Christie 2002, Dias et al. 2013), lo que implica que no existe un importante solapamiento de los territorios entre parejas de la misma especie y es probable que no haya una ubicación utilizada por dos parejas. Adicionalmente, se midieron las distancias entre nidos que se encontraban activos simultáneamente y se consideró que la mitad de la distancia entre nidos correspondía a una pareja y la otra mitad a la otra (Odum y Kuenzler 1955). Observaciones personales indican que no existió territorialidad interespecífica (ver *Resultados*). Ya que no fueron anillados individuos adultos y que no se realizó un seguimiento preciso de todas las ubicaciones que adoptaron las parejas reproductoras durante la totalidad del ciclo reproductivo, las estimaciones de los territorios se reportan a modo de referencia, pero no se utilizaron en los análisis.

Parámetros reproductivos

Para la estimación de los parámetros reproductivos, se excluyeron los nidos donde se asumió que el investigador había tenido influencia en el parámetro estimado (por ejemplo, rotura de al menos un huevo durante el monitoreo) y esto ocurrió en 12 de 148 nidos que iniciaron la puesta. Se reportan los tamaños de muestra (n) ajustados a esta regla y se discutirá sobre este punto en el Capítulo 6.

Se evaluó si la distribución temporal de los nidos fue distinta entre las distintas temporadas reproductivas a través de un análisis de frecuencias. El tamaño de puesta fue

estimado utilizando aquellos nidos encontrados en puesta y en los cuales no hubo pérdida de huevos durante ese momento del ciclo reproductivo. En unos pocos nidos (de fácil acceso a la cámara con huevos) se pudieron marcar los huevos a medida que eran puestos, de manera de determinar el orden de puesta. Esto no se realizó sistemáticamente de manera de evitar un excesivo disturbio a causa del monitoreo en un momento sensible del ciclo reproductivo. Si el nido era encontrado en incubación, los huevos eran marcados con letras para determinar el orden de eclosión (Figura 4.1).

El tamaño de los huevos fue determinado a partir de su masa, largo, ancho y, posteriormente, su volumen. El largo y ancho de los huevos fueron medidos utilizando un calibre (0,05 mm), mientras que su masa fue medida utilizando una balanza colgante tipo Pesola ($10 \pm 0,1$ g o $20 \pm 0,2$ g, según el tamaño del huevo). El volumen de los huevos fue determinado utilizando la ecuación de Hoyt (1979). Para estimar el tamaño de los huevos a nivel poblacional, se consideró el tamaño promedio de los huevos para cada nido con puesta completa, para evitar pseudoreplicación. Así mismo, se evaluó si el tamaño de puesta y de los huevos fue distinto entre temporadas, utilizando un ANOVA, si cambió según el tipo de cavidad (excavada o reutilizada) y/o si el mismo varió a lo largo de la temporada, utilizando modelos lineales generalizados mixtos, utilizando a la pareja reproductiva y a la cavidad como factores de efecto aleatorio. La interacción del momento de la temporada y del año de reproducción sobre la variable de respuesta fue evaluada a través de un Análisis de Covarianza. Dado que se contaba con pocos nidos donde se conociera el orden de puesta y, a su vez, el tamaño de los huevos (9 nidos del Carpintero Real y 4 nidos del Carpintero Campestre), se decidió no evaluar la variación en el tamaño de los huevos dentro de una misma puesta. Así mismo, dado que la cantidad de parejas que tuvieron más de un intento de nidificación para las cuales se conociera, a su vez, el tamaño de puesta de ambos intentos fue baja ($n = 4$ parejas de Carpintero Real y 2 de Carpintero Campestre), tampoco se evaluó la variación en el tamaño de puesta entre intentos de las parejas.

El período de incubación fue establecido como el tiempo que pasó entre la puesta del último huevo y la eclosión del último huevo (Nice 1954). Esto fue determinado utilizando nidos donde se supo el tamaño de puesta y donde se observó la eclosión de los mismos. La supervivencia de huevos fue calculada como un cociente entre el tamaño

de puesta y la cantidad de huevos presentes al momento de la eclosión. El éxito de eclosión fue calculado como el cociente entre la cantidad de huevos presentes al momento de la eclosión y la cantidad de huevos que eclosionaron. En aquellas parejas donde se contaba con más de un intento de nidificación ($n = 1$ pareja de Carpintero Campestre y $n = 2$ de Carpintero Real), se utilizó un valor promedio de supervivencia y éxito, con el objetivo de evitar violar el supuesto de independencia en las observaciones.

Figura 4.1. Huevos de carpintero cerca del momento de la puesta (arriba-izquierda) y cerca de la eclosión (arriba-derecha). Marcas en los huevos de carpinteros para su identificación (abajo), donde "1" representa el primer huevo puesto y "B, C y D" los huevos subsiguientes para los cuales no fue posible establecer el orden de puesta. Fotos: Adrián Jauregui.

En cada visita al nido se registró la masa corporal del pichón, utilizando balanzas tipo Pesola ($10 \pm 0,1$ g, $50 \pm 0,5$ g, 100 ± 1 g y 300 ± 1 g; Figura 4.2), y medidas morfométricas del culmen, curva del ala y tarso, usando un calibre (0,05 mm; Figura 4.2). Para el monitoreo entre sucesivas visitas al nido, cada pichón fue marcado a la altura del tarso utilizando un marcador no tóxico (en las etapas tempranas de su desarrollo; Figura

4.3) y mediante la colocación de un anillo metálico (en la etapa final de su desarrollo; Figura 4.3). Así mismo, durante cada visita se realizó una inspección de los pichones en el nido para determinar si se encontraban parasitados por larvas del género *Philornis* y de encontrarse incidencia del parasitismo, se contabilizó el número de larvas en cada pichón. Considerando que no fue posible extraer los pichones de la totalidad de los nidos, es probable que exista una subestimación en la incidencia de *Philornis* sobre estas poblaciones de carpinteros. Considerando que las visitas a los nidos se hicieron en intervalos de 4 días, no se estableció un período de latencia de las larvas.

Se calcularon las curvas de crecimiento de la masa corporal, longitud del tarso, cuerda del ala y longitud del culmen de los pichones, utilizando modelos mixtos no lineales, ajustando los datos a la ecuación de Richards y utilizando la parametrización propuesta por Tjørve y Tjørve (2010). Para controlar la falta de independencia de las observaciones, la identidad del pichón y del nido fueron incluidos como factores de efectos aleatorios. De esta manera, se estimaron los parámetros de la curva de crecimiento (A = crecimiento asintótico; K = tasa de máximo crecimiento; y c o t_i = momento de máximo crecimiento) y para estos cálculos se utilizaron pichones que fueron medidos al menos cuatro veces. El crecimiento máximo absoluto ($g_{m\acute{a}x}$) se calculó como un producto entre la asíntota y la tasa de crecimiento puntual ($A*K$) (Tjørve y Tjørve 2010). Se evaluó si el crecimiento de los pichones fue afectado por variables temporales y características de la cavidad, agregando a estas variables explicativas en los modelos. Teniendo en cuenta que el ala puede continuar su crecimiento una vez que el pichón salió del nido y que el pico tiene un crecimiento casi lineal (ver Resultados), para estos análisis se utilizaron sólo el tarso y la masa de los pichones. Así mismo, se evaluó si la presencia de *Philornis* tuvo algún efecto sobre el crecimiento de los pichones.

La supervivencia de pichones fue calculada mediante un cociente entre la cantidad de pichones que nacieron y la cantidad de pichones que volaron del nido. El período de permanencia en el nido fue considerado como la cantidad de días transcurridos entre la eclosión del primer huevo y el vuelo de los pichones. La productividad fue calculada como el cociente entre la cantidad de volantones del nido y el tamaño de puesta. No se obtuvieron datos de supervivencia de pichones para la misma

pareja en la misma temporada ya que las parejas con nidos exitosos no produjeron segundas nidadas.

El éxito reproductivo aparente fue calculado como el cociente entre los nidos exitosos y el número total de nidos monitoreados. Este parámetro se presenta con fines descriptivos y se analiza detenidamente la supervivencia de nidos en el Capítulo 5.

Figura 4.2. Medición de un pichón de Carpintero Campestre utilizando un calibre (izquierda) y su peso utilizando una Pesola (derecha). Fotos: Brandon Vidrio.

Figura 4.3. Marcas utilizadas para identificar pichones a una edad temprana (izquierda) y cerca del vuelo (derecha).

Fotos: Ellen Grim.

Se realizaron comparaciones entre ambas especies en relación al tamaño de puesta, tamaño de huevos, supervivencia de huevos, éxito de eclosión, supervivencia de pichones y productividad utilizando un modelo lineal generalizado mixto donde la especie fue la variable de respuesta y adoptó forma binaria (0: Campestre y 1: Real) y se utilizó a la cavidad como factor de efecto aleatorio. Se evaluó si las especies diferían en su tendencia a iniciar la puesta en una cavidad excavada recientemente (es decir, nueva) o en una previamente construida, a través de una prueba de Chi-Cuadrado. A pesar de contar con 27 cavidades de las cuales no se pudo determinar si eran nuevas o no (para la temporada 2015-2016, Capítulo 3), algunas de ellas fueron incluidas en este análisis ya que fueron utilizadas posteriormente y en estos casos, se las considero como cavidades reutilizadas. En este sentido, también se evaluó si cada especie modificó su elección de usar una cavidad excavada o reutilizada a lo largo de la temporada reproductiva y para este análisis se tomó a la pareja reproductiva como factor de efectos aleatorios.

Con el fin de poder ordenar de mejor manera la información obtenida, se separa la sección de resultados en cuatro subsecciones (una describiendo las similitudes entre las especies, una para cada especie y una para comparaciones generales entre las especies).

Resultados

Carpintero Campestre

Se encontraron 58 intentos de nidificación entre las tres temporadas reproductivas (14 nidos en la temporada 2015-2016, 20 nidos en la temporada 2016-2017 y 24 nidos en la temporada 2017-2018), de los cuales 55 comenzaron la puesta. Se contabilizaron un total de 49 parejas nidificando (13 en la temporada 2015-2016, 16 en la temporada 2016-2017 y 20 en la temporada 2017-2018). En nueve parejas se registró un segundo intento de nidificación (luego de que el primero fracasara) y dos de ellas tuvieron una nidada exitosa en el segundo intento. Cuatro parejas (~8%) reutilizaron la misma cavidad donde falló el primer intento, pero ninguna de ellas fue exitosa, mientras que las dos parejas que criaron una nidada exitosa en su segundo intento, lo hicieron en una cavidad diferente a la utilizada en el primer intento. Entre el fracaso del primer intento y el inicio de la puesta del segundo intento siguiente transcurrieron al menos siete días (en aquellos casos donde se utilizó la misma cavidad) y un máximo de 15 días (en los casos donde el intento ocurrió en otra cavidad).

El inicio de puesta más temprano se registró un 25 de septiembre, el más tardío fue registrado un 10 de diciembre y el inicio de puesta mostró una frecuencia unimodal, con un pico entre octubre y noviembre (Figura 4.4). La tendencia entre excavar una cavidad nueva o reutilizar una cavidad excavada previamente para comenzar la puesta no varió a lo largo de la temporada ($z = 1,56$, $P = 0,11$). En dos nidos (uno en la temporada 2016-2017 y otro en la temporada 2017-2018) pudieron observarse tres individuos de Carpintero Campestre en las cercanías del nido en sucesivas visitas. Los territorios de Carpintero Campestre tuvieron un tamaño estimado de $9,7 \pm 1,0$ ha.

Figura 4.4. Distribución temporal del inicio de puesta de los nidos de Carpintero Real (arriba) y Carpintero Campestre (abajo) para las temporadas 2015-2016 (azul), 2016-2017 (naranja) y 2017-2018 (gris). Los números representan el porcentaje de nidos por mes para la temporada reproductiva.

Tamaño de puesta y período de incubación de los huevos: El tamaño de puesta fue de $4,4 \pm 0,2$ huevos (rango = 3-6 huevos, $n = 27$ nidos), el tamaño modal de puesta fue de 4 huevos y los huevos fueron puestos en días consecutivos. El tamaño de puesta no varió de manera importante a lo largo de la temporada reproductiva ($z = -0,58$, $P = 0,56$), entre temporadas ($F = 1,33$, $P = 0,78$) ni tampoco considerando la interacción entre estas

variables ($F = 0,13$, $P = 0,93$). El tamaño de puesta tampoco varió con el tamaño de la cavidad ($z = -0,19$, $P = 0,84$) ni con el tipo de cavidad utilizada ($F = 0,24$, $P = 0,83$).

Los huevos pesaron $9,6 \pm 0,2$ g (rango = 6,8-11,6 g), tuvieron un largo de $31,5 \pm 0,2$ mm (rango = 29,5-34,6 mm) y un ancho de $24,1 \pm 0,1$ mm (rango = 21,4-26,2 mm), mientras que su volumen fue de $9,4 \pm 0,2$ cm³ (rango = 7,7-11,0 cm³) ($n = 71$ huevos de 25 nidos para las 3 variables). El tamaño de los huevos no varió entre temporadas (Masa: $F = 0,31$, $P = 0,73$; Volumen: $F = 0,20$, $P = 0,81$), aunque marginalmente lo hizo la masa a lo largo de la temporada ($t = -2,06$, $P = 0,07$) pero no su volumen ($t = -2,53$, $P = 0,20$). Tampoco variaron considerando la interacción de estas variables (Masa: $F = 0,34$, $P = 0,71$; Volumen: $F = 0,56$, $P = 0,57$). Los huevos tampoco variaron su tamaño según la pareja eligiera una cavidad excavada o reutilizada (Masa: $F = 1,72$, $P = 0,28$; Volumen: $F = 1,91$, $P = 0,21$) o con el tamaño de la cavidad (Masa: $t = 0,70$, $P = 0,49$; Volumen: $t = 0,30$, $P = 0,76$). La supervivencia de huevos fue de $0,96 \pm 0,02$ ($n = 18$ nidos). El éxito de eclosión fue de $0,84 \pm 0,04$ ($n = 30$ nidos) y el mismo no varió a lo largo de la temporada ($z = -0,43$, $P = 0,66$) ni entre temporadas ($F = 0,56$, $P = 0,58$) ni con el tamaño de la cavidad ($t < -0,01$, $P = 0,99$).

La incubación comenzó con el anteúltimo huevo y el período de incubación fue de $11,6 \pm 0,2$ días (rango = 11-12 días; $n = 6$ nidos). Entonces, en cada nido nacieron todos los pichones el mismo día, excepto uno que nació al día siguiente.

Período de pichones: Nacieron $3,2 \pm 0,2$ pichones por nido (rango = 1-5 pichones, $n = 38$ nidos) de los cuales lograron volar $2,2 \pm 0,2$ volantones (rango = 1-4 volantones, $n = 25$ nidos), siendo la supervivencia de pichones de $0,65 \pm 0,06$ ($n = 21$ nidos). El número de pichones no cambió a lo largo de la temporada ($t = -0,52$, $P = 0,60$), entre temporadas ($F = 0,12$, $P = 0,89$), con el volumen de la cavidad ($t = -0,55$, $P = 0,58$) o con el tipo de cavidad ($F = 0,13$, $P = 0,80$). El número de volantones no cambió en relación al momento de la temporada ($z = -0,75$, $P = 0,45$), al año de reproducción ($F = 1,22$, $P = 0,57$), con la interacción de estas últimas dos variables ($F = 0,22$, $P = 0,89$), con el volumen de la cavidad ($z = -0,67$, $P = 0,50$), ni con el tipo de cavidad ($F = 0,55$, $P = 0,60$). Al nacer, los pichones tuvieron una masa corporal de $8,9 \pm 0,2$ g, el tamaño del culmen fue de $6,0 \pm 0,1$ mm, la cuerda del ala midió $7,8 \pm 0,1$ mm y el tarso $8,3 \pm 0,3$ mm ($n = 37$ pichones).

de 17 nidos). Los distintos momentos del período de pichones se representan en la Figura 4.5.

Se detectó reducción de nidada en 16 de los 21 nidos (76%) donde se pudo monitorear el estadio de pichones de forma completa. El número de pichones que nacieron, el volumen de la cavidad y el área del fondo de la cavidad, no influyeron en la supervivencia de pichones (volantones/pichones que nacieron) ($t = -1,68$, $P = 0,10$; $t = -1,48$, $P = 0,15$; $t = -0,77$, $P = 0,45$, respectivamente). La supervivencia de pichones no varió a medida que avanzó la temporada reproductiva ($t = -0,34$, $P = 0,73$) ni considerando la interacción entre el número de pichones y el momento de la temporada ($F = 1,96$, $P = 0,13$).

Fueron encontradas larvas del género *Philornis* en 7 de los 41 nidos (Figura 4.6) que alcanzaron la etapa de pichones. La presencia de larvas no fue distinta a lo largo de la temporada ($z = 1,22$, $P = 0,22$) ni entre años ($F = 0,52$, $P = 0,79$). Se detectaron $4,8 \pm 1,1$ larvas por pichón (rango=1-15 larvas) y $8,1 \pm 2,2$ larvas por nido (rango = 1-27 larvas). La fecha más temprana en la que se detectó un nido con larvas fue un 4 de noviembre y la fecha más tardía fue un 27 de diciembre.

Tabla 4.1. Parámetros de las curvas de crecimiento de pichones del Carpintero Campestre ($n = 23$ pichones de 11 nidos) donde A = crecimiento asintótico(en g o mm); K = tasa de máximo crecimiento; $g_{m\acute{a}x}$ = crecimiento absoluto máximo ($A*K$); c = edad del máximo crecimiento (en días).

	A	K	$g_{m\acute{a}x}$	c
Masa (g)	$167,2 \pm 6,7$	0,07	13,3	$7,0 \pm 0,4$
Tarso (mm)	$28,7 \pm 0,5$	0,08	2,3	$5,0 \pm 0,5$
Cuerda del ala (mm)	$112,4 \pm 5$	0,05	5,6	$17,0 \pm 0,5$
Culmen (mm)	$23,8 \pm 0,8$	0,05	1,0	$1,8 \pm 1,2$

Los parámetros correspondientes a la curva de crecimiento de pichones en la población de Carpintero Campestre se resumen en la Tabla 4.1 y las curvas de crecimiento fueron representadas en la Figura 4.7. Tanto para la masa como para el tarso,

el momento de la temporada reproductiva no tuvo ningún efecto sobre la asíntota (Masa: $t = -0,51$, $P = 0,60$; Tarso: $t = -1,67$, $P = 0,09$), sobre la tasa de crecimiento (Masa: $t = -1,57$, $P = 0,11$; Tarso: $t = -0,94$, $P = 0,34$), o sobre el momento de máximo crecimiento (Masa: $t = 1,72$, $P = 0,08$; Tarso: $t = 0,27$, $P = 0,78$) de los pichones. La cantidad de pichones que había en el nido tampoco influyó sobre estos tres parámetros de la masa y del tarso (Masa: A : $t = -0,44$, $P = 0,65$; k : $t = 1,82$, $P = 0,07$; c : $t = -0,93$, $P = 0,35$; Tarso: A : $t = -0,12$, $P = 0,90$; k : $t = 1,40$, $P = 0,16$; c : $t = -0,49$, $P = 0,61$). Por otra parte, el orden de nacimiento influyó en el día que se alcanzó el máximo crecimiento (Masa: $t = 2,36$, $P = 0,01$; Tarso: $t = 3,04$, $P < 0,01$), de tal manera que cuanto más tarde nacía el pichón, más tarde se alcanzaba el momento de máximo crecimiento. A medida que aumentó el volumen de la cavidad, la tasa máxima de crecimiento fue menor (Masa: $t = -2,48$, $P = 0,01$; Tarso: $t = -4,12$, $P < 0,01$) y el día que se alcanzó el máximo crecimiento fue mayor (Masa: $t = 3,09$, $P < 0,01$; Tarso: $t = 2,23$, $P = 0,02$). Esta variable tuvo efecto sobre la asíntota del tarso (Tarso: $t = -3,34$, $P < 0,01$) pero no de la masa (Masa: $t = -1,08$, $P = 0,28$). No hubo un efecto interactivo del volumen de la cavidad y la cantidad de pichones en el nido, sobre ninguno de los tres parámetros de la masa y del tarso (Masa: A : $t = 1,77$, $P = 0,07$; k : $t = 1,25$, $P = 0,21$; c : $t = 0,78$, $P = 0,43$; Tarso: A : $t = 1,52$, $P = 0,11$; k : $t = -0,64$, $P = 0,51$; c : $t = 1,77$, $P = 0,07$). Si bien se encontró que la presencia de *Philornis* tuvo un efecto negativo sobre la asíntota de la masa ($t = -3,13$, $P < 0,01$) y del tarso ($t = -2,80$, $P < 0,01$), estos resultados deberían ser contrastados con un mayor tamaño de muestra, dado que solo se contó con tres nidos que tuvieron *Philornis* y que, a su vez, se midieron los pichones suficientes veces para considerarlos en los análisis.

La productividad final de los nidos fue de $0,42 \pm 0,07$ ($n = 11$ nidos). La productividad no aumentó de manera importante con el tamaño de puesta ($z = -0,92$, $P = 0,36$). La productividad tampoco varió con el volumen de la cavidad ($z = -1,20$, $P = 0,23$) ni con el tipo de cavidad utilizada ($\chi^2 = 1,77$, $P = 0,18$). Los pichones permanecieron en el nido durante $30,0 \pm 0,3$ días (rango=28-33 días; $n = 24$ nidos) y la mediana fue de 30 días. La fecha de vuelo más temprana fue detectada un 5 de noviembre y la más tardía un 18 de enero.

Figura 4.5. Pichones de Carpintero Campestre en distintos momentos de su desarrollo. Fotos: Adrián Jauregui, excepto foto central arriba, Ellen Grim.

Figura 4.6. Larvas del género *Philornis* sobre pichones de carpinteros en distintos momentos de su desarrollo.

Fotos: Adrián Jauregui.

Éxito reproductivo: Del total de nidos que comenzaron la puesta ($n = 55$), 25 fueron exitosos y 30 fallaron, siendo el éxito aparente de 45%. De los nidos que fallaron, 15 nidos fueron depredados y 15 fueron abandonados por diversas causas (detalles en el Capítulo 5).

Figura 4.7. Curvas de crecimiento para la masa corporal, la cuerda del ala, la longitud del tarso y el culmen de pichones de Carpintero Campestre. Los puntos representan las mediciones de cada pichón y la línea negra la tendencia poblacional.

Carpintero Real

Se encontraron 99 intentos de nidificación entre las tres temporadas reproductivas (35 nidos en la temporada 2015-2016, 30 nidos en la temporada 2016-2017, y 34 en la temporada 2017-2018), de los cuales 92 comenzaron la puesta. Se contabilizaron un total de 80 parejas nidificando (29 en 2015-2016; 23 en 2016-2017 y 28 en 2017-2018). Diecisiete parejas tuvieron al menos un segundo intento de nidificación cuando el primero fracasó. De esas 17 parejas, 7 lograron una nidada exitosa en el segundo intento

y 2 realizaron un intento posterior a que el segundo fallara, sumando tres intentos en una misma temporada. Entre el fracaso de un intento y el inicio de la puesta del intento siguiente transcurrieron: un mínimo de 6 días (en la misma cavidad) y un máximo de 17 días (en una cavidad diferente). Cinco parejas reutilizaron la misma cavidad donde falló su primer intento. Dos de esas cinco parejas realizaron tres intentos en la misma cavidad y ninguno de los tres intentos fue exitoso.

El inicio de puesta más temprano fue registrado un 2 de octubre mientras que el inicio de puesta más tardío fue un 13 de diciembre. El inicio de puesta tuvo una distribución temporal de frecuencias unimodal, con un pico entre octubre y noviembre (Figura 4.4). El Carpintero Real no modificó su elección entre iniciar la puesta en una cavidad excavada recientemente o en una cavidad pre-existente a lo largo de la temporada reproductiva ($z = 0,32$, $P = 0,74$). Los territorios de Carpintero Real tuvieron un tamaño de $4,7 \pm 0,16$ ha.

Tamaño de puesta y período de incubación de los huevos: El tamaño de puesta fue $4,4 \pm 0,1$ huevos (rango = 3-6 huevos, $n = 57$ nidos) y el tamaño modal de puesta fue de 4 huevos. El tamaño de puesta no fue distinto entre años ($F = 0,96$, $P = 0,38$), a lo largo de la temporada ($z = -1,14$, $P = 0,26$) ni considerando el efecto interactivo de estas variables ($F < 0,01$, $P = 0,99$). El tamaño de puesta tampoco estuvo asociado al tamaño de la cavidad ($z = 0,01$, $P = 0,98$) ni al tipo de cavidad ($F < 0,01$, $P = 0,99$).

La masa de los huevos fue de $6,7 \pm 0,1$ g (rango = 4,5-8,3 g), tuvieron un largo de $27,6 \pm 0,2$ mm (rango = 22,7-31,6 mm) y un ancho de $21,6 \pm 0,1$ mm (rango = 17,8-23,7 mm), siendo el volumen de $6,6 \pm 0,1$ cm³ (rango = 3,8-8,0 cm³) ($n = 131$ huevos de 43 nidos para las 3 variables). El efecto interactivo del momento de la temporada y del año sobre el tamaño de los huevos no fue significativo (Masa: $F = 2,87$, $P = 0,07$; Volumen: $F = 1,54$, $P = 0,22$). El tamaño de los huevos no varió entre temporadas (Masa: $F = 0,08$, $P = 0,91$; Volumen: $F = 0,58$, $P = 0,56$), a lo largo de la temporada (Masa: $t = -0,20$, $P = 0,83$; Volumen: $t = -1,14$, $P = 0,29$), ni con el tamaño de la cavidad (Masa: $t = -0,43$, $P = 0,66$; Volumen: $t = 0,73$, $P = 0,48$). La masa de los huevos fue mayor cuando la pareja eligió reutilizar una cavidad construida previamente en relación a aquellas parejas que excavaron cavidades nuevas (Masa: $F = 5,47$, $P = 0,03$; Volumen: $F = 2,98$, $P = 0,09$; Figura 4.8). La supervivencia de huevos fue de $0,93 \pm 0,02$ ($n = 34$ nidos) y el éxito de eclosión

fue de $0,86 \pm 0,03$ ($n = 52$ nidos). El mismo no varió con el momento de la temporada reproductiva ($t = 0,15$, $P = 0,88$), entre temporadas ($F = 0,61$, $P = 0,54$), con el volumen de la cavidad ($t = 1,45$, $P = 0,15$) ni con el tipo de cavidad ($F = 0,50$, $P = 0,48$).

En general, la incubación comenzó con la puesta del anteúltimo huevo. Sin embargo, hubo un caso en el cual se observaron pichones naciendo en días distintos (dos pichones nacieron un día y dos pichones al día siguiente) y, en un nido donde no pudo observarse la eclosión de los huevos, hubo un pichón notablemente más grande que los otros, mientras que el cuarto pichón era mucho más pequeño que sus otros tres hermanos, a pocos días de haber nacido todos. El período de incubación fue de $12,1 \pm 0,1$ días (rango = 11-13 días, $n = 29$ nidos).

Figura 4.8. Masa de los huevos de Carpintero Real en relación al tipo de cavidad utilizada. Los puntos representan la masa de los huevos para cada tipo de cavidad.

Período de pichones: Nacieron $3,5 \pm 0,1$ pichones por nido (rango= 1-6 pichones, $n = 61$ nidos) de los cuales $2,5 \pm 0,1$ (rango = 1-5 volantones, $n = 37$ nidos) lograron abandonar exitosamente el nido, siendo la supervivencia de pichones de $0,69 \pm 0,03$ ($n = 34$ nidos). La cantidad de pichones que nacieron no fue diferente a lo largo de la temporada ($t = -1,04$, $P = 0,22$), entre temporadas ($F = 2,30$, $P = 0,11$) ni con el volumen de la cavidad ($t = 1,28$, $P = 0,20$), aunque el efecto interactivo del momento de la temporada y las

temporadas reproductivas fue marginalmente importante ($F = 2,67$, $P = 0,07$). El número de volantones no fue influenciado por el momento de la temporada reproductiva ($z = -1,05$, $P = 0,29$), por el año de reproducción ($F = 1,70$, $P = 0,31$), por la interacción entre el momento de la temporada y el año ($F = 0,76$, $P = 0,81$), por el tamaño de la cavidad ($z = 0,60$, $P = 0,54$) ni por el tipo de cavidad utilizada, ($F = 0,91$, $P = 0,63$). Los pichones nacieron con una masa de $7,2 \pm 0,3$ g, el tamaño del culmen fue de $5,8 \pm 0,1$ mm, la cuerda del ala de $7,5 \pm 0,1$ mm y el tarso de $7,7 \pm 0,1$ mm ($n = 108$ pichones de 35 nidos). Los distintos momentos del período de pichones se muestran en la Figura 4.9.

Se detectó reducción de nidada en 25 de los 29 nidos (86%) donde se pudo monitorear el estadio de pichones de forma completa. En esos 29 nidos, la reducción de nidada se vio influenciada por el número de pichones que nacieron, de tal manera que, a mayor cantidad de pichones que nacían, disminuyó la supervivencia de pichones ($t = -2,23$, $P = 0,03$; Figura 4.10). La supervivencia de pichones no fue afectada significativamente por el momento de la temporada ($t = -1,88$, $P = 0,06$) y no hubo efecto de la interacción entre el número de pichones y el momento de la temporada ($F = 0,26$, $P = 0,71$) sobre esta variable. La cantidad de pichones que abandonaron exitosamente el nido en relación a los que nacieron, no fue afectada por el volumen de la cavidad ($t = 0,52$, $P = 0,60$) ni por el área del piso de la cavidad ($t = -0,48$, $P = 0,63$).

Del total de nidos que alcanzaron la etapa de pichones ($n = 71$ nidos), 15 fueron encontrados con larvas del género *Philornis* (dos en la temporada 2015-2016, siete en la temporada 2016-2017 y seis en la temporada 2017-2018). La prevalencia no fue distinta entre años ($F = 3,11$, $P = 0,21$) y fue mayor a medida que avanzó la temporada, aunque esta tendencia no fue significativamente importante ($z = 1,77$, $P = 0,07$). Se detectaron $2,3 \pm 0,4$ larvas por pichón (rango = 1-12 larvas) y $4,2 \pm 0,9$ larvas (rango = 1-12 larvas) por nido. Las larvas que fueron detectadas más tempranamente en un nido, fueron detectadas un 12 de noviembre y las más tardías un 27 de diciembre.

Tabla 4.2. Parámetros de las curvas de crecimiento de pichones del Carpintero Real ($n = 98$ pichones de 32 nidos) donde A = crecimiento asintótico (en g o mm); K = tasa de máximo crecimiento; $g_{m\acute{a}x}$ = crecimiento absoluto máximo/día ($A \cdot K$); c = edad del máximo crecimiento (en días).

	A	K	$g_{m\acute{a}x}$	c
Masa (g)	$118,9 \pm 1,7$	0,08	9,5	$7,4 \pm 0,2$
Tarso (mm)	$26,7 \pm 0,1$	0,08	2,13	$4,5 \pm 0,2$
Cuerda del ala (mm)	$107,6 \pm 3,2$	0,05	5,4	$16 \pm 0,25$
Culmen (mm)	$22,6 \pm 0,4$	0,001	0,02	$4,43 \pm 0,5$

La Tabla 4.2 resume los parámetros de las curvas de crecimiento de las características medidas a los pichones de Carpintero Real durante el período de monitoreo y la Figura 4.11 representa dichas curvas de crecimiento. Tanto para la masa como para el tarso, la asíntota alcanzada por los pichones fue menor a medida que avanzó la temporada reproductiva (Masa: $t = -2,68$, $P < 0,01$; Tarso: $t = -2,35$, $P = 0,01$) pero la tasa de crecimiento y el momento de máximo crecimiento no se vieron afectados por esta variable (Masa: $t = 1,46$, $P = 0,14$, $t = -1,22$, $P = 0,22$; Tarso: $t = 1,64$, $P = 0,1$, $t = -0,32$, $P = 0,74$; respectivamente). Ninguno de los tres parámetros fue afectado por el volumen de la cavidad (Masa: A : $t = 0,83$, $P = 0,40$; K : $t = -0,69$, $P = 0,48$; c : $t = -1,19$, $P = 0,23$; Tarso: A : $t = -0,42$, $P = 0,67$; K : $t = 0,96$, $P = 0,33$; c : $t = -1,29$, $P = 0,25$) ni por la cantidad de pichones que había en el nido (Masa: A : $t = -0,06$, $P = 0,94$; K : $t = 0,20$, $P = 0,84$; c : $t = 0,29$, $P = 0,76$; Tarso: A : $t = 1,70$, $P = 0,08$; K : $t = -0,88$, $P = 0,37$; c : $t = 0,48$, $P = 0,62$) ni por la interacción entre estas dos variables (Masa: A : $t = 0,13$, $P = 0,88$; K : $t = 1,51$, $P = 0,13$; c : $t = -1,10$, $P = 0,26$; Tarso: A : $t = -1,15$, $P = 0,25$; K : $t = 0,27$, $P = 0,78$; c : $t = -0,32$, $P = 0,74$). El orden de nacimiento de los pichones tuvo un efecto positivo sobre el día que se alcanzó el máximo crecimiento (Masa: $t = 6,14$, $P < 0,01$; Tarso: $t = 6,02$, $P < 0,01$), y negativo sobre la tasa de crecimiento y el crecimiento asintótico del tarso ($t = -1,95$, $P = 0,05$, $t = -1,98$, $P = 0,04$; respectivamente). pero no de la masa ($t = 0,18$, $P = 0,85$; $t = -1,6$, $P = 0,11$). La presencia de *Philornis* tuvo un efecto negativo sobre la asíntota

de crecimiento de ambas variables (*Masa*: $t = -2,06$, $P = 0,03$; *Tarso*: $t = -2,80$, $P < 0,01$; Figura 4.11) y sobre la tasa de máximo crecimiento del *tarso* ($t = -2,22$, $P = 0,02$).

La productividad final de los nidos fue de $0,53 \pm 0,05$ ($n = 17$ nidos) y no se vio incrementada con el aumento del tamaño de puesta ($z = 0,92$, $P = 0,36$). La productividad no varió con el volumen de la cavidad ($z = 0,66$, $P = 0,51$) ni con el tipo de cavidad utilizada ($\chi^2 = 1,50$, $P = 0,68$). Los pichones permanecieron en el nido por $28,7 \pm 0,3$ días (rango= 27-31 días; $n = 33$ nidos) y la mediana fue de 28 días. La fecha de vuelo más temprana fue un 10 de noviembre mientras que la más tardía fue un 10 de enero.

Figura 4.9. Pichones de Carpintero Real en distintos momentos de su crecimiento, donde (i) es un pichón recién nacido y (ii) un volantón.
Fotos: Adrián Jauregui.

Éxito reproductivo: Del total de nidos que comenzaron la puesta ($n = 93$), 42 fueron exitosos y 51 fallaron, siendo el éxito aparente de 45%. De los nidos que fallaron, 29 fueron depredados y 22 fueron abandonados (detalles en el Capítulo 5). En los 29 nidos depredados, se contabiliza un nido donde se encontró a uno de los progenitores muerto en las inmediaciones del nido y los pichones murieron al poco tiempo, producto de la inanición.

Figura 4.10. Relación entre la supervivencia de pichones y la cantidad de pichones que nacieron en el Carpintero Real.

Figura 4.11. Curvas de crecimiento para la masa corporal, la cuerda del ala, la longitud del tarso y el culmen de pichones del Carpintero Real. Las líneas sólidas representan el crecimiento poblacional y los puntos rojos las mediciones para cada pichón. Las líneas punteadas representan el crecimiento para nidos infectados con larvas de *Philornis* y los puntos grises las mediciones para cada pichón infectado.

Comparación entre especies

Ambas especies tuvieron una distribución temporal de inicio de los nidos muy similar, en tanto la mayor cantidad de inicios de puesta se registró entre octubre y noviembre (Figura 4.4). A pesar de esto, los inicios de puesta no fueron iguales entre las distintas temporadas reproductivas (Tabla 4.3) aunque las diferencias en las frecuencias de nidos para cada mes según los años no fueron importantes considerando ambas especies separadas (C. Real: $\chi^2 = 10,00$, $P = 0,12$; C. Campestre: $\chi^2 = 5,30$, $P = 0,50$) o juntas ($\chi^2 = 9,86$, $P = 0,13$).

Tabla 4.3. Distribución temporal de frecuencias de los nidos de ambas especies de carpinteros (juntas), según la temporada reproductiva.

Mes	Temporada			
	2015-2016	2016-2017	2017-2018	Total
Septiembre	0	0	2	2
Octubre	16	16	23	55
Noviembre	8	23	23	54
Diciembre	4	2	2	8
Total	28	41	50	119*

*El total de nidos corresponde a la suma de los inicios de puesta las dos especies y no se consideraron nidos para los que la fecha de puesta fue estimada con imprecisión.

Los huevos de ambas especies fueron siempre de color rosáceo al momento de la puesta y tornaron hacia un color blanco inmaculado que se mantuvo hasta el momento de la eclosión (Figura 4.1) y observaciones durante las visitas a los nidos permiten inferir que ambos progenitores participaron en la incubación de los huevos. Los pichones nacieron con los ojos cerrados (Figura 4.6 y Figura 4.9) y durante los primeros 7 días de su desarrollo formaron una "pirámide", levantando sus cabezas para recibir alimento de los progenitores. Entre los 7 y 9 días desde la eclosión, los pichones abrieron los ojos y comenzaron a desarrollar las plumas (Figura 4.6 y 4.9). Los pichones abandonaron exitosamente el nido entre el día 28 y 30 para el Carpintero Campestre y entre el día 26 y 28 para el Carpintero Real, cuando se encontraron completamente emplumados (Figura

4.6 y 4.9). En sucesivas visitas durante la etapa de pichones, pudo observarse a los progenitores en las inmediaciones del nido, por lo que se interpreta que ambos participan de la crianza de los pichones y del cuidado del nido durante esta etapa del ciclo reproductivo. En ninguna de las parejas que criaron al menos un volantón se registró un segundo intento de nidificación en la misma temporada.

Hubo un caso donde una pareja de Carpintero Campestre y una pareja de Carpintero Real utilizaron el mismo árbol para nidificar, utilizando cavidades a distintas alturas dentro del mismo tronco. Otros cuatro casos, parejas de ambas especies nidificaron en árboles muy próximos entre sí (*i.e.* a menos de 10 metros entre las cavidades utilizadas).

El tamaño de puesta no fue distinto entre las especies ($z = -1,14$, $P = 0,25$). Los huevos de Carpintero Campestre tuvieron mayor volumen que los del Carpintero Real ($z = -2,71$, $P < 0,01$) aunque su masa no fue distinta ($z = -1,41$, $P = 0,15$). El éxito de eclosión ($z = 0,69$, $P = 0,49$), la reducción de nidada ($z = 0,22$, $P = 0,82$) y la productividad ($z = 0,94$, $P = 0,34$), no fueron distintas entre las especies. Las mismas tampoco difirieron en el número de pichones que nacieron ($z = -1,30$, $P = 0,19$), ni en la cantidad volantones que produjeron ($z = 1,16$, $P = 0,24$).

Las especies difirieron en su tendencia a iniciar la puesta según si la cavidad se encontraba excavada previamente o no, siendo más frecuente que el Carpintero Real excave una cavidad nueva en relación al Carpintero Campestre que tuvo una tasa de reutilización mayor ($\chi^2 = 4,09$, $P = 0,04$; Tabla 4.4).

Tabla 4.4. Frecuencias de intentos de nidificación según la cavidad fuera nueva o reutilizada, para cada especie.

Especie	Tipo de cavidad		Total*
	Nueva	Reutilizada	
Campestre	21	27	48
Real	51	29	90
Total	72	46	138

*El total corresponde a los intentos de nidificación en los cuales se determinó el tipo de cavidad utilizada.

Discusión

En el presente capítulo se reportan diversos parámetros reproductivos poblacionales del Carpintero Real y el Carpintero Campestre nidificando en bosques nativos de la zona de Punta Indio, Buenos Aires. Entre los principales resultados, se destacan: 1) la asimetría en la distribución temporal de los nidos entre las temporadas reproductivas; 2) la diferencia en el tamaño de los huevos según el tipo de cavidad (nueva o reutilizada) del Carpintero Real; 3) las diferencias en el crecimiento de los pichones en relación al momento de la temporada, al volumen de la cavidad, al orden de nacimiento de los pichones y a la presencia de *Philornis*; y, por último, 4) la disminución en la supervivencia de pichones de Carpintero Real en relación a la cantidad de hermanos. Así mismo, el Carpintero Real tuvo mayor propensión a excavar, en relación al Carpintero Campestre.

Se observó una leve asimetría en la distribución temporal de los nidos entre las temporadas reproductivas monitoreadas, de tal manera que en la temporada 2016-2017 hubo una menor frecuencia de nidos en el inicio de la temporada reproductiva (septiembre-octubre) en relación al mismo momento en las temporadas 2015-2016 y 2017-2018. Podría ocurrir que el comienzo de la temporada reproductiva se encuentre determinado por la cantidad de precipitaciones previo al momento de iniciar la puesta (Dias et al. 2013). Las lluvias favorecen la proliferación de insectos, uno de los principales componentes de la dieta de estas especies (Winkler y Christie 2002). Por lo tanto, podría ocurrir que los carpinteros inicien su período reproductivo en respuesta a un aumento de la densidad de su principal componente alimenticio. Sin embargo, las precipitaciones no fueron particularmente mayores en el inicio de la temporada 2015-2016, en relación a la temporada 2016-2017, por lo que futuros estudios son necesarios para contrastar estas ideas.

A modo de comparación con otros carpinteros del género *Colaptes*, las poblaciones de ambas especies bajo estudio tuvieron un tamaño de puesta similar al Carpintero Pitio *C. pitius* (4-6 huevos, Winkler y Christie 2002) y el Carpintero de la Tierra *C. fernandinae* (3-5 huevos, Winkler y Christie 2002), menor al Carpintero Escapulario (~7 huevos, Wiebe y Swift 2001), y mayor al Carpintero Verdi-dorado *C. rubiginosus* (~2-4 huevos, Winkler y Christie 2002, Sigrist 2009) y al Carpintero Peruano *C. atricollis* (~3 huevos, Octavio Pecho et al. 2009). Así mismo, el tamaño de los huevos de la población

de Carpintero Campestre bajo estudio fue mayor que los de otras poblaciones de la especie (Di Giacomo 2005, Dias et al. 2013). En relación al período de incubación de los huevos, los 11-12 días reportados para el Carpintero Escapulario (Winkler y Christie 2002, Wiebe 2008, Kozma y Kroll 2011) coinciden con el período encontrado para las poblaciones del presente estudio, mientras que los 18 días del Carpintero de la Tierra (Winkler y Christie 2002), los 14 días del Carpintero Peruano (Octavio Pecho et al. 2009) y los 15-16 días del Carpintero Campestre en Brasil (Dias et al. 2013), son mayores que los encontrados en este estudio. Los pichones permanecieron en el nido por más tiempo que en el Carpintero Escapulario (25-28 días, Winkler y Christie 2002), en el Carpintero Verdi-dorado (24 días, Winkler y Christie 2002) y en el Carpintero de la Tierra (22 días, Winkler y Christie 2002). Así mismo, los pichones permanecieron en el nido durante un tiempo similar al reportado para otras poblaciones de Carpintero Real (26-29 días, Salvador 2013) y de Carpintero Campestre (27-31 días, Dias et al. 2013, Salvador 2013). Más abajo, en esta misma sección, se discutirán sobre las posibles causas de estas diferencias.

Es de destacar que se observaron grupos de tres individuos de Carpintero Campestre en varios momentos del ciclo reproductivo (específicamente en tres nidos y en diferentes temporadas reproductivas). La presencia de este tercer individuo no fue acompañada de una puesta mayor a 6 huevos, como si fue reportada para los grupos cooperativos de Brasil (Dias et al. 2013) ni tampoco se estableció el rol o grado de participación de este tercer individuo en el proceso de nidificación. Sin embargo, ya que no se contó con individuos adultos marcados y que no se monitorearon los movimientos de los adultos, es probable que esta sea una subestimación de la cantidad de parejas que adoptan esta estrategia para su reproducción. Estas observaciones permiten inferir que algunas parejas probablemente incorporan individuos que ayudan al proceso de nidificación, como ocurre con la subespecie *C. c. campestris* (Dias et al. 2013). De esta manera, se sugiere que la subespecie *C. c. campestroides* tiene la posibilidad de realizar crías cooperativas (incorporar individuos no reproductivos al grupo) y sería importante que futuros estudios determinen el porcentaje de la población que adopta esta estrategia, el grado de participación y/o rol de este tercer individuo y su potencial vínculo genético con la pareja reproductora (Dias et al. 2013).

En relación a la estimación del tamaño del territorio del Carpintero Campestre, los resultados indican que las parejas de esta población utilizan un área considerablemente menor que la población estudiada en Brasil (Dias et al. 2013). Esto sugiere que este ambiente es capaz de albergar un mayor número de parejas reproductoras, al menos en relación a un área equivalente en tamaño de las poblaciones de Brasil. En este sentido, podrían estar ocurriendo dos situaciones. Por un lado, podría ser que la alta superficie cubierta por pastizal (ver *Área de Estudio*, Capítulo 2) provea a los carpinteros de una abundante fuente de comida (*i.e.* hormigas), lo que generaría que recorran una menor distancia para buscar alimento, reduciendo su ámbito del hogar (Elchuk y Wiebe 2003b). Por otro lado, podría ser que en la población bajo estudio exista un solapamiento en los ámbitos del hogar a la hora de la alimentación y que solo defiendan los sitios de nidificación (Elchuk y Wiebe 2003a). En relación al segundo punto, aunque fueron observados individuos compartiendo los sitios de alimentación en las poblaciones bajo estudio (AJ, *observación personal*), podrían contrastarse empíricamente estas hipótesis con un estudio puntual marcando individuos.

Los huevos de Carpintero Real fueron más pequeños en cavidades excavadas recientemente, en comparación con los huevos de cavidades reutilizadas. Intuitivamente, una hipótesis para explicar este patrón sería que las parejas que excavan invierten mayor energía en esta etapa del ciclo de nidificación, en relación a parejas que reutilizan, lo que podría resultar en menor inversión en el tamaño de los huevos. Sin embargo, Martin (1993b) argumenta que las diferencias de este tipo no pueden explicarse por costos de la excavación, ya que la mayor parte de la excavación en los carpinteros la realizan los machos. En este contexto, podrían darse dos escenarios: 1) las hembras de Carpintero Real tienen un rol más importante durante la excavación, en relación a otras especies; o 2) Martin (1993b) propone que cuanto más dificultoso le sea a la pareja excavar una cavidad nueva, mayor será la inversión dentro de cada puesta. Entonces, considerando esta propuesta, puede ser que aquellas parejas que les sea dificultoso excavar (por ejemplo, por presentar una mala condición física) tengan una tasa de reutilización mayor, y, por ende, sean estas las que inviertan en huevos de mayor tamaño. De todas maneras, estas consideraciones requieren de un diseño experimental detallado y específico que permita echar luz a estas ideas.

Las asíntotas de la masa y del tarso de los pichones de ambas especies fueron menores a medida que avanzó la temporada reproductiva y éstas, a su vez, se asociaron negativamente con la presencia de *Philornis*. Otros autores ya han reportado que, para esta misma zona, la presencia de *Philornis* aumenta hacia el final de la temporada reproductiva, y que *Philornis*, a su vez, tiene un efecto detrimental sobre los pichones (Rabuffetti y Reboreda 2007, Segura y Reboreda 2011). Si bien en esta tesis no se encontró un efecto directo de la temporada reproductiva sobre la presencia de *Philornis*, sí se encontró que este ectoparásito causa un efecto subletal sobre los pichones, reduciendo sus tasas de crecimiento. Así mismo, y contrariamente a lo reportado por estudios previos en Passeriformes de la zona (Rabuffetti y Reboreda 2007 y Segura y Reboreda 2011), no se encontraron, en esta tesis, efectos letales (*i.e.* la muerte del pichón) a causa del parasitismo de *Philornis*. Esto posiblemente se debe a que los pichones de los carpinteros tienen un tamaño corporal mayor a *Paroaria coronata* (estudiada en Segura y Reboreda 2011) y pocas veces se encontró una alta intensidad de parasitismo, como sí fue encontrado en *Mimus saturninus* (estudiada en Rabuffetti y Reboreda 2007). Si bien el efecto de *Philornis* sobre los pichones parece ser concluyente, no se descarta que la relación entre el momento de la temporada y las asíntotas de la masa y del tarso puedan estar asociadas, además, a otros factores (como la disponibilidad y calidad de los alimentos conseguidos por los adultos) que podrían variar a lo largo de la temporada (Segura 2011, Wiebe y Gow 2013) y esto se vea reflejado en el crecimiento de los pichones.

La supervivencia de pichones en el Carpintero Real fue menor a medida que aumentaba la cantidad de hermanos. En general, los pichones que no sobrevivieron fueron los últimos pichones en nacer (ya sea en cavidades donde nacieron 4, 5 o 6 pichones). Así mismo, el orden de nacimiento afectó el crecimiento de los pichones en ambas especies de carpinteros, de tal manera que los pichones que nacían últimos alcanzaban más tarde el momento de máximo crecimiento y volaban con un menor tamaño. La eclosión tardía genera una jerarquía entre los pichones (Svagelj 2019) y, como consecuencia, los más chicos reciben menos alimento por parte de los progenitores, lo que se traduce en menores probabilidades de sobrevivir o en pichones abandonando el nido con un tamaño menor al de sus hermanos (Svagelj 2019). En este sentido, se ha

reportado que, si bien los pichones relegados pueden llegar a abandonar exitosamente el nido, pocas veces terminan formando parte de la población reproductora (Svigelj 2019). No obstante, se ha hipotetizado que los pichones más tardíos pueden tener un rol clave dentro de la nidada, ya que generarían que los progenitores visiten el nido con mayor frecuencia, a través de sus llamados de alerta (Svigelj 2019). Por lo tanto, podría ser que si bien los últimos pichones en nacer tienen menores probabilidades de sobrevivir (ya sea por inanición o por volar antes de estar completamente desarrollados) podrían tener un rol clave dentro del ciclo de nidificación de estas aves. Estudios más detallados sobre la dinámica de entrega de alimento de los progenitores a los pichones y sobre el destino de los pichones relegados, aportarían nueva información para contrastar las hipótesis existentes.

El crecimiento de los pichones de Carpintero Campestre fue menor cuanto mayor fue el volumen de la cavidad. Como expresaron Wiebe y Swift (2001), existe evidencia que implícitamente asume que las cavidades de mayor tamaño son más frías que aquellas más pequeñas por tener un mayor volumen de aire. Si esta hipótesis fuera cierta, un menor crecimiento en cavidades más grandes, sugiere que los pichones podrían estar expuestos a temperaturas más bajas en las cavidades más grandes, lo que demoraría su crecimiento (Causey Whittow 2000), suponiendo una actividad similar de todas las parejas reproductoras. No obstante, una cavidad grande podría evitar la sofocación de los pichones, si la temperatura ambiente es muy alta. Por lo tanto, sería apropiado evaluar la relación de la temperatura ambiente con el volumen de la cavidad, con el crecimiento de los pichones y con la supervivencia de los mismos.

Si realizamos una comparación a gran escala (es decir, grandes regiones dentro de nuestro continente: regiones templadas del Hemisferio Norte, regiones tropicales-subtropicales y regiones templadas del cono sur de Sudamérica), podremos encontrar algunas similitudes y diferencias entre los resultados de esta tesis y la bibliografía existente. Por ejemplo, el Carpintero Escapulario, una especie del Hemisferio Norte, tiene mayor tamaño de puesta, una temporada reproductiva más corta y un período de exposición del nido (incubación y pichones) levemente más corto que las especies del presente trabajo (Wiebe y Swift 2001, Winkler y Christie 2002, Wiebe 2008). Se ha discutido que las aves del Hemisferio Norte invertirían más en cada evento reproductivo

(i.e. mayor tamaño de puesta) y tendrían temporadas reproductivas cortas, en respuesta a tasas de depredación menores que las de zonas tropicales-subtropicales (Martin 1996). El mayor éxito del Carpintero Escapulario (Martin y Li 1992, Kozma y Kroll 2011) si se lo compara con el éxito de los carpinteros en el área de estudio, explicaría el mayor tamaño de puesta y la temporada reproductiva más corta del Carpintero Escapulario, según las predicciones de Martin (1996). Sin embargo, esto no explicaría el mayor período de exposición del nido de la población bajo estudio. Alternativamente, Martin (2002) propuso que una mayor mortalidad adulta (inviernos más fríos, entre otras causas) en el Hemisferio Norte podría explicar la mayor inversión en cada puesta y, a su vez, la mayor atención al nido, reduciendo el período de exposición. En la predicción de esta interpretación, las aves del cono sur invertirían en puestas de menor tamaño y estarían menos dispuestas a alimentar a sus pichones, por una menor mortalidad adulta extrínseca. Entonces, las diferencias observadas podrían deberse a una menor mortalidad adulta en el área de estudio. Futuras investigaciones podrían focalizarse en este punto a fin de contrastar estas ideas monitoreando las parejas reproductivas a lo largo del año.

Por otro lado, también se ha planteado que podrían existir diferentes estrategias entre las aves tropicales y las de regiones templadas del cono sur de Sudamérica (Martin 1996, Segura 2011). En este sentido, el menor éxito reproductivo y el menor periodo de incubación de la población de Carpintero Campestre bajo estudio, en relación a aquella estudiada en Brasil (región tropical; Dias et al. 2013), parece apoyar la idea de que la presión de selección por parte de los depredadores es mayor en el cono sur de Sudamérica. Pero, sin embargo, los periodos de permanencia de los pichones en el nido fueron mayores en estas latitudes, lo que va en contra de las predicciones de Martin (1996). Entonces, a juzgar por los datos presentados, este tema sigue siendo motivo de intenso debate entre los investigadores. Más estudios exhaustivos sobre la biología reproductiva de las aves del cono sur de Sudamérica, así como trabajos colectivos integrados, son necesarios para poder dilucidar la existencia de patrones regionales en este y otros grupos de aves.

Los resultados de este capítulo contienen los primeros registros sobre la biología reproductiva de las poblaciones de Carpintero Real y Carpintero Campestre nidificando en estas latitudes y, además, debido a la exhaustividad de los muestreos, representan

información relevante y fehaciente que contribuye a mejorar el conocimiento sobre las historias de vida de las aves del cono sur del Neotrópico (Martin 1996, Xiao et al. 2017). Así mismo, los datos presentados permiten una mejor comprensión de los componentes que actúan en la dinámica poblacional de ambas especies. Simultáneamente, si bien existen algunos registros previos sobre las especies (Salvador 2013, De la Peña 2016), este es el primer trabajo que reporta los parámetros de crecimiento de los pichones y una evaluación de los efectos que distintas variables tienen sobre este crecimiento y, además, sobre otros parámetros reproductivos descriptos. Con estas evidencias, se han abierto incógnitas y nuevas preguntas sobre las historias de vida de los carpinteros y su relación con el entorno.

CAPÍTULO 5

TASAS DIARIAS DE SUPERVIVENCIA DE LOS NIDOS

Resumen

Las tasas de reclutamiento de individuos de una población dependen directamente de la producción de nidadas exitosas. La supervivencia de estas nidadas, puede depender de distintos factores ambientales y/o temporales, así como de la comunidad de depredadores y competidores presentes en el ecosistema. En el presente capítulo se estimó la supervivencia de nidos del Carpintero Real y del Carpintero Campestre utilizando el modelo logístico-expositivo de Schaffer. Se evaluó si la TSD fue afectada por variables temporales (momento de la temporada, edad del nido), por variables ambientales a gran escala (cobertura arbórea, forma del parche, distancia hasta el camino más cercano), por características del árbol utilizado (altura y diámetro del mismo), por la cobertura en el entorno inmediatamente cercano al nido, o por características de la cavidad (diámetro del hueco de entrada y altura del hueco). En el Carpintero Campestre, la TSD fue 0,979, lo que resultó en una probabilidad de sobrevivir al ciclo de nidificación de 38%. Para esta especie, la variable que mejor explicó la variabilidad en la TSD fue la edad del nido en su forma cuadrática, de manera que la TSD disminuyó hasta el momento de la eclosión, donde tuvo su menor valor y luego de que nacieron los pichones fue en aumento. Considerando sólo a la depredación como causa de fallo, el momento de la temporada reproductiva tuvo una relación positiva sobre la TSD, de manera que a medida que avanzó la temporada, disminuyó la TSD. En el Carpintero Real, la TSD fue 0,982, resultando en una probabilidad de sobrevivir a todo el ciclo de nidificación de 46%. En esta especie, la cobertura en el entorno inmediatamente cercano al nido tuvo una relación negativa con la TSD. Cuando se consideró únicamente a la depredación como causa de fallo, las variables que fueron más importantes fueron la

edad del nido (una relación positiva con la TSD) mientras que el momento de la temporada tuvo un efecto cuadrático sobre la TSD, teniendo su pico en el centro de la temporada. Estos resultados indicarían que a medida que avanza el ciclo de nidificación, los nidos tienen más chances de sobrevivir. Así mismo, hacia el final de la temporada, ambas especies tuvieron una notable disminución de su TSD. Este estudio es el primero en determinar la TSD de ambas especies de carpinteros para esta zona, su relación con las variables del entorno y brinda nueva información que aporta al conocimiento de la biología de las especies del Neotrópico.

Introducción

La supervivencia de nidos es un parámetro clave en el conocimiento sobre la biología reproductiva de las aves (Dinsmore et al. 2002), y se define como la probabilidad que tiene un nido de producir al menos un volantón. La supervivencia puede ser distinta según el tipo de hábitat donde se encuentre nidificando la especie (Martin 1993c, Kozma y Kroll 2011, Segura y Berkunsky 2012), puede variar a lo largo de la temporada reproductiva (Rotella et al. 2004) o puede verse afectada, incluso, por las características del árbol de nidificación (Zhu et al. 2012, Cockle et al. 2015). Por otra parte, el comportamiento y actividad de los progenitores puede influenciar la supervivencia, ya que la los mismos van cambiando a lo largo del ciclo de nidificación. Así mismo, la supervivencia es influenciada principalmente por la depredación, agente importante en la variación en la supervivencia de nidos (Martin 1993a, Segura y Reboresda 2012, Dias y Lima 2015). Finalmente, en aves que anidan en cavidades, otro factor que afecta de manera importante a la supervivencia es la competencia por el uso de las mismas (Cockle et al. 2015, Frei et al. 2015).

Las cavidades presentan una configuración que permite que las aves eviten ciertos depredadores (Martin y Li 1992), lo que genera que tengan mayor supervivencia (Martin y Li 1992, Kroll et al. 2010), si se las compara con aves que nidifican en nidos abiertos. En los carpinteros, se ha reportado que las cavidades con huecos de entrada más estrechos aumentan la probabilidad que tienen un nido de sobrevivir (Zhu et al. 2012, Cockle et al. 2015), mientras que la supervivencia aumenta si la cavidad es

construida en un sitio más alto dentro del árbol (Li y Martin 1991, Cockle et al. 2015). También se ha reportado que estas aves pueden aumentar la supervivencia ocultando el hueco de entrada de la cavidad, eligiendo sitios con mayor cobertura en el entorno inmediatamente cercano al hueco (Berl et al. 2014). Por otra parte, Kozma y Kroll (2011) encontraron que la supervivencia del Carpintero Escapulario *C. auratus* disminuye a lo largo de la temporada reproductiva, mientras que, para la misma área de estudio del presente trabajo, Segura y Reboreda (2012) encontraron la misma tendencia para la supervivencia de nidos del Cardenal Común. Por último, la supervivencia de nidos puede variar según la edad del nido (Rotella et al. 2004), y esto se encontraría vinculado a una actividad diferencial de los progenitores según el momento del ciclo reproductivo en la que se encuentre (Martin et al. 2000, Segura y Reboreda 2012).

En relación al género *Colaptes*., se han publicado trabajos sobre la supervivencia de nidos de algunas poblaciones. Por un lado, los reportes sobre *C. auratus* indican que la especie presenta un amplio rango de supervivencia de nidos, desde un 100% de nidos exitosos (Martin y Li 1992), pasando por un 80% en bosques quemados (Kozma y Kroll 2011) y un 41% en bosques sanos (Kozma y Kroll 2011). Con respecto a las especies del presente trabajo, Cockle et al. (2015) reportaron que, en una población de Carpintero Real de la selva subtropical de Misiones, Argentina, la probabilidad que tiene un nido de sobrevivir al ciclo de nidificación es de ~19%. Por otro lado, Dias et al. (2013) reportaron que el éxito aparente de una población de Carpintero Campestre fue de 65,5% (72% para grupos cooperativos y 59% para parejas), mientras que en un estudio posterior (Dias et al. 2015), reportaron un éxito de ~83%, aunque en ninguno de los dos casos presentaron análisis de supervivencia de nidos y la mayor causa de fallos fue la depredación (Dias et al. 2013, Dias et al. 2015).

El objetivo general del presente capítulo es estimar la supervivencia de nidos de ambas poblaciones de carpinteros y, adicionalmente, para los estadios de huevos y pichones, y evaluar si existen variables ambientales y/o temporales que expliquen la variación en la tasa de supervivencia diaria de ambas especies. Puntualmente se contrastarán las hipótesis (representadas por los modelos candidatos; Burnham et al. 2011) de que la supervivencia de nidos se ve afectada por: 1) el ambiente considerado a gran escala; 2) la cobertura de la vegetación en el entorno inmediatamente cercano al

nido 3) las características de la cavidad; 4) la edad del nido; y 5) el momento de la temporada.

Materiales y métodos

Datos utilizados

Las cavidades-nido fueron buscadas y encontradas según la metodología descrita en el Capítulo 2. Un total de 147 nidos (92 de Carpintero Real y 55 de Carpintero Campestre) comenzaron la puesta y pudo establecerse, para cada uno, un destino. Como se detalló anteriormente, los nidos fueron clasificados en tres grupos, según fueran exitosos, depredados y abandonados. Para cada nido fue determinada la fecha de encuentro, fecha de inicio (puesta del primer huevo), fecha de la última visita con el nido activo y fecha de la última visita al nido (Dinsmore et al. 2002). La fecha de inicio fue establecida y relativizada según lo descrito en el Capítulo 3. La fecha de fracaso del nido fue considerada como el punto medio entre una visita donde el nido se encontraba activo y una visita donde el nido había fracasado (Mayfield 1975). La fecha de vuelo fue establecida como el punto medio entre una visita donde los pichones se encontraban aptos para volar y la siguiente visita donde el nido se encontraba vacío, a excepción de algunos casos donde pudo observarse directamente el vuelo de los pichones.

Se registraron características que, a priori, representarían explicaciones para la supervivencia de los nidos (Tabla 5.1). En este sentido, se midieron las características de la cavidad y del ambiente según lo descrito en el Capítulo 3. Adicionalmente, se midió la cobertura de la vegetación, representada por ramas y hojas, en el entorno inmediatamente cercano al nido (1 metro de radio). Esta medición se realizó modificando lo realizado por Segura et al. (2012). Primero, se ubicaron dos puntos, uno 50 cm por encima del hueco de entrada y otro 50 cm por debajo del mismo (Figura 5.1). En cada punto se colocó una varilla de un metro de largo, perpendicular al plano vertical y se la dividió en intervalos de 20 cm (Figura 5.1). A cada intervalo se le asignó una categoría según la cantidad de ramas y hojas cubriendo el intervalo, de tal manera que: 0 = 0% de cobertura; 1 = 1-20% de cobertura; 2 = 21-40% de cobertura; 3 = 41-60% de cobertura; 4 = 61-80% de cobertura; y 5 = 81-100%). El porcentaje de cobertura fue determinado

como la cantidad de superficie cubierta por ramas y hojas en el entorno cercano a la varilla (20 cm de radio). Además del plano perpendicular al vertical, se midió la cobertura en otras dos direcciones perpendiculares del plano horizontal (Figura 5.1). Posteriormente, se promedió la cobertura de los dos puntos (cobertura sobre el hueco de entrada y cobertura bajo el hueco de entrada) y se utilizaron estas nuevas variables para los análisis

Tabla 5.1. Variables seleccionadas para evaluar la supervivencia de nidos del Carpintero Real y del Carpintero Campestre.

Variable	Explicación	Referencia
Diámetro del hueco de entrada (cm)	Huecos más pequeños tendrán mayor supervivencia por impedir el acceso a depredadores	[1][2][3]
Inclinación vertical del hueco de entrada (°)	Una mayor inclinación aumentará la supervivencia por un mayor ocultamiento del hueco de entrada y por impedir la entrada de agua.	[4][5]
Orientación cardinal (°)	La orientación del hueco de entrada afecta el microclima de la cavidad, causando variaciones en el éxito reproductivo	[6][7][8]
Altura de la entrada de la cavidad (m)	Cavidades localizadas más alto en el árbol, serán menos accesibles a los depredadores	[1][3]
Diámetro de la rama (cm)	Ramas más gruesas representarán una barrera para los depredadores terrestres	[9]
DAP (cm)	Árboles más grandes presentan mayor aislamiento térmico y resistencia a los depredadores, aumentando la supervivencia.	[2][9][10]
Cobertura en el entorno inmediatamente cercano (%)	Una mayor cobertura reduce la detectabilidad del hueco de entrada por parte de los depredadores	[10][11]
Cobertura arbórea en el área de nidificación (ha)	Una mayor cobertura reduce la acción de los depredadores	[12]

Forma del parche (SI) (sin unidades)	Nidos en parches más heterogéneos estarán más expuestos en relación a parches más homogéneos	[13][14]
Distancia a caminos (m)	Nidos más cercanos a los caminos estarán más expuestos en relación a nidos que se encuentren más alejados.	[15]
Momento de la temporada (días)	A medida que avanza la temporada hay un aumento en la actividad de depredadores y/o una disminución en la disponibilidad de alimento, lo que reduce la supervivencia.	[3][11][16][17]
Edad del nido (días)	A medida que avanza el ciclo de nidificación, aumenta la actividad de los parentales y pichones, aumentando la probabilidad de detección del nido por parte de los depredadores.	[18][19]
Tipo de cavidad (nueva o reutilizada)	Cavidades nuevas serán poco conocidas por la comunidad de depredadores y tendrán menor carga parasitaria, aumentando la supervivencia.	[9]

[1]Cockle et al. 2015; [2]Zhu et al. 2012; [3]Fisher y Wiebe 2005; [4]AJ, *observación personal*; [5]Berkunsky et al. 2016; [6]Wiebe 2001; [7]Landler et al. 2014; [8]Dias y Lima 2015; [9]Wiebe et al. 2007; [10]Berl et al. 2014; [11]Segura et al. 2012; [12]Kozma y Kroll 2011; [13]Deng y Gao 2005; [14]Sosa y López de Casenave 2016; [15]Khamcha et al. 2018; [16]Segura y Reboreda 2012; [17]Wiebe y Gow 2013; [18]Skutch 1985; [19]Frei et al. 2015.

Por último, se estimó la forma de los sectores de bosque utilizados, a partir de la forma del parche (SI), según: **$SI = \text{perímetro cubierto} / 2 \cdot \sqrt{\pi \cdot \text{cobertura arbórea}}$** (Schumaker 1996); donde los parches serán de irregularidad creciente a medida que aumenta SI, por un aumento en el perímetro cubierto. Así mismo, se midió la distancia desde el árbol utilizado hasta el camino más cercano utilizando el programa QGIS 3.8 (QGIS Development Team 2018).

Figura 5.1. Puntos utilizados para estimar la cantidad de vegetación en el entorno inmediatamente cercano al nido (izquierda), ubicándose uno por encima del hueco de entrada y otro por debajo. Plano perpendicular al vertical, en el cual se asignaron categorías de cobertura cada 20 cm en tres direcciones en un metro de radio (derecha). La intersección de las líneas negras (derecha), corresponde a la ubicación del punto rojo (izquierda). Foto: Tom Lansley.

Análisis de datos

En los últimos ~20 años se han desarrollado métodos vinculados a evaluar como las distintas características ambientales y temporales afectan la probabilidad que un nido tiene de sobrevivir de un día hasta el día siguiente, es decir, su tasa de supervivencia diaria (TSD) (Dinsmore et al. 2002, Rotella et al. 2004). Los métodos usados con mayor frecuencia son: 1) el software MARK (White y Burnham 1999) y 2) el modelo logístico-expositivo (Schaffer 2004). Ambos métodos permiten estimar la TSD de una población, y evaluar la variación de esa TSD en función de distintas variables explicativas. Así mismo, es necesario contar con cinco supuestos para modelar los datos: 1) la determinación de la edad de los nidos es correcta; 2) los destinos definidos son correctos; 3) descubrir el nido y las subsiguientes visitas no afectan la supervivencia; 4) los destinos de los nidos son independientes; 5) las tasas de supervivencia diarias son homogéneas, y, además, se debe contar con cierta información básica de los nidos para su utilización (Dinsmore et

al. 2002, Schaffer 2004, Dinsmore y Dinsmore 2007). El modelo de Schaffer (2004) es una adaptación del modelo logístico tradicional, con la diferencia de que incorpora un componente a la función de enlace del modelo (*logit*), el cual contabiliza el período de exposición del nido (Schaffer 2004). La principal diferencia entre este modelo con el software MARK es que el primero permite modelar los cambios que tienen las características del entorno a medida que avanza el ciclo de nidificación (Rotella et al. 2004, Schaffer 2004). Por ejemplo, es posible incorporar la variación en la cantidad de precipitaciones a medida que avanza el ciclo de nidificación o los minutos invertidos en cada visita al nido (Schaffer 2004). Por lo tanto, para todos los análisis de supervivencia se utilizó el modelo logístico-expositivo (Schaffer 2004) y los análisis fueron desarrollados en el software R (R Development Team 2018), utilizando el paquete "MASS" (Venables y Ripley 2002).

La tasa de supervivencia diaria se modeló según la expresión (1), donde b_0 es el intercepto, b_1 y b_2 son las pendientes y x_1 y x_2 son los valores que adoptan las variables explicativas.

$$TSD = \frac{e^{b_0 + b_1 \cdot x_1 + b_2 \cdot x_2}}{1 + e^{b_0 + b_1 \cdot x_1 + b_2 \cdot x_2}} \quad (1)$$

Se realizaron tres estimaciones de la tasa de supervivencia diaria: 1) para el estadio de huevos; 2) para el estadio de pichones; 3) para el nido. Para el estadio de huevos, se utilizaron todos los nidos que iniciaron la puesta (a excepción de aquellos que fueron encontrados en estadio de pichones) y se consideraron exitosos a aquellos nidos que alcanzaron la etapa de pichones (Segura 2011). El período de observación para estimar la supervivencia se estandarizó fijando una duración máxima de 15 días (considerando un tamaño modal de puesta de 4 huevos, un período de incubación 12 días y comienzo de la incubación con el anteúltimo huevo, ver Resultados del Capítulo 4). Como inicio del período de observación se tomó al inicio de la puesta, cuando pudo determinarse la misma con exactitud, y como la fecha de encuentro si se encontró durante la incubación.

Para la etapa de pichones, se consideraron sólo los nidos que alcanzaron la etapa de pichones y se consideraron exitosos aquellos que lograron criar una nidada exitosa. En este caso, se tomó como inicio del período de observación a la fecha de eclosión del primer huevo, en nidos encontrados antes de esta instancia, o la fecha de encuentro si fueron encontrados en etapa de pichones. El período de observación para la supervivencia fue considerado como el tiempo promedio que los pichones permanecieron en el nido (28 días para *C. Real* y 30 días para *C. Campestre*, ver Resultados Capítulo 4).

Para la supervivencia de nidos de cada especie, se utilizaron la totalidad de los nidos que iniciaron la puesta, que fueron monitoreados regularmente ($n = 79$ nidos en el *C. Real* y 52 nidos en el *C. Campestre*) y fueron considerados exitosos aquellos que lograron criar al menos un volantón. Hubo nidos (tres nidos de Carpintero Campestre y diez de Carpintero Real) que no pudieron ser monitoreados rigurosamente (transcurrieron más de 7 días entre cada visita) y que cuando fueron revisados nuevamente, se encontraban vacíos. Estos nidos fueron descartados para los análisis de supervivencia, ya que nidos con intervalos mayores a 7 días entre visitas sucesivas pueden ser asignados con destinos incorrectos (Zhu et al. 2012), violando uno de los supuestos del modelo (Dinsmore et al. 2002). Las causas de fracaso se clasificaron según el nido fuera: a) depredado, b) abandonado por causas climáticas, c) abandonado por interacción con Estornino Pinto o d) abandonado por causas desconocidas. Los nidos abandonados por causas climáticas se descartaron y se utilizaron el resto de los nidos ($n = 52$ nidos de *C. Campestre* y 75 de *C. Real*), ya que esos fallos no podían ser explicados por las variables seleccionadas. Se consideró que un nido era abandonado a causa de la interacción con Estornino Pinto en los casos donde se detectaban individuos de ambas especies compartiendo la cavidad, ataques entre individuos o estorninos merodeando cerca de cavidades activas de carpinteros, y las mismas eran abandonadas por los carpinteros. Se estimó la probabilidad acumulada que tuvo un nido de sobrevivir, elevando la TSD de la población a una potencia formada por la cantidad de días que duró el ciclo de nidificación (~45 días para el *C. Campestre* y ~43 días para el *C. Real*; considerando una puesta de 4 huevos y 12 días de incubación para ambas especies y 30

y 28 días de permanencia de los pichones en el nido, respectivamente; ver Resultados Capítulo 4).

Dado lo expresado en el Capítulo 3, en relación a las especies arbóreas utilizadas por los carpinteros (~80% Tala), y que la supervivencia podría variar según características de los árboles (DAP, altura del árbol) y no por la especie en sí misma, se decidió excluir a la especie arbórea como variable explicativa de los modelos. Así mismo, exploraciones de los datos, tanto gráficas como analíticas, mostraron que la altura del hueco (C. Real: $P = 0,80$; C. Campestre: $P = 0,94$), la orientación del hueco de entrada ($P = 0,76$; $P = 0,88$) y la cobertura en el entorno de nidificación (radio 11,3 m; $P = 0,70$, $P = 0,97$) no tuvieron ninguna relación con el destino del nido, por lo tanto, se decidió descartar estas variables para el análisis de supervivencia.

Previo a la construcción del set de modelos general, y con el fin de modelizar el posible efecto del monitoreo de nidos, se incorporó una variable que representó el tiempo invertido en cada visita y se compararon estos modelos con un modelo nulo (sin variables explicativas). Luego, se construyeron los modelos candidatos para cada especie, de tal manera que representaran hipótesis previamente formuladas (Burnham et al. 2011, Tabla 5.1). Por último, con el fin de evitar oscurecer relaciones entre variables (Berkunsky et al. 2016), se evaluaron los mismos modelos utilizando un subset de nidos, de tal manera que se descartaron aquellos abandonados por causas desconocidas, quedando como única causa de fallo la depredación ($n = 38$ nidos de C. Campestre y 60 de C. Real). De esta manera se utilizaron 11 variables, conformando 27 modelos candidatos (ver Apéndice). En cada set de modelos candidatos, se presentan aquellos modelos que tuvieron $\Delta AIC_c < 4$, ya que aquellos con mayor diferencia tienen considerablemente menor soporte empírico (Burnham y Anderson 2002), o los que sumaron el 0,9 de peso de Akaike (w) (Grueber et al. 2011). El set completo de modelos candidatos se encuentra en el Apéndice. Se analizó si el éxito reproductivo se encontraba vinculado al tipo de cavidad, según esta fuera reutilizada o nueva, a través de un análisis de independencia de factores.

Aunque no se descarta la posibilidad de que los intentos de nidificación monitoreados en las sucesivas temporadas reproductivas hayan sido por las mismas parejas, se decidió hacer los análisis considerando a los intentos como independientes

(ya que no se cuenta con individuos marcados). Adicionalmente, en base a Wiebe (2006), que reportó que la mortalidad de adultos de *C. auratus* fue del ~45% en un año, es posible que ~50% de los intentos sean de distintas parejas cada año. En relación a las cavidades, dado que se midieron características de todas las cavidades, aquellas que fueron utilizadas más de una vez se consideraron independientes y se mantuvieron las mismas mediciones para los distintos intentos.

Resultados

Carpintero Campestre

La TSD de la etapa de huevos fue $0,973 \pm 0,007$ ($n = 48$ nidos) y la probabilidad de sobrevivir a esta etapa del ciclo reproductivo fue 0,66. En 36 nidos eclosionó al menos un huevo y 12 nidos fracasaron durante la incubación. De los nidos que fracasaron en la etapa de huevos, siete fueron depredados, tres abandonados por causas desconocidas y dos debido a la interacción con Estornino Pinto.

Del total de nidos considerados para el análisis de la etapa de pichones ($n = 40$), 25 fueron exitosos y 15 fracasaron. De esos 15 fracasos, seis fueron a causa de la depredación y nueve fueron abandonados por causas desconocidas, en los que se encontraron todos los pichones muertos en el fondo de la cavidad. La TSD para esta etapa del ciclo reproductivo fue de $0,983 \pm 0,004$, dando una probabilidad de sobrevivir a la etapa de pichones de 0,60.

Los nidos de Carpintero Campestre tuvieron una tasa de supervivencia diaria (TSD) de $0,979 \pm 0,004$, dando una probabilidad acumulada de supervivencia a lo largo del ciclo reproductivo (~45 días) de 0,38. Del total de nidos de Campestre ($n=52$ nidos), 25 fueron exitosos, 13 depredados, dos fracasaron debido a la interacción con Estornino Pinto y 12 por causas desconocidas. En un nido que fracasó, aparecieron todos los pichones muertos con manchas naranjas sobre su cuerpo y numerosas cabezas de hormigas coloradas (*Solenopsis* sp.) sobre ellos.

En relación al tiempo invertido en cada visita, el mismo no tuvo ningún efecto sobre la supervivencia de nidos considerando todos los fallos ($z = 0,67$, $P = 0,50$), el

subset de nidos depredados ($z = -0,14$, $P = 0,88$) o el subset de nidos abandonados por causas desconocidas ($z = 0,92$, $P = 0,35$).

En relación a los modelos candidatos, ningún modelo mostró un apoyo muy importante (Tabla 5.2). No obstante, la edad del nido fue la variable que estuvo mayormente representada (Tabla 5.3). La tendencia de esta variable fue tal que a medida que aumentó la edad del nido, aumentó su tasa de supervivencia diaria. Adicionalmente, el momento de la temporada (Fecha) y la cobertura en el entorno inmediatamente cercano al nido fueron las variables que siguieron en importancia luego de la edad del nido, y su efecto fue tal que a medida que avanzó la temporada y aumentó la cobertura de la vegetación, disminuyó la tasa de supervivencia diaria (Tabla 5.3).

Tabla 5.2. Set de modelos candidatos para los nidos de Carpintero Campestre. Edad = edad del nido, CArr = cobertura arriba del hueco, CAb = cobertura abajo del hueco, Fecha = momento dentro de la temporada reproductiva; K = número de parámetros, logLik = logaritmo de la verosimilitud, AIC_c = Criterio de Información de Akaike corregido para muestras pequeñas, ΔAIC_c = diferencia de AIC_c en relación al primer modelo, w = peso de Akaike del modelo.

Modelo	K	logLik	AIC_c	ΔAIC_c	w
Edad	2	-83,01	170,06	0	0,14
CArr	2	-83,30	170,64	0,58	0,10
CAb	2	-83,38	170,80	0,73	0,10
Edad+Edad ²	3	-82,56	171,21	1,15	0,08
Fecha+Edad	3	-82,68	171,33	1,27	0,08
CArr+CAb	3	-82,89	171,86	1,80	0,06
Fecha+Fecha ² +Edad	4	-81,93	172,00	1,93	0,05
Fecha+Edad+Edad ²	4	-82,15	172,44	2,37	0,04

Tabla 5.3. Valores estimados, error estándar (ES), intervalos de confianza (inferior y superior) e importancia relativa de las variables incluidas en el promediado de modelos para los nidos de Carpintero Campestre.

Variable	Estimado	ES ajustado	LI	LS	Importancia
Intercepto	4,03	0,25	3,52	4,53	-
Edad	0,30	0,32	-0,31	0,93	0,60
Edad ²	0,05	0,15	-0,25	0,34	0,19
Fecha	-0,06	0,17	-0,38	0,26	0,26
Fecha ²	0,02	0,09	-0,15	0,18	0,08
CAb	-0,07	0,15	-0,38	0,23	0,24
CArr	-0,07	0,15	-0,36	0,23	0,25

Considerando únicamente a la depredación como causa de fallo, la edad del nido apareció en prácticamente todos los modelos (Tabla 5.4) y tuvo un efecto positivo sobre la tasa de supervivencia diaria (Tabla 5.5). Así mismo, el componente cuadrático de la edad del nido reveló una disminución en la tasa de supervivencia diaria, cerca de la eclosión de los huevos, que luego volvió a aumentar hacia el final (Figura 5.2). Al igual que la edad del nido, el momento de la temporada (Fecha) cobró mayor relevancia con este subset de datos (Tabla 5.4, Tabla 5.5), teniendo un efecto negativo sobre la tasa de supervivencia diaria a medida que avanzó la temporada reproductiva, aunque este efecto tuvo menor importancia que la edad del nido (Tabla 5.5).

Tabla 5.4. Set de modelos candidatos para los nidos de Carpintero Campestre, utilizando un subset de nidos depredados como causa de fallo, en función de variables explicativas.

Modelo	K	logLik	AIC _c	ΔAIC_c	w
Edad	2	-43,26	90,58	0	0,30
Fecha+Edad+Edad ²	4	-41,31	90,81	0,22	0,26
Fecha+Edad	3	-43,22	92,55	1,96	0,11

Fecha+Fecha ² +Edad+Edad ²	5	-41,24	92,76	2,17	0,10
Fecha+Fecha ² +Edad	4	-43,07	94,33	3,74	0,05
CAb	2	-45,22	94,5	3,91	0,04

Tabla 5.5. Valores estimados, error estándar (ES), límites de confianza (LI y LS) e importancia relativa de las variables a partir del promediado de modelos del set de modelos candidatos, para el subset de nidos depredados de Carpintero Campestre.

Variable	Estimado	ES ajustado	LI	LS	Importancia
Intercepto	4,49	0,46	3,58	5,40	-
Edad	1,33	0,87	-0,36	3,03	0,95
Edad ²	0,52	0,81	-1,07	2,12	0,42
Fecha	-0,06	0,82	-0,61	0,48	0,61
Fecha ²	0,02	0,13	-0,23	0,28	0,17
CAb	-0,03	0,15	-0,32	0,26	0,05

En relación a si la cavidad era nueva o reutilizada, esta variable fue independiente al destino del nido considerando todas las causas de fallo ($\chi^2 = 1,2$, $P = 0,35$) o solo los nidos depredados ($\chi^2 = 1,61$, $P = 0,20$).

Carpintero Real

La TSD para la etapa de huevos del Carpintero Real fue $0,987 \pm 0,004$ ($n = 72$ nidos, 12 fracasaron en etapa de huevos y 60 alcanzaron la eclosión), siendo 0,82 la probabilidad de sobrevivir a la etapa de huevos. De los 12 nidos que fracasaron en la etapa de huevos, ocho fueron depredados, dos fueron abandonados porque se quebró la rama donde se encontraba el nido (Figura 5.3), uno fue abandonado por causas desconocidas (huevos sin eclosionar y ausencia de la pareja reproductiva) y uno fue abandonado luego de una interacción con el Estornino Pinto.

Figura 5.2. Relación entre la tasa de supervivencia diaria y la edad del nido para nidos depredados de Carpintero Campestre, a partir del promedio de modelos, manteniendo el momento de la temporada y la cobertura de la vegetación en su valor promedio. Los puntos representan los valores predichos para los intervalos de cada nido y la línea punteada representa el momento de la eclosión de los huevos.

La TSD para la etapa de pichones fue $0,981 \pm 0,003$ ($n = 67$ nidos, 25 que fallaron y 42 que produjeron una nidada exitosa). Con 28 días de permanencia en el nido, la probabilidad de sobrevivir al estadio de pichones fue de 0,58. Del total de nidos que fracasaron, diez nidos fueron depredados, 13 fueron abandonados por causas desconocidas y en dos ocasiones, los nidos fueron abandonados por causas climáticas. De los dos casos abandonados por causas climáticas, uno fue por acción del viento que tumbó el tronco donde se encontraba la cavidad con los pichones y en el otro nido (en Ombú), el único pichón que nació no logró crecer porque la cavidad se encontró con agua en sucesivas visitas al nido, impidiendo su desarrollo. En los 13 casos abandonados por causas desconocidas, los pichones aparecieron muertos en el fondo de la cavidad.

Tanto para el Carpintero Real como para el Carpintero Campestre, los pichones que fueron considerados como abandonados por causas desconocidas, no pudo

determinar si estos pichones murieron por inanición, falta de atención del nido por parte de los progenitores o alguna otra causa (acción parasitaria, sofocación por altas temperaturas). En una oportunidad fue encontrado un pichón muerto, a un metro del hueco de entrada (Figura 5.3).

Figura 5.3. Nidos de carpinteros que fueron abandonados. A la izquierda, la acción del viento quebró el tronco donde se encontraba la cavidad nido. A la derecha, un pichón que abandonó su cavidad.

La TSD para los nidos fue de $0,982 \pm 0,002$, siendo la probabilidad acumulada de supervivencia a lo largo del ciclo reproductivo de 0,46. Del total de nidos de Carpintero Real que fueron incluidos en esta parte del análisis ($n = 79$ nidos), 42 fueron exitosos, 18 fueron depredados, cuatro fallaron por causas climáticas, uno debido a la interacción con Estornino Pinto y 14 por causas desconocidas. En relación al tiempo invertido en cada visita, el mismo no tuvo ningún efecto sobre la supervivencia del nido considerando todos los nidos ($z = 0,95$, $P = 0,33$), el subset de nidos depredados ($z = 1,48$, $P = 0,13$) o el subset de nidos abandonados por causas desconocidas ($z = -0,13$, $P = 0,89$).

Los modelos candidatos mostraron que las coberturas sobre y bajo la cavidad (entorno inmediatamente cercano al nido), fueron las variables que mejor modelaron la relación entre los datos mientras que secundariamente lo hicieron la edad del nido y el momento de la temporada (Tabla 5.6). La relación de estas variables con la TSD fue tal que cuanto mayor fue la cobertura por sobre y por debajo del hueco de entrada, y a medida que avanzó la temporada reproductiva, menor fue la supervivencia (Tabla 5.7). Por otra parte, a medida que avanzó la edad del nido, la TSD aumentó, por lo que esta relación fue positiva (Tabla 5.7).

Tabla 5.6. Set de modelos para la variación de la tasa de supervivencia diaria en función de variables explicativas, para los nidos de Carpintero Real. CAb = cobertura abajo del hueco de entrada, CArr = cobertura sobre el hueco de entrada, Fecha = momento de la temporada reproductiva, Edad = edad del nido. K = número de parámetros, AIC_c = Criterio de Información de Akaike, corregido para muestras pequeñas, ΔAIC_c = diferencia de AIC_c entre modelos, w = peso de Akaike de cada modelo.

Modelo	K	logLik	AIC_c	ΔAIC_c	w
CAb	2	-133,5	271,05	0	0,33
CAb+CArr	3	-132,8	271,64	0,59	0,25
Fecha+Fecha ² +Edad+Edad ²	5	-131,7	273,44	2,40	0,10
CArr	2	-135,4	274,76	3,71	0,05

Tabla 5.7. Valor de los estimados, errores estándar (ES) ajustado, intervalos de confianza (LI = límite inferior y LS = límite superior) e importancia relativa de las variables a partir del promediado de modelos realizado entre los modelos con $\Delta AIC_c < 4$ en relación al primer modelo.

Variable	Estimado	ES ajustado	LI	LS	Importancia
Intercepto	4,18	0,19	3,80	4,56	-
CAb	-0,37	0,25	-0,87	0,12	0,79
CArr	-0,09	0,15	-0,38	0,20	0,41
Fecha	-0,04	0,11	-0,25	0,18	0,14
Fecha ²	-0,04	0,12	-0,28	0,19	0,14
Edad	0,03	0,13	-0,21	0,29	0,14
Edad ²	0,05	0,16	-0,26	0,38	0,14

Considerando el subset donde los fallos estuvieron representados únicamente por los nidos depredados, las variables que explicaron la variación de la supervivencia fueron las mismas que se ajustaron para el set de modelos general (Tabla 5.8). Estos dos conjuntos se diferenciaron en relación a la importancia de las variables temporales, ya que el efecto cuadrático del momento de la temporada fue el más importante en el

subset de nidos depredados (Tabla 5.9). Este parámetro tuvo un efecto negativo sobre la tasa de supervivencia diaria (Tabla 5.9), de tal manera que la supervivencia fue creciendo, alcanzando su punto máximo en el centro de la temporada y volviendo a decrecer hacia el final (Figura 5.4). Así mismo, la edad del nido estuvo representada de manera importante entre los modelos, teniendo un efecto positivo sobre la supervivencia (Tabla 5.9). A medida que aumentó la cobertura en el entorno inmediatamente debajo del nido, hubo una disminución en la supervivencia (Tabla 5.9).

Tabla 5.8. Set de modelos candidatos, utilizando el subset de datos que incluyó como causa de fallo a los nidos depredados de Carpintero Real.

Modelo	K	logLik	AIC _c	Δ AIC _c	w
Fecha+Fecha ² +Edad	4	-81,61	171,32	0	0,29
CAb	2	-83,92	171,87	0,54	0,22
Fecha+Fecha ² +Edad+Edad ²	5	-81,51	173,16	1,84	0,12
CAb+CArr	3	-83,61	173,28	1,96	0,11
Fecha+Fecha ²	3	-84,21	174,47	3,15	0,06
Edad	2	-85,63	175,29	3,96	0,04

Tabla 5.9. Valor de los estimados, errores estándar (ES) ajustado, intervalos de confianza (LI = límite inferior y LS = límite superior) e importancia relativa de las variables a partir del promediado de modelos realizado entre los modelos con Δ AIC_c < 4 en relación al primer modelo para el subset de nidos depredados de Carpintero Real.

Variable	Estimado	ES ajustado	LI	LS	Importancia
Intercepto	4,91	0,41	4,11	5,72	-
Fecha	-0,10	0,21	-0,51	0,30	0,56
Fecha ²	-0,21	0,21	-0,64	0,20	0,56
Edad	0,34	0,39	-0,41	1,10	0,53
Edad ²	0,01	0,10	-0,18	0,21	0,14
CAb	-0,26	0,36	-0,97	0,44	0,39

CArr	-0,02	0,12	-0,26	0,20	0,13
------	-------	------	-------	------	------

Figura 5.4. Tasa de Supervivencia Diaria e intervalos de confianza (95%) estimados para los nidos depredados de Carpintero Real, a partir de promediado de modelos, donde el momento de la temporada reproductiva fue modelado de forma cuadrática y las otras variables se mantuvieron constantes.

Considerando todas las causas de fallo, a excepción del clima, hubo diferencias para el éxito aparente en relación a si la cavidad era nueva o si era reutilizada ($\chi^2 = 11,59$, $P < 0,01$; Tabla 5.10). La misma tendencia se identificó en el subset de nidos que fueron depredados ($\chi^2 = 5,65$, $P = 0,01$).

Tabla 5.10. Destino de los nidos de Carpintero Real, en relación al tipo de cavidad, según haya sido excavada esa temporada o reutilizada de años anteriores.

	Reutilizada	Nueva	Total
Éxito	5	30	35
Fracaso	18	16	34
Total	23	46	69

Depredadores

En relación a la comunidad de depredadores, fueron observados algunos eventos de depredación directamente durante el monitoreo de nidos. Dos cavidades de Carpintero Real (una durante la incubación y otra durante la etapa de pichones), fueron encontradas con un individuo de Comadreja Overa *Didelphis albiventris* dentro de ellas (Figura 5.6). Se observó una cavidad con tres pichones y un individuo de Culebra del Pastizal *Philodryas patagoniensis* (Figura 5.6). Luego de unos minutos, la culebra salió de la cavidad con un pichón muerto enroscado en su cuerpo y lo consumió en el suelo debajo del hueco de entrada, quedando dos pichones en el nido. Por último, si bien no fueron detectados directamente los eventos de depredación, hubo dos cavidades (en etapa de pichones) que fueron atacadas por algún depredador (se supone el mismo) que destruyó parte del tronco donde se alojaba la cavidad (Figura 5.6) y de esta manera logró alcanzar la cámara donde se encontraban los pichones. En ambos casos, aparecieron numerosas plumas en el suelo cercano a la cavidad (Figura 5.6), por lo tanto, alguno de los progenitores intentó defender el nido o se encontraba dentro de la cavidad cuando llegó el depredador.

Figura 5.6. Comunidad de depredadores detectados en la estancia Luis Chico durante el monitoreo de nidos, donde (i) Culebra del Pastizal *Philodryas patagoniensis*; (ii) Comadreja Overa *Didelphis albiventris*; (iii) cavidades con modificaciones para llegar a su interior; (iv) restos de adulto de Carpintero Real en las inmediaciones del nido. En (iii), la flecha naranja muestra la apertura realizada por el depredador (arriba) y la línea punteada, el hueco de entrada antes de la intervención (abajo). Fotos: Adrián Jauregui.

Discusión

En el presente capítulo se caracterizó la supervivencia de nidos para las poblaciones de Carpintero Campestre y Carpintero Real nidificando en talares del partido de Punta Indio, y se modeló su relación con distintas características ambientales y temporales.

La edad del nido fue uno de los componentes más importantes que explicó la variación en la tasa de supervivencia diaria de ambas poblaciones de carpinteros. En el C. Campestre hubo un decrecimiento de la supervivencia cerca de la eclosión de los huevos, y un aumento paulatino en etapa de pichones, lo que ya fue descripto para otras aves que nidifican en cavidades (Berkunsky et al. 2016). Como discutieron Berkunsky et al. (2016), podría ser que el momento de la eclosión de los huevos represente un cambio en la actividad de los progenitores, en relación a la incubación, deviniendo en una mayor depredación en ese momento del ciclo reproductivo por una mayor exposición del nido. No obstante, la tendencia positiva encontrada para el C. Real y para la etapa de pichones del C. Campestre, contradice la hipótesis de que un aumento en la actividad de los progenitores a medida que avanza el ciclo de nidificación, aumenta la probabilidad de fallo por una mayor exposición del nido (Skutch 1985, Lloyd y Martin 2005). Durante el monitoreo de nidos se observó que los progenitores se muestran más agresivos y realizan una mayor cantidad de cantos de alarma en el ámbito de nidificación una vez eclosionados los huevos en relación al período de incubación (AJ, *observación personal*). En este sentido, podría ocurrir que los nidos en etapa de pichones presenten mayor valor reproductivo en relación a los nidos en estadio de huevos o al momento de la eclosión (Fisher y Wiebe 2005, Kozma y Kroll 2011). Esto generaría un aumento en la agresividad de las parejas a medida que avanza el ciclo de nidificación (Montgomerie y Weatherhead 1988, Segura y Reboresda 2012), incrementando las chances que tiene el nido de sobrevivir. Con estas consideraciones, este estudio daría soporte a la idea de que, en general, los grupos con pichones altriciales defienden su nido con mayor ímpetu en etapa de pichones y crecientemente a medida que los pichones crecen (Montgomerie y Weatherhead 1988, Fisher y Wiebe 2005), derivando en una mayor supervivencia de nidos.

El momento de la temporada reproductiva en el que los carpinteros nidificaron tuvo un efecto negativo sobre la supervivencia de nidos en el C. Campestre y un efecto

cuadrático en el C. Real con un pico en el centro de la temporada. Por un lado, y como ya fue propuesto por otros autores (Grant et al. 2005, Kozma y Kroll 2011, Segura y Reboreda 2012, Berkunsky et al. 2016), un aumento en la densidad y actividad de los depredadores a medida que avanza la temporada reproductiva podría causar la disminución de la supervivencia hacia el final de la misma, tanto para el Carpintero Real como para el Carpintero Campestre. Por otra parte, podría ocurrir que, al inicio de la temporada, las parejas de C. Real utilicen mayormente cavidades excavadas en años anteriores (*i.e.* con menor supervivencia). De todas maneras, no se encontró una mayor reutilización de cavidades al principio de la temporada reproductiva (ver Capítulo 4), por lo que debería contarse con nueva información para contrastar esta hipótesis.

Hubo un número considerable de nidos que fallaron en estadio de pichones por causas desconocidas (~40% de los fallos). En este sentido, estos fallos podrían ser causados por características que: 1) alteren a las parejas reproductivas (*i.e.* estrés), forzando el abandono del nido (Ouyang et al. 2012); 2) generen variaciones en la temperatura de la cavidad, causando resultados diferenciales en la reproducción (Wiebe 2001, Vierling et al. 2018); 3) tengan variación en la disponibilidad (Wiebe y Gow 2013) o en las propiedades (White et al. 1979, Kozie y Anderson 1991) de los ítems de alimentación, causando la muerte de los pichones; o 4) favorezcan la acción de parásitos perjudiciales para los pichones (Sehgal 2015), entre otras causas. Considerando que la cobertura de la vegetación en el entorno inmediatamente cercano al nido cobró mayor importancia al considerar todas las causas de fallo, podría ser que esta característica influya en la supervivencia de los pichones, por ejemplo, disminuyendo la temperatura de la cavidad (Vierling et al. 2018). De todas maneras, futuros trabajos deberían enfocarse en determinar cuál de estas opciones, si alguna, está causando el abandono del nido en esta etapa del ciclo de nidificación, ya que constituye una importante causa de fallo de estas poblaciones.

Se detectaron numerosas interacciones con el exótico Estornino Pinto durante el monitoreo de nidos, y en algunos casos los nidos terminaron abandonados. Esta especie se encuentra entre las 100 especies más perjudiciales del planeta y en Argentina se está expandiendo notablemente, principalmente a causa del avance de la frontera agrícola y de su adaptación a vivir cerca de centros urbanos (Zufiaurre et al. 2016). En este sentido,

se han comenzado a detectar diversas interacciones competitivas en la provincia de Buenos Aires (Ifrañ y Fiorini 2010, Ibañez et al. 2017). A pesar de que las evidencias de los efectos negativos de la especie son aún escasas, las interacciones observadas permiten inferir que esta especie representa un problema para los carpinteros, ya que genera situaciones de estrés que, en algunos casos, devienen en nidos abandonados. Sería apropiado poder detectar las respuestas de los carpinteros frente a la invasión de la especie y que las autoridades competentes trabajen para controlar el avance de una especie perjudicial para la fauna nativa del país.

Contrariamente a lo encontrado por Segura et al. (2012) y por Berl et al. (2014), la supervivencia disminuyó a medida que aumentó la cobertura en el entorno inmediatamente cercano al nido. En este sentido, Vazquez y Farji-Brener (2018) consideraron que los efectos de la cobertura de la vegetación podrían ser antagónicos según los depredadores que se encuentren influenciando la supervivencia de nidos de las especies. Consecuentemente, podría ocurrir que una mayor cantidad de ramas y hojas en el entorno cercano a la cavidad sea favorable para los depredadores de nidos de carpinteros (*i.e.* comadrejas y/o serpientes), aumentando la probabilidad de que accedan al nido (Borgmann y Rodewald 2004, Vazquez y Farji-Brener 2018). Así mismo, una mayor cobertura podría obstaculizar la visión de los progenitores, de tal manera que no podrían ahuyentar a los depredadores antes que accedan al nido (Kozma y Kroll 2011). No obstante, como la cobertura cobró mayor importancia con el set de datos completo (*i.e.* disminuyó su importancia con el subset de nidos depredados), sería oportuno que futuros estudios experimentales evalúen las causas que generan la disminución en la supervivencia de nidos con el aumento de la cobertura de la vegetación en el entorno cercano al nido.

La tasa de supervivencia diaria de los nidos de Carpintero Real encontrada en el presente trabajo es mayor que aquella encontrada para la especie en Misiones, norte de Argentina (Cockle et al. 2015). La supervivencia de la población de Misiones fue incrementada por la estructura de la cavidad, de tal manera que las cavidades con huecos de entrada más pequeños tuvieron mayor supervivencia en relación a aquellas con huecos de mayor tamaño (Cockle et al. 2015). La población de Misiones está expuesta a una comunidad de depredadores más diversa y numerosa que la del área de estudio

(Cockle et al. 2016, AJ *observación personal*). Entonces, podría ocurrir que la mayor presión selectiva por parte de los depredadores en Misiones haya direccionado la selección hacia cavidades más estrechas que permitan disminuir la acción de los mismos. Simultáneamente, la menor presión de selección de los depredadores en la población bajo estudio puede haber permitido la evolución hacia comportamientos que aumenten la supervivencia con la edad del nido, como en otras especies de carpinteros (Zhu et al. 2012, Tremblay et al. 2014).

Las parejas de Carpintero Real fueron más exitosas excavando una cavidad nueva, en relación a reutilizar una cavidad construida previamente. Como discutieron Wiebe et al. (2007), un mayor éxito en cavidades nuevas podría deberse a que los depredadores revisan las cavidades de años anteriores, resultando en que las nuevas sean más exitosas (Sonerud 1985). Adicionalmente, las cavidades nuevas podrían ser más resistentes a los depredadores (Wesolowski 2002), impidiendo que estos accedan al nido. Por otra parte, las cavidades nuevas podrían favorecer el éxito al evitar la carga parasitaria de las cavidades excavadas previamente (Wiebe et al. 2007). Entonces, este resultado apoya la hipótesis de que excavar una cavidad aumenta el éxito reproductivo, a pesar de la mayor inversión de tiempo y energía requerida durante la excavación (Wiebe et al. 2007). Simultáneamente, dado que el Carpintero Campestre tuvo una tasa de reutilización mayor que el Carpintero Real (ver Capítulo 4), puede que esta especie tenga algún comportamiento que la permita reducir las tasas de fallo sin excavar una cavidad nueva. Teniendo en cuenta el mayor éxito asociado a las cavidades nuevas, en el Carpintero Real, y la importante degradación vinculada al área de estudio (ver Capítulo 2), resulta importante la conservación de árboles que favorezcan la construcción de cavidades nuevas (*i.e.* con madera apropiada, ver Capítulo 3).

Los resultados del presente capítulo representan los primeros en reportar datos de supervivencia de nidos para el C. Campestre y, simultáneamente, los primeros en evaluar el efecto que las características ambientales y temporales tienen sobre la supervivencia de nidos del C. Real y el C. Campestre en los talaes de la provincia de Buenos Aires. Así mismo, estos resultados brindan una base de las posibles causas que están afectando la supervivencia de nidos de estas poblaciones de carpinteros. De esta manera, y a partir de los resultados obtenidos, futuros estudios dentro del área de

estudio podrían evaluar las causas del aumento de la supervivencia de nidos con el avance del ciclo de nidificación y su disminución con la mayor cobertura de la vegetación en el entorno cercano al nido y con el avance de la temporada reproductiva. Así mismo, el hecho de que en el C. Real las cavidades nuevas sean más exitosas que aquellas reutilizadas, resalta la importancia de conservar sectores de bosque con árboles propicios para construir cavidades nuevas, lo que favorecería que esta población perdure.

CAPÍTULO 6

DISCUSIÓN Y CONSIDERACIONES FINALES

El presente estudio fue motivado y concebido bajo la idea de observar, describir y analizar el comportamiento reproductivo de dos "ingenieros ecosistémicos", el Carpintero Real y el Carpintero Campestre, que nidifican en bosques nativos con serios problemas de conservación de la provincia de Buenos Aires. En este sentido, el objetivo principal del trabajo fue describir los atributos de los sitios utilizados por los carpinteros para nidificar, explorar las potenciales preferencias de las especies sobre los mismos y evaluar el efecto que estos atributos tienen sobre distintos aspectos de su reproducción. De esta manera, en primer lugar, se describió el ámbito de nidificación a distintas escalas y se evaluó la elección de determinadas características a la hora de construir cavidades nuevas. Posteriormente, se evaluó si los parámetros del ciclo de nidificación y el crecimiento de los pichones se vieron afectados por el momento de la temporada reproductiva, por características de la cavidad, por el tipo de cavidad utilizada o por el año de nidificación. Finalmente, se determinó la tasa de supervivencia diaria de los nidos y la probabilidad que tiene un nido de sobrevivir al ciclo de nidificación, para ambas especies, y el efecto que las características de la cavidad, del árbol de nidificación, del ambiente y las variables temporales, tuvieron sobre estos parámetros.

La hipótesis de que una mayor fragmentación del bosque favorece los movimientos de depredadores, particularmente de mamíferos de tamaño mediano, no fue soportada. De esta manera, los sitios menos fragmentados no serían beneficiosos en términos de supervivencia de nidos, de lo que se desprende que probablemente esta sea la razón por la que los carpinteros no evalúan estas características a la hora de seleccionar su sitio de nidificación. Puede que la comunidad de depredadores de nidos de estas especies no responda positivamente a la fragmentación del hábitat, como si lo hacen otros depredadores (Chalfoun et al. 2002, Liebezeit y George. 2002). Otra posibilidad,

complementaria a la anterior, es que la depredación sea predominantemente causada por especies que utilicen el olfato para encontrar nidos (*i.e.* comadrejas, serpientes; Lenington 1979) y/o que los carpinteros tengan más protección por la estructura de sus nidos (Martin 1993a, Auer et al. 2007). Probablemente estas hipótesis sean válidas para ciertos ambientes específicos, para ciertos depredadores (Chiavacci et al. 2018) y/o se vinculen a especies que se ven desfavorecidas por una mayor fragmentación del hábitat, como, por ejemplo, aves con nidos abiertos que sufren mayores tasas de depredación en ambientes fragmentados (Chalfoun et al. 2002, Liebezeit y George 2002, Thompson III et al. 2002, Segura y Reboresda 2012).

En relación a las características que fueron seleccionadas para nidificar, los carpinteros utilizaron árboles de madera con menor densidad que aquella registrada por azar en los árboles dentro de los ámbitos de nidificación. Cabe destacar que las categorías de degradación de los árboles no fueron indicadoras de la densidad de madera del mismo y esto reafirma la idea de que es necesario contar con datos cuantitativos sobre la densidad de la madera (y/o de su dureza) utilizada para construir cavidades nuevas, evitando la utilización de categorías visuales (ver Lorenz et al. 2015). Por otra parte, aún no queda claro si la utilización de madera más blanda que aquella disponible en el ambiente resulta en una menor depredación de nidos, en una diferencia en el microclima de la cavidad, o si es el resultado de la incapacidad de excavar maderas más duras. El hecho de haber observado ~50% de cavidades nuevas en cada temporada reproductiva, indicaría que los carpinteros tienen madera disponible dentro de su umbral de preferencia en el sitio de estudio. Por último, estos resultados apoyan parcialmente la hipótesis de que los carpinteros excavan cavidades en árboles de acuerdo a la dureza/densidad de su madera (Lorenz et al. 2015), aunque quedaría pendiente contrastar las causas de esta tendencia y las capacidades reales que tienen estas especies a la hora de excavar.

Se han formulado distintas hipótesis sobre la importancia de los hongos en la formación de cavidades (Cockle et al. 2012) o en la degradación de la madera (Farris et al. 2004, Lorenz et al. 2015). Por un lado, Cockle et al. (2012) reportaron que las especies de hongos se encuentran vinculadas a la creación de cavidades, y esta relación sería tal que ciertos grupos de hongos estarían abasteciendo de cavidades a la comunidad de

no-excavadores y otros grupos de hongos, de madera para los excavadores. Por otra parte, se ha sugerido la posibilidad de que los carpinteros coloquen hongos en los árboles para favorecer su degradación (Farris et al. 2004). En este sentido, este estudio presenta las bases sobre la comunidad de hongos que se encuentra en los árboles utilizados por los carpinteros para construir cavidades en estos bosques nativos en la provincia de Buenos Aires e invita a explorar el rol que tiene esta comunidad sobre la red hongo-árbol-cavidad-especie que utiliza la cavidad (Martin et al. 2004).

Un factor que afectó de manera importante la reproducción de estas especies fue el momento de la temporada reproductiva, de tal manera que las parejas nidificando más temprano en la temporada fueron más exitosas y criaron pichones de mayor tamaño, lo que abre la pregunta de cuáles son las causantes de estos patrones. En relación a la supervivencia de nidos, la hipótesis que se ha formulado con mayor frecuencia indica que existe un aumento en la densidad y/o habilidad de los depredadores de nidos a medida que avanza la temporada reproductiva (Segura y Reboresda 2012, Berkunsky et al. 2016), y que esto disminuye el éxito reproductivo. Considerando la disminución en el tamaño de los pichones, es probable que el momento de la temporada se encuentre agrupando varios factores negativos para las especies simultáneamente. Por un lado, el aumento de la prevalencia de *Philornis* podría estar afectando el crecimiento de los pichones a medida que avanza la temporada reproductiva. Así mismo, puede que aquellas parejas que sean de menor calidad o de baja condición física, sean las que se encuentren relegadas al final de la temporada reproductiva, lo que genera que sus nidos sean menos exitosos y sus pichones crezcan de menor tamaño (ya sea por el efecto de *Philornis* o por su ineficacia en el acarreo de alimentos). Si bien, podría ser que haya otros factores determinando el éxito reproductivo de estas especies de carpinteros, tales como la disponibilidad de alimento o la carga parasitaria, de concretarse futuras líneas de trabajo, existirían nuevos indicios sobre las estrategias reproductivas y la calidad de las parejas de estas aves dentro del sitio de estudio.

Considerando que hubo doce cavidades que fueron utilizadas por ambas especies para nidificar en distintos momentos, y que hubo otros casos en los que utilizaron el mismo árbol (cavidades distintas), resulta llamativo que las especies hayan diferido en el destino de sus nidos según si la cavidad fue excavada o reutilizada. Si bien

el hecho de que el Carpintero Real sea menos exitoso en cavidades reutilizadas podría explicar su mayor propensión a construir cavidades nuevas, en relación al Carpintero Campestre, las especies fueron muy similares en distintas características de los sitios de nidificación, considerado a distintas escalas espaciales. Entonces, podría ser que haya una diferencia a nivel comportamental, que permita a las parejas de Carpintero Campestre ser igualmente exitosas a pesar de no excavar una cavidad nueva. Si este es el caso, queda abierta la pregunta formulada por Wiebe et al. (2007), ¿por qué excavarán una cavidad nueva las parejas de Carpintero Campestre, si no existe ningún beneficio en términos de supervivencia o en el número de volantones? Un posible escenario podría ser que las cavidades dentro del área de estudio se pierdan a una tasa relativamente rápida (Cockle et al. 2017). Esto implicaría que, a pesar de no tener beneficios inmediatos en la reproducción, excavar cavidades nuevas cada año proveería de sitios de nidificación a futuras parejas de carpinteros, y secundariamente a otros organismos. Así mismo, podría ocurrir que exista algún beneficio de la excavación, pero que el mismo no pudo ser detectado a partir del muestreo realizado.

De manera general, las diferencias de los parámetros reproductivos entre distintas poblaciones de aves continúan siendo un tema controversial. Martin (2004) aduce, principalmente en base a estudios en Passeriformes, que las especies de zonas tropicales-subtropicales del Hemisferio Sur tendrán tamaños de puesta menores y temporadas reproductivas más largas, en comparación con aves emparentadas del Hemisferio Norte. En este sentido, podrían existir variaciones hacia adentro de la región que Martin (2004) denomina tropical-subtropical. Por ejemplo, el mayor éxito en la población de Carpintero Campestre en el centro de Brasil (Dias et al. 2013) no se tradujo en tamaños de puesta mayores ni en una temporada reproductiva más corta en dicha población, en comparación con la población bajo estudio, la cual tuvo una temporada más corta y un tamaño de puesta similar. Así mismo, los huevos de Carpintero Campestre fueron de mayor tamaño y el período de incubación fue más corto para la población de Punta Indio que en de Brasil. Un menor período de incubación podría ser una forma de reducir la exposición del nido en respuesta a mayores tasas de depredación de nidos en el área de estudio, pero no explicaría que los huevos sean de mayor tamaño. Como una posible explicación, si la mortalidad adulta es mayor en el área de estudio, en relación a

la de Brasil, los carpinteros podrían invertir más en cada puesta (*i.e.* huevos de mayor tamaño) y que tengan un menor período de incubación (Martin 2004). Si este el caso, sería interesante evaluar si estos patrones se reflejan en otras aves de la región denominada “tropical-subtropical”, determinar la mortalidad adulta de los carpinteros dentro del área de estudio y determinar si los patrones propuestos por Martin (2004) aplican solo para Passeriformes o incluyen a todas las aves.

En relación al desarrollo del estudio en general, cabe discutir si los resultados son sesgados (o no) y proponer sugerencias para las futuras investigaciones en las especies bajo estudio. En este sentido, en la bibliografía se han mencionado distintas reflexiones al respecto. Desde una perspectiva amplia, Lenington (1979) concluye que el mero proceso de tomar mediciones, afecta directamente al objeto medido, basada en el principio de incertidumbre de Heisenberg. Aunque en el presente estudio no se detectaron efectos del tiempo invertido en cada visita sobre la supervivencia de los nidos, sí hubo otro tipo de repercusiones del monitoreo (rotura de huevos y manipuleo por tiempo prolongado de pichones). En este sentido, estudios previos afirman que una inversión mayor a 15 minutos en cada visita, puede aumentar la mortalidad y/o perjudicar el crecimiento de los pichones (Casas et al. 2015), mientras que Götmark (1992) sugiere que el monitoreo de nidos puede disminuir la productividad del mismo. Entonces, en base a las sugerencias realizadas por otros estudios sobre el efecto del monitoreo de nidos (Götmark 1992, Jewell 2013), a observaciones personales a lo largo del presente estudio, y considerando que podría haber futuros estudios sobre estas especies, se sugiere: 1) a excepción de los casos donde se busque responder alguna pregunta específica referida al tamaño de puesta y/u orden de la misma, evitar el monitoreo sistemático de la cavidad hasta que empiece el período de incubación; 2) evaluar el efecto que la cantidad de minutos invertidos en las visitas y el manipuleo de la nidada tienen sobre los parámetros reproductivos de los carpinteros; y 3) diseñar un muestreo donde se separen grupos de nidos según tengan visitas frecuentes (cada 3 días) o visitas no frecuentes (cada 7 días) y evaluar si existen diferencias según el tipo de monitoreo en el éxito reproductivo. Siguiendo a Jewell (2013), la investigación debe ser una práctica consciente en relación a los medios que se utilizan para responder las

preguntas formuladas, de tal manera que los sujetos involucrados evalúen si sus procedimientos son seguros y éticamente correctos.

En lo referido al monitoreo de nidos y, puntualmente, a la extracción-devolución de huevos y pichones de la cavidad-nido, Ibarzabal y Tremblay (2006) propusieron que se puede extraer el contenido del nido realizando un agujero por debajo del hueco de entrada, de tal manera de manipular el contenido del nido, sin dañar a los huevos-pichones. Sobre este punto, es probable que el método sea ampliamente efectivo en el sentido que remarcan los autores, pero tiene un doble efecto perjudicial a largo plazo, de tal manera que: 1) los árboles intervenidos ven acelerado su proceso de degradación natural, resultando a veces en cavidades destruidas al año siguiente (Berkunsky 2010); y 2) podrían escaparse olores a través de la apertura, favoreciendo a los depredadores de nidos. Así mismo, dentro del área de estudio, una proporción importante de los árboles utilizados por los carpinteros tenían su madera parcial (~50%) o totalmente degradada (~30%), lo que causaba un aumento en la probabilidad de romper el tronco/rama utilizado si se utilizaba el método propuesto por Ibarzabal y Tremblay (2006). Es por este motivo que se decidió trabajar sobre nuevas herramientas que permitieran la extracción del contenido del nido, sin intervenir el árbol utilizado. A pesar de haber resultado en una efectividad relativamente alta, en relación al objetivo para lo que fue diseñada (*i.e.* se extrajeron exitosamente los pichones y huevos de los nidos), esta metodología causó que las visitas a cada nido fueran relativamente prolongadas (alcanzando los 30 minutos en algunos casos). Por lo expuesto anteriormente, se propone considerar la posibilidad de utilizar las herramientas utilizadas en el presente estudio se utilicen en las cavidades que sean de fácil acceso, de tal manera de disminuir el tiempo invertido en la visita al nido. Las cavidades de difícil acceso podrían ser consideradas sin monitoreo exhaustivo (*i.e.* sin extraer su contenido), a modo de referencia. Este último punto permitiría discernir si los parámetros reproductivos de los carpinteros difieren según la metodología utilizada.

Finalmente, como últimas apreciaciones, se procuró explicar la variación en la reproducción de los carpinteros en respuesta a variables ambientales. Por este motivo fue que se diseñó un monitoreo exhaustivo que implicó una gran cantidad de tiempo en el campo. Así mismo, cabe destacar que las relaciones observadas e interpretaciones

realizadas se deben tomar a modo de referencia y bajo ningún punto de vista representan una verdad absoluta, pensamiento derivado de "la Leyenda", que entendió a la ciencia como una acumulación de conocimiento hacia la verdad absoluta (Kitcher 2001). Más bien, este estudio representa una exploración de las posibles relaciones que existen entre los distintos agentes analizados del ecosistema de Punta Indio e invita a continuar estudiando estas especies de carpinteros, el rol de los progenitores en el período reproductivo, su rol como ingenieros ecosistémicos y las redes de interacción formadas a lo largo del ecosistema.

APÉNDICE

Tabla Anexa 1. Set completo de modelos candidatos en base a la supervivencia de nidos de Carpintero Campestre. *CAb* = cobertura debajo del hueco de entrada; *CArr* = cobertura sobre el hueco de entrada; *Fecha* = momento de la temporada reproductiva; *Edad* = edad del nido; *Inc* = inclinación vertical del hueco de entrada; *Diam_rama* = diámetro de la rama utilizada; *Diam_hue* = diámetro menor del hueco de entrada; *Cob_500* = cobertura arbórea a 500 m de radio centrado en el árbol-nido; *SI* = forma del parche; *Dist_cam* = distancia hasta los caminos; *DAP* = diámetro a la altura del pecho.

Modelo	<i>K</i>	logLik	AICc	Δ	<i>w</i>
Edad	2	-83,01	170,06	0	0,14
CArr	2	-83,30	170,64	0,58	0,10
CAb	2	-83,38	170,80	0,73	0,10
Edad+Edad ²	3	-82,56	171,21	1,15	0,08
Fecha+Edad	3	-82,68	171,33	1,27	0,08
CArr+CAb	3	-82,89	171,86	1,80	0,06
Fecha+Fecha ² +Edad	4	-81,93	172,00	1,93	0,05
Fecha+Edad+Edad ²	4	-82,15	172,44	2,37	0,04
Inc+Diam_rama	3	-83,24	172,57	2,51	0,04
Nulo	1	-85,29	172,61	2,54	0,04
Diam_rama	2	-84,36	172,76	2,70	0,03
Inc	2	-84,64	173,33	3,26	0,03
Fecha+Fecha ² +Edad+Edad ²	5	-81,58	173,39	3,32	0,02
Dist_cam	2	-85,07	174,18	4,11	0,02
DAP	2	-85,12	174,29	4,22	0,02
Cob_500	2	-85,19	174,42	4,36	0,02
Diam_rama+Diam_hue	3	-84,19	174,47	4,41	0,01
SI	2	-85,24	174,54	4,47	0,01
Fecha	2	-85,25	174,55	4,49	0,01
Diam_hue	2	-85,28	174,60	4,54	0,01
Fecha+Fecha ²	3	-84,45	174,99	4,93	0,01
Diam_hue+Inc	3	-84,64	175,37	5,31	0,01
CArr+SI+Cob_500+Diam_hue+	8	-79,74	176,01	5,95	<0,01
Inc+Edad+Fecha					
Dist_cam+Cob_500	3	-84,97	176,02	5,96	<0,01
SI+Dist_cam	3	-84,98	176,06	5,99	<0,01
DAP+DAP ²	3	-85,12	176,32	6,26	<0,01

SI+Cob_500	3	-85,12	176,33	6,27	<0,01
SI+Cob_500+Dist_cam	4	-84,86	177,87	7,80	<0,01

Tabla Anexa 2. Set completo de modelos candidatos en base a la supervivencia de nidos para los nidos depredados de Carpintero Campestre.

Modelo	<i>K</i>	logLik	AICc	Δ	<i>w</i>
Edad	2	-43,26	90,58	0	0,30
Fecha+Edad+Edad ²	4	-41,31	90,81	0,22	0,26
Fecha+Edad	3	-43,22	92,55	1,96	0,11
Fecha+Fecha ² +Edad+Edad ²	5	-41,24	92,76	2,17	0,10
Fecha+Fecha ² +Edad	4	-43,07	94,33	3,74	0,05
CAb	2	-45,22	94,50	3,91	0,04
CAb+CArr	3	-45,79	95,70	5,11	0,02
DAP	2	-46,48	97,03	6,44	0,01
Nulo	1	-47,76	97,54	6,96	<0,01
Diam_rama	2	-46,98	98,02	7,43	<0,01
Fecha	2	-47,08	98,21	7,62	<0,01
CArr+SI+Cob_500+Diam_hue+	8	-40,83	98,32	7,73	<0,01
Inc+Edad+Fecha					
SI	2	-47,29	98,64	8,06	<0,01
DAP+DAP ²	3	-46,45	99,01	8,42	<0,01
Dist_cam	2	-47,51	99,09	8,50	<0,01
Diam_rama+Inc	3	-46,50	99,11	8,52	<0,01
Inc	2	-47,57	99,20	8,61	<0,01
Fecha+Fecha ²	3	-46,66	99,44	8,85	<0,01
Diam_hue	2	-47,70	99,47	8,88	<0,01
Cob_500	2	-47,76	99,58	8,99	<0,01
SI+Dist_cam	3	-46,91	99,93	9,34	<0,01
Diam_hue+Diam_rama	3	-46,98	100,07	9,48	<0,01
Cob_500+SI	3	-47,29	100,70	10,11	<0,01
Diam_hue+Inc	3	-47,50	101,12	10,53	<0,01
Cob_500+Dist_cam	3	-47,51	101,13	10,54	<0,01
SI+Cob_500+Dist_cam	4	-46,91	102,00	11,41	<0,01

Tabla Anexa 3. Set completo de modelos candidatos en base a la supervivencia de nidos de Carpintero Real. *CAb* = cobertura debajo del hueco de entrada; *CArr* = cobertura sobre el hueco de entrada; *Fecha* = momento de la temporada reproductiva; *Edad* = edad del nido; *Inc* = inclinación vertical del hueco de entrada; *Diam_rama* = diámetro de la rama utilizada; *Diam_hue* = diámetro menor del hueco de entrada; *Cob_500* = cobertura arbórea a 500 m de radio centrado en el árbol-nido; *SI* = forma del parche; *Dist_cam* = distancia hasta los caminos; *DAP* = diámetro a la altura del pecho.

Modelo	<i>K</i>	logLik	AICc	Δ	<i>w</i>
CAb	2	-133,5	271,05	0	0,33
CAb+CArr	3	-132,8	271,64	0,59	0,25
Fecha+Fecha ² +Edad+Edad ²	5	-131,7	273,44	2,40	0,10
CArr	2	-135,4	274,76	3,71	0,05
Inc	2	-135,9	275,85	4,81	0,03
Fecha+Fecha ² +Edad	4	-134,	276,08	5,03	0,02
Fecha+Fecha ²	3	-135,4	276,76	5,71	0,02
Nulo	1	-137,4	276,84	5,81	0,02
Inc+Diam_hue	3	-135,5	277,01	5,96	0,02
Diam_hue	2	-136,7	277,34	6,30	0,01
Cob_500	2	-136,8	277,64	6,60	0,01
Inc+Diam_rama	3	-135,9	277,86	6,81	0,01
Fecha+Edad+Edad ²	4	-134,9	277,95	6,9	0,01
Fecha+Edad	3	-136,0	278,06	7,01	0,01
Edad	2	-137,1	278,25	7,21	<0,01
Fecha	2	-137,1	278,27	7,22	<0,01
Edad+Edad ²	3	-136,1	278,34	7,30	<0,01
Dist_cam	2	-137,3	278,64	7,60	<0,01
SI	2	-137,3	278,66	7,61	<0,01
Diam_rama	2	-137,4	278,84	7,80	<0,01
DAP	2	-137,4	278,88	7,83	<0,01
Cob_500+Dist_cam	3	-136,6	279,33	8,28	<0,01
Diam_rama+Diam_hue	3	-136,7	279,35	8,30	<0,01
SI+Cob_500	3	-136,8	279,60	8,56	<0,01
SI+Dist_cam	3	-137,2	280,49	9,44	<0,01
CArr+SI+Cob_500+Diam_hue+	8	-132,1	280,56	9,51	<0,01
Inc+Edad+Fecha					
DAP+DAP ²	3	-137,3	280,61	9,57	<0,01
SI+Cob_500+Dist_cam	4	-136,6	281,32	10,28	<0,01

Tabla Anexa 4. Set completo de modelos candidatos en base a la supervivencia de nidos para los nidos depredados de Carpintero Real.

Modelo	<i>K</i>	logLik	AICc	Δ	<i>w</i>
Fecha+Fecha ² +Edad	4	-81,61	171,32	0	0,29
CAb	2	-83,92	171,87	0,54	0,22
Fecha+Fecha ² +Edad+Edad ²	5	-81,51	173,16	1,84	0,12
CAb+CArr	3	-83,61	173,28	1,96	0,11
Fecha+Fecha ²	3	-84,21	174,47	3,15	0,06
Edad	2	-85,63	175,29	3,96	0,04
Diam_hue	2	-83,27	176,57	5,25	0,02
CArr	2	-86,36	176,76	5,44	0,02
Nulo	1	-87,93	177,87	6,54	0,01
Diam_hue+Inc	3	-85,96	177,97	6,65	0,01
Inc	2	-87,16	178,35	7,03	<0,01
Diam_hue+Diam_rama	3	-86,24	178,55	7,22	<0,01
Fecha+Edad+Edad ²	4	-85,35	178,81	7,48	<0,01
Cob_500	2	-87,51	179,05	7,72	<0,01
SI	2	-87,62	179,28	7,96	<0,01
Fecha	2	-87,64	179,32	7,99	<0,01
Diam_rama	2	-87,67	179,36	8,04	<0,01
Dist_cam	2	-87,87	179,77	8,44	<0,01
DAP	2	-87,90	179,82	8,50	<0,01
Inc+Diam_rama	3	-87,06	180,17	8,85	<0,01
SI+Cob_500	3	-87,29	180,64	9,32	<0,01
Dist_cam+Cob_500	3	-87,41	180,89	9,57	<0,01
CArr+SI+Cob_500+Diam_hue+ Inc+Edad+Fecha	8	-82,39	181,13	9,80	<0,01
SI+Dist_cam	3	-87,58	181,21	9,89	<0,01
DAP+DAP ²	3	-87,75	181,55	10,23	<0,01
Dist_cam+Cob_500+SI	4	-87,21	182,53	11,20	<0,01

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Anderson D.R., Burnham K.P., Thompson W.L. 2000. Null hypothesis testing: problems, prevalence, and an alternative. *Journal of Wildlife Management* 64:912–923.
- Anderson E.C., LaMontagne J.M. 2016. Nest selection by Red-headed Woodpeckers across three spatial scales in an urban environment. *Urban Ecosystems* 19:297–314.
- Arturi M.F., Goya J.F. 2004. Estructura, dinámica y manejo de los talaes del NE de Buenos Aires. En: Arturi M.F., Frangi J.L., Goya, J.F, eds. *Ecología y manejo de los bosques de Argentina*. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata, Argentina.
- Athor J. 2009. Parque Costero del Sur, Naturaleza, Conservación y Patrimonio Cultural. Fund. Historia Natural ‘Félix de Azara’, Buenos Aires.
- Auer S.K., Bassar R.D., Fontaine J.J., Martin T.E. 2007. Breeding Biology of Passerines in a Subtropical Montane Forest in Northwestern Argentina. *Condor* 109:321–333.
- Barton K. 2019. MuMIn: multi-model inference. R package version 1.43.6. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.
- Bates D., Maechler M., Bolker B., Walker S. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67:1–48.
- Battin J., Lawler J.J. 2006. Cross-scale correlations and the design and analysis of avian habitat selection studies. *Condor* 108:59–70.
- Berkunsky I. 2010. Ecología reproductiva del Loro Hablador (*Amazona aestiva*) en el chaco argentino. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP.
- Berkunsky I., Segura L.N., Aramburú R.M., Ruggera R.A., Svagelj W.S., Rebores J.C. 2016. Nest survival and predation in Blue-fronted Parrots *Amazona aestiva*: effects of nesting behaviour and cavity characteristics. *Ardea* 104:143–151. doi:10.5253/arde.v104i2.a6.
- Berl J.L., Edwards J.W., Bolsinger J.S., Katzner T.E. 2014. Survival of Red-headed Woodpeckers (*Melanerpes erythrocephalus*) nests in northern New York. *The Wilson Journal of Ornithology* 126:700–707.
- BirdLife International. 2019. <https://www.birdlife.org/>

- Bonnot T.W., Millsaugh J.J., Rumble M.A. 2009. Multi-scale nest-site selection by black-backed woodpeckers in outbreaks of mountain pine beetles. *Forest Ecology and Management* 259:220–228.
- Borgmann K. L., Rodewald A.D. 2004. Nest predation in an urbanizing landscape: the role of exotic shrubs. *Ecological Applications* 14:1757–1765.
- Breheny P., Burchett W. 2017. Visualization of regression models using visreg. *The R Journal* 9:56–71.
- Briskie J.V., Martin P.R., Martin T.E. 1999. Nest predation and the evolution of nestling begging calls. *Proceedings of the Royal Society B* 266: 2153–2159.
- Brown A.D., Martinez-Ortiz E., Acerbi M., Corcuera J. 2006. Situación Ambiental Argentina. *Fundación Vida Silvestre Argentina*, Buenos Aires.
- Buchanan J.B., Rogers R.E., Pierce D.J., Jacobson J.E. 2003. Nest-site habitat use by White-Headed Woodpeckers in the Eastern Cascade Mountains, Washington. *Northwestern Naturalist* 84:119–128.
- Burgos J.J. 1968. El clima de la Provincia de Buenos Aires. En: Cabrera A.L., ed. *Flora de la Provincia de Buenos Aires*. Colección Científica del INTA, Buenos Aires. Pp. 33–101.
- Burnham K.P., Anderson D.R. 2002. Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach. 2º ed, Springer-Verlag, editorial, Nueva York, EE. UU.
- Burnham K.P., Anderson D.R., 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. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería* 2(1). ACME, Buenos Aires.
- Casas F., Benítez-López A., García J.T., Martín C.A., Viñuela J., Mougéot F. 2015. Assessing the short-term effects of capture, handling and tagging of sandgrouse. *Ibis* 157:115–124.
- Causey Whittow G. 2000. Sturkie's avian physiology. Academic Press, Londres, Inglaterra.
- Chalfoun A.D, Ratnaswamy M.J., Thompson III F.R. 2002. Songbird nest predators in forest-pasture and forest interior in a fragmented landscape. *Ecological Applications* 12: 858–867.

- Chiavacci S.J., Benson T.J., Ward M.P. 2018. Linking landscape composition to predator-specific nest predation requires examining multiple landscape scales. *Journal of Applied Ecology* 55: 2082–2092.
- Cline S.P., Berg A.B., Wight H.M. 1980. Snag characteristics and dynamics in Douglas-fir forests, western Oregon. *Journal of Wildlife Management* 44:773–786.
- Cockle K.L., Martin K., Wesolowski T. 2011a. Woodpeckers, decay, and the future of cavity-nesting vertebrate communities worldwide. *Frontiers in Ecology and the Environment* 9:377–382.
- Cockle K., Martin K., Wiebe K. 2011b. Selection of nest trees by cavity-nesting birds in the Neotropical Atlantic Forest. *Biotropica* 43:228–236.
- Cockle K.L., Martin K., Robledo G. 2012. Linking fungi, trees, and hole-using birds in a Neotropical tree-cavity network: pathways of cavity production and implications for conservation. *Forest Ecology and Management* 264:210–219.
- Cockle K.L., Bodrati A., Lammertink M., Martin K. 2015. Cavity characteristics, but no habitat, influence nest survival of cavity-nesting birds along a gradient of human impact in the subtropical Atlantic Forest. *Biological Conservation* 2015:193–200.
- Cockle K.L., Bodrati A., Lammertink M., Bonaparte E.B., Ferreyra C., Di Sallo F.G. 2016. Predators of bird nests in the Atlantic forest of Argentina and Paraguay. *Wilson Journal of Ornithology* 128:120–131.
- Cockle K.L., Martin K., Bodrati A. 2017. Persistence and loss of tree cavities used by birds in the subtropical Atlantic Forest. *Forest Ecology and Management* 384:200–207.
- Conner R.N., Miller O.K., Adkisson C.S. 1976. Woodpeckers dependence on trees infected by fungal heart rots. *Wilson Bulletin* 88:575–581.
- Cornelius C., Cockle K., Politi N., Berkunsky I., Sandoval L. 2008. Cavity-nesting birds in neotropical forests: cavities as a potentially limiting resource. *Ornitología Neotropical* 19:253–268.

- De la Peña M.R. 2016. Aves Argentinas: descripción, comportamiento, reproducción y distribución. Trogonidae a Furnariidae. *Comun. Mus. Prov. Cienc. Nat. Florentino Ameghino*. Vol. 20(2).
- De Mársico M. C., Mahler B., Reboreda J.C. 2010. Reproductive success and nestling growth of the Baywing parasitized by Screaming and Shiny Cowbirds. *Wilson Journal of Ornithology* 122:417–431.
- Deng W.H., Gao W. 2005. Edge effects on nesting success of cavity-nesting birds in fragmented forests. *Biological Conservation* 126:363–370.
- Denny R.E., Summers R.W. 1996. Nest-site selection, management and breeding success of Crested Tits *Parus cristatus* at Abernethy Forest, Strathspey. *Bird Study* 43:371–379.
- Di Giacomo A.G. 2005. Aves de la Reserva El Bagual. En: Di Giacomo A.G., Krapovickas S.F., eds. *Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual, Provincia de Formosa, Argentina. Temas de Naturaleza y Conservación 4*. Buenos Aires, Argentina: Aves Argentinas. Pp. 203–465.
- Dias R.I., Webster M.S., Goedert D., Macedo R.H. 2013. Cooperative breeding in the campo flicker I: breeding ecology and social behavior. *Condor* 115 (4):847–854.
- Dias R. I., Webster M.S., Macedo R.H. 2015. Helping enhances productivity in campo flicker (*Colaptes campestris*) cooperative groups. *Science of Nature* 102:31.
- Dias R.I., Lima M.R. 2015. Breeding biology and nest survival in Tropical Screech-owls (*Megascops choliba*) in the Brazilian Cerrado. *Wilson Journal of Ornithology* 127:432–440.
- Dijak W.D., Thompson III F.R. 2000. Landscape and edge effects on the distribution of mammalian predators in Missouri. *The Journal of Wildlife Management* 64:209–215.
- Dinsmore S.J., White G.C., Knopf F.L. 2002. Advanced techniques for modeling avian nest survival. *Ecology* 83:3476–3488.
- Dinsmore S.J., Dinsmore J.J. 2007. Modeling avian nest survival in program MARK. *Studies in Avian Biology* 34:73–83.

- 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.
- Domokos E., Cristea V. 2014. Effects of managed forests structure on woodpeckers (Picidae) in the Niraj valley (Romania): woodpecker populations in managed forests. *North-western Journal of Zoology* 10:110–117.
- Doumecq M.B., Arenas P.M. 2018. ¿Qué madera es buena para leña? Conocimiento botánico local en "leñeras" del partido de La Plata (Buenos Aires, Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 53:491–506.
- Dufort M.J. 2016. An augmented supermatrix phylogeny of the avian family Picidae reveals uncertainty in the family tree. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 94:313–326.
- Elchuk C.L., Wiebe K.L. 2003a. Ephemeral food resources and high conspecific densities as factors explaining lack of feeding territories in Northern Flickers (*Colaptes auratus*). *Auk* 120:187–193.
- Elchuk C.L., Wiebe K.L. 2003b. Home-range size of northern flickers (*Colaptes auratus*) in relation to habitat and parental attributes. *Canadian Journal of Zoology* 81:954–961.
- Farris K.L., Huss M.J., Zack S. 2004. The role of foraging woodpeckers in the decomposition of ponderosa pine snags. *Condor* 106:50–59.
- Fisher R.A. 1922. On the mathematical foundations of theoretical statistics. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. A*. 222:309–368.
- Fisher R.J., Wiebe K.L. 2005. Nest site attributes and temporal patterns of northern flicker nest loss: effects of predation and competition. *Oecologia* 147:744–753.
- Frei B., Nocera J.J., Fyles J.W. 2015. Interspecific competition and nest survival of the threatened Red-headed Woodpecker. *Journal of Ornithology* 156:743–753.
- Girini J.M. 2018. Cambios en los ensambles y poblaciones de aves ante la presencia del visón americana *Neovison vison* en largos del norte de la Pagagonia andina. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP.
- Gjerdrum C., Elphick C.S., Rubega G. 2005. Nest site selection and nesting success in

- saltmarsh breeding sparrows: the importance of nest habitat, timing, and study site differences. *Condor* 107:849–862.
- Google Earth. 2019. <https://www.google.com/intl/es-419/earth/>
- Gorman G. 2014. Woodpeckers of the world: the complete guide. Bloomsbury publishing, London.
- Götmark F. 1992. The effects on investigator disturbance on nesting birds. En: Power D.M., ed. *Current Ornithology* Vol. 9. Springer Science+Business Media, New York. Cap. 3.
- Gow E.A., Wiebe K.L. 2014. Survival and habitat use by fledgling northern flickers in a fragmented forest landscape. *Journal of Wildlife Management* 78:273–281.
- Goya J.F., Placi L.G, Arturi M.F., 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., Pietz P.J. 2005. Timespecific variation in passerine nest survival: New insights into old questions. *Auk* 122:661–672.
- Grueber C.E., Nakagawa S., Laws R.J., Jamieson I.G. 2011. Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology* 24:699–711.
- Haene E. 2006. Caracterización y conservación del talar bonaerense. En: Mérida E., Athor J., eds. *Talares bonaerenses y su conservación*. Fundación Natural "Félix de Azara", Buenos Aires. Pp. 46–70.
- Hempel C.G. 1987. Filosofía de la Ciencia Natural. Capítulos 2 y 3. Alianza Ed., Madrid.
- Hewitt J.E., Thrush S.F., Dayton P.K., Bonsdorff E. 2007. The effect of spatial and temporal heterogeneity on the design and analysis of empirical studies of scale-dependent systems. *The American Naturalist* 169:398–408.
- Hillaert J., Vandegehuchte M.L., Hovestadt T., Bonte D. 2019. Habitat loss and fragmentation increase realized predator-prey body size ratios. *Functional Ecology* 34:534–544.

- Hille S. M., Cooper C. B. 2015. Elevational trends in life histories: revising the pace-of-life framework. *Biological Reviews* 90:204–213.
- Hinsley S.A., Pakeman R., Bellamy P.E., Newton I. 1996. Influences of habitat fragmentation on bird species distribution and regional population sizes. *Proceedings of the Royal Society* 263:307–313.
- Hogstad O. 2006. Reproductive differences between woodpeckers and secondary hole-nesters. *Ornis Norvegica* 29:110–123.
- Højsgaard S., Halekoh U. 2018. doBy: groupwise statistics, LSmeans, linear contrasts, utilities. R package version 4.6-2. <https://CRAN.R-project.org/package=doBy>
- Holland J.D., Bert D.G., Fahrig L. 2004. Determining the spatial scale of species' response to habitat. *BioScience* 54:227–233.
- Hoyt D.F. 1979. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *Auk* 96:73–77.
- Hummel A.E., Rodríguez E.A. 2005. Parque Costero del Sur. En: Di Giacomo A. S, editor. *Áreas importantes para la conservación de las aves en la Argentina. Sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad*. Pp. 44–46.
- Ibañez L.M., Girini J.M., Palacio F.X., Fiorini V.D., Montalti D. 2017. Interacciones entre el estornino pinto (*Sturnus vulgaris*) y aves nativas de Argentina por el uso de cavidades. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88:477–479.
- Ibarzabal J., Tremblay J.A. 2006. The hole saw method for accessing woodpecker nestlings during developmental studies. *Annales Zoologici Fennici* 43:235–238.
- Ifran N.R., Fiorini V.D. 2010. European Starling (*Sturnus vulgaris*): population density and interactions with native species in Buenos Aires urban parks. *Ornitología Neotropical* 21:507–518.
- Jackson H.B., Fahrig L. 2015. Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Global Ecology and Biogeography* 24:52–63.
- Jelinski D.E. 1991. On the use of chi-square analyses in studies of resource utilization. *Canadian Journal of Forest Research* 21:58–65.

- Jewell Z. 2013. Effect of monitoring technique on quality of conservation science. *Conservation Biology* 27:501–508.
- Jones J. 2001. Habitat selection studies in avian ecology: a critical review. *Auk* 118:557–562.
- Keating K.A., Cherry S. 2004. Use and interpretation of logistic regression in habitat-selection studies. *Journal of Wildlife Management* 68:774–789.
- Kelly J. P. 1993. The effect of nest predation on habitat selection by Dusky Flycatchers in limber pine-juniper woodland. *Condor* 95:83–93.
- Khamcha D., Powell L.A., Gale G.A. 2018. Effects of roadside edge on nest predators and nest survival of Asian tropical forest birds. *Global Ecology and Conservation* 16:e00450.
- Kitcher P. 2001. El avance de la ciencia. DR, Universidad Autónoma de México, DF.
- Koenig W. D., Pitelka F.A. 1979. Relatedness and inbreeding avoidance: counterplays in the communally nesting Acorn Woodpecker. *Science* 206:1103–1105.
- Kozie K.D., Anderson R.K. 1991. Productivity, diet, and environmental contaminants in Bald Eagles nesting near the Wisconsin shoreline of Lake Superior. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 20:41–48.
- Kozma J.M, Kroll A.J. 2011. Woodpecker nest survival in burned and unburned managed Ponderosa Pine forests of the northwestern United States. *Condor* 114:173–184.
- Kroll A.J., Arnett E.B., Altman B. 2010. Effects of salvage logging on avian nest survival in beetle-killed forests. *Forest Ecology and Management* 260:1599–1606.
- Lack D. 1947. The significance of clutch size, parts 1 and 2. *Ibis* 89:302–352.
- Landler L., Jusino M.A., Skelton J., Walters J.R. 2014. Global trends in woodpecker cavity entrance orientation: latitudinal and continental effects suggest regional climate influence. *Acta Ornithologica* 49:257–266.
- Lenington S. 1979. Predators and blackbirds: the “Uncertainty Principle” in field biology. *Auk* 96:190–192.

- Li P., Martin T.E. 1991. Nest-site selection and nesting success of cavity-nesting birds in high elevation forest drainages. *Auk* 108:405–418.
- Liebezeit J.R., George T.L. 2002. Nest predators, nest-site selection, and nesting success of the Dusky Flycatcher in a managed ponderosa pine forest. *Condor* 104: 507–517.
- Lloyd J.D., Martin T.E. 2005. Reproductive success of Chestnut-collared Longspurs in native and exotic grassland. *Condor* 107:363–374.
- Lloyd P., Abadi F., Altwegg R., Martin T. E. 2014. Southtemperate birds have higher apparent adult survival than tropical birds in Africa. *Journal of Avian Biology* 45:493–500.
- Lorenz T.J., Vierling K.T., Johnson T.R., Fischer P.C. 2015. The role of wood hardness in limiting nest site selection in avian cavity excavators. *Ecological Applications* 25:1016–1033.
- Maher C.R., Lott D.F. 1995. Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems. *Animal Behaviour* 49:1581–1597.
- Maragliano R.E., Marti L.J., Ibañez L.M., Montalti D. 2009. Comunidades de aves urbanas de Lavallol, Buenos Aires, Argentina. *Acta Zoologica Lilloana* 53:108–114.
- Marateo G., Segura L.N., Arturi M.F. 2009. Las relaciones entre las aves y el bosque en el Parque Costero del Sur. En: Athor J, ed. *Parque Costero del Sur. Naturaleza, conservación y patrimonio cultural*. Fund. Historia Natural 'Félix de Azara', Buenos Aires. Pp.122–137.
- Martin K., Aitken K., Wiebe K.L. 2004. Nest sites and nest webs for cavity-nesting communities in interior British Columbia, Canada: nest characteristics and niche partitioning. *Condor* 106:5–19.
- Martin T.E., Li P. 1992. Life history traits of open- vs. cavity-nesting birds. *Ecology* 73:579–592.
- Martin T.E. 1993a. Nest predation and nest sites new perspectives on old patterns. *BioScience* 43:523–532.
- Martin T.E. 1993b. Evolutionary determinants of clutch size in cavity-nesting birds: nest predation or limited breeding opportunities? *Am. Nat.* 142:937–946.

- Martin T.E. 1993c. Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the dogmas. *The American Naturalist* 141:897–913.
- Martin T.E. 1996. Life history evolution in tropical and south temperate birds: what do we really know? *Journal of Avian Biology* 27:263–272.
- Martin T.E., Scott J., Menge C. 2000. Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proc. R. Soc. Lond.* 267:2287–2293.
- Martin T.E. 2002. A new view of avian life-history evolution tested on an incubation paradox. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269:309–316.
- Martin T.E. 2004. Avian life-history evolution has an eminent paste: does it have a bright future? *Auk* 121:289–301.
- Matsuoka S. 2008. Wood hardness in nest trees of the Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major*. *Ornithological Science* 7:59–66.
- Matteucci S.D. 2004. Efecto del entorno sobre las áreas protegidas: el caso de la Reserva de Biósfera, Parque Costero del Sur, provincia de Buenos Aires. En: Athor J, ed. *Parque Costero del Sur. Naturaleza, conservación y patrimonio cultural*. Fund. Historia Natural 'Félix de Azara', Buenos Aires. Pp.122–137.
- Mayfield H. 1975. Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bulletin* 87:456–466.
- Montgomerie R.D., Weatherhead P.J. 1988. Risks and rewards of nest defense by parent birds. *Quarterly Review of Biology* 63:167–187.
- Nappi A., Drapeau P., Leduc A. 2015. How important is dead wood for woodpeckers foraging in eastern North American boreal forests? *Forest Ecology and Management* 346:10–21.
- Nice M.M. 1954. Problems of incubation periods in North American birds. *Condor* 56:173–197.
- Nyrienda V.R., Chew F.C., Chisha-kasumu E. Lindsey P.A., Mine K.C. 2016. Nest sites selection by sympatric cavity-nesting birds in miombo woodlands. *Koedoe* 58:1–10.
- Octavio Pecho J., González O., Pérez E., Tenorio M., Whaley O.Q. 2009. El Pájaro Carpintero Peruano *Colaptes atricollis* en la agricultura tradicional de la región de Ica, Perú: primeras observaciones de anidación y el desarrollo de polluelos. *Cotinga* 32.

- Odum E. P., Kuenzler E.J. 1955. Measurement of territory and home range size in birds. *Auk* 72:128–137.
- Ojeda V., Suárez M.L., Kitzberger T. 2007. Crown dieback events as key processes creating cavity habitat for Magellanic Woodpeckers. *Austral Ecology* 32:436–445.
- OPDS (Organismo Provincial para el Desarrollo Sostenible). 2019. http://www.opds.gba.gov.ar/anp/reserva_bah%C3%ADa_samboromb%C3%B3n
- Ouyang J.Q., Quetting M., Hay M. 2012. Corticosterone and brood abandonment in a passerine bird. *Animal behaviour* 84:261–268.
- Pagano L.G., Mérida E. 2009. Aves del Parque Costero del Sur. En: Athor J, ed. *Parque Costero del Sur: Magdalena y Punta Indio*. Fundación de Historia Natural "Félix de Azara", Buenos Aires. Pp. 200–244.
- Pagano L.G., Ornstein U., Di Sallo F.G., Oscar D.E. 2017. Adiciones y comentarios sobre las aves del Parque Costero del Sur, Buenos Aires Argentina. *Nuestras Aves* 62:17–23.
- Parodi L. 1940. Distribución geográfica de los talaes de la provincia de Buenos Aires. *Darwiniana* 4:33–56.
- Pasinelli G. 2007. Nest site selection in Middle and Great Spotted woodpeckers *Dendrocopos medius* & *D. major*. Implications for forest management and conservation. *Biodiversity and Conservation* 16:1283–1298.
- Patrimonio Natural. 2012. <http://www.patrimonionatural.com/HTML/provincias/buenosaires/costerodelsur/descripcion.asp>
- Pinheiro J.C., Bates D.M., DebRoy S., Sarkar D., R Development Core Team. 2015. nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R package v. 3.1-128. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://cran.rproject.org/web/packages/nlme/index.html>
- Popper K.R. 1980. La lógica de la investigación científica. Capítulo 1. Editorial Tecnos, Madrid.
- QGIS Development Team [online]. 2018. QGIS Geographic Information System. Open

Source Foundation Project <http://qgis.osgeo.org/>

R Development Core Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing. Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing. ISBN 3-900051-07-0. Available from: <http://www.R-project.org>

Rabuffetti F.L., Reboresda J.C. 2007. Early infestation by bot flies (*Philornis seguyi*) decreases chick survival and nesting success in Chalk-browed Mockingbirds (*Mimus saturninus*). *Auk* 124:898–906.

Remsen J.V., Areta J.I., Cadena C.D., Claramunt S., Jaramillo A., et al. 2018. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. Available from: <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.htm>

Robles H., Martin K. 2014. Habitat-mediated variation in the importance of ecosystem engineers for secondary cavity nesters in a nest web. *Plos One* 9:e90071.

Rotella J.J., Dinsmore S.J., 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.

Sagarin R., Pauchard A. 2010. Observational approaches in ecology open new ground in a changing world. *Frontiers in Ecology and the Environment* 8:379–386.

Salkind N.J. 2007. Encyclopedia of measurement and statistics. SAGE Publications, New Delhi.

Salvador S.A. 2013. Reproducción del género *Colaptes* (Aves:Picidae) en Villa María, Córdoba, Argentina. *Museo Provincial de Ciencias Naturales Florentino Ameghino* 16:20–24.

Sandoval L., Barrantes G. 2006. Selección de árboles muertos por el Carpintero de Hoffmann (*Melanerpes hoffmannii*) para la construcción de nidos. *Ornitología Neotropical* 17:295–300.

Schaffer T.L. 2004. A unified approach to analyzing nest success. *Auk* 121:526–540.

Schepps J., Lohr S., Martin T.E. 1999. Does tree hardness influence nest-tree selection by primary cavity nesters? *Auk* 116:658–665.

- Schielzeth H. 2010. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution* 1:103–113.
- Scholz F.G., Bucci S.J., Goldstein G. Meinzer F.C., Franco A.C., Miralles-Wilhelm F. 2007. Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. *Plant, Cell and Environment* 30:236–248.
- Schumaker N.H. 1996. Using landscape indices to predict habitat connectivity. *Ecology* 77:1210–1225.
- Segura L.N., 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. 2011. Biología reproductiva del Cardenal Común (*Paroaria coronata*, Thraupidae) en talaes del noreste de la provincia de Buenos Aires. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Segura L.N., Reboresda J.C. 2011. Botfly parasitism effects on nestling growth and mortality of Red-crested Cardinals. *The Wilson Journal of Ornithology* 123:107–115.
- Segura L.N., 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., Masson D.A., Gantchoff M.G. 2012. Microhabitat nest cover effect on nest survival of the Red-Crested Cardinal. *The Wilson Journal of Ornithology* 124:506–512.
- Segura L.N., Reboresda J.C. 2012. Nest survival rates of Red-crested Cardinals increase with nest age in south-temperate forests of Argentina. *Journal of Field Ornithology* 83:343–350.
- Segura L.N., Jauregui A. 2018. Los talaes bonaerenses como recurso natural. Material de estudio para escuelas primarias. EDULP – UNLP, La Plata, Argentina.

- Sehgal R.N.M. 2015. Manifold habitat effects on the prevalence and diversity of avian blood parasites. *International Journal of Parasitology: Parasites and Wildlife* 4:421–430.
- Short L.L. 1972. Systematics and behavior of South American flickers (Aves: Colaptes). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 149:1–110.
- Skutch A.F. 1985. Clutch size, nesting success, and predation on nests of neotropical birds, reviewed. En: Buckley P.A., Foster M.S., Morton E.S., Ridgley R.S., Buckley F.G, eds. *Neotropical Ornithology*. Ornithological Monographs. Vol. 36, pp. 575–594.
- Sigrist T. 2009. The avis brasiliis field guide to the birds of Brazil: species accounts. Avis Brasiliis, editorial. São Paulo, Brasil.
- Sonerud G.A. 1985. Nest hole shift in Tengmalm's Owl *Aegolius funereus* as defence against nest predation involving long-term memory in the predator. *Journal of Animal Ecology* 54:179–192.
- Sosa R.A., López de Casenave J. 2016. Edge effect on bird nest predation in the fragmented caldén (*Prosopis caldenia*) forest of central Argentina: an experimental analysis. *Ecol. Res.* DOI 10.1007/s11284-016-1421-4
- Spiering D.J., Knight R.L. 2005. Snag density and use by cavity-nesting birds in managed stands of the Black Hills National Forest. *Forest Ecology and Management* 214:40–52.
- Stupino S.A., Arturi M.F., 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 de la Facultad de Agronomía* 105:37–45.
- Svagelj W.S. 2019. Brood reduction in neotropical birds: mechanisms, patterns, and insights from studies in the Imperial Shag (*Phalacrocorax atriceps*). En: Rebores J.C., Fiorini V.D., Tuero D.T. *Behavioral Ecology of Neotropical Birds*. Chapter 5. Springer, Switzerland.
- Thompson III F.R., Donovan T.M., De Graaf R.M., Faaborg J., Robinson S.K. 2002. A multi-scale perspective on the effects of forest fragmentation on birds in Eastern forests. *Studies in Avian Biology* 25:8–19.

- Tremblay J.A., Ibarzabal J., Savard J-P.L., Wilson S. 2014. Influences of old coniferous habitat on nestling growth of Black-backed Woodpeckers *Picoides arcticus*. *Acta Ornithologica* 49:273–279.
- Tjørve E., 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., Jahn A.E., Husak M.S., Roeder D.V., Masson D.A. et al. 2018. Ecological determinants of Tyrannus flycatcher nestling growth at north- and south-temperate latitudes. *Auk* 135:439–448.
- UNESCO. 2017. <http://www.unesco.org/new/es/natural-sciences/environment/ecological-sciences/biosphere-reserves/>
- van der Hoek. 2017. Southeastern orientation of entrances of Yellow-tufted Woodpecker *Melanerpes cruentatus* cavities on the Equator. *Acta Ornithologica* 52:233–238.
- Van Gelder H.A., Poorter L., Sterck F.J. 2006. Wood mechanics, allometry and life-history variation in a tropical rain forest tree community. *New Phytologist* 171:367–378.
- Vazquez M.S., Farji-Brener A.G. 2018. ¿Protegen las espinas arbustivas a los nidos de aves contra la depredación? Un análisis experimental en la estepa patagónica. *Ecología Austral* 28:496–501.
- Venables W.N., Ripley B.D. 2002. Modern applied statistics with S. Fourth edition Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0.
- Vergara P.M., Saura S., Pérez-Hernández C.G. 2015. Hierarchical spatial decisions in fragmented landscapes: modeling the foraging movements of woodpeckers. *Ecological Modelling* 300:114–122.
- Vergara-Tabares D.L., Lammertink M., Verga E.G., Schaaf A.A., Nori J. 2018. Gone with the forest: assessing global woodpecker conservation from land use patterns. *Diversity and Distributions*:1–12.

- Vierling K.T., Lorenz T.J., Cunningham P., Potterf K. 2018. Thermal conditions within tree cavities in ponderosa pine (*Pinus ponderosa*) forests: potential implications for cavity users. *International Journal of Biometeorology*.
- Wesolowski T. 2002. Anti-predator adaptations in nesting marsh tits *Parus palustris*: the role of nest-site security. *Ibis* 144:593–601.
- White D.H., King K.A., Mitchell C.A., Hill E.F., Lamont T.G. 1979. Parathion causes secondary poisoning in a Laughing Gull breeding colony. *Bull. Environm. Contam. Toxicol.* 23:281–284.
- White G.C., Burnham K.P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46:120–139.
- Wickham H. 2016. ggplot2: elegant graphics for data analysis. Springer-Verlag, New York.
- Wiebe K.L. 2001. Microclimate of tree cavity nests: is it important for reproductive success in northern flickers? *Auk* 118:412–421.
- Wiebe K.L., Swift T.L. 2001. Clutch size relative to cavity size in Northern Flickers. *Journal of Avian Biology* 32:167–173.
- Wiebe K.L. 2006. A review of adult survival rates in woodpeckers. *Ann. Zool. Fennici* 43:112–117.
- Wiebe K.L., Koenig W.D., Martin K. 2007. Costs and benefits of nest reuse versus excavation in cavity-nesting birds. *Annales Zoologici Fennici* 44:209–217.
- Wiebe K.L. 2008. Division of labour during incubation in a woodpecker *Colaptes auratus* with reversed sex roles and facultative polyandry. *Ibis* 150:115–124.
- Wiebe K.L., Slagsvold T. 2012. Parents take both size and conspicuousness into account when feeding nestlings in dark cavity nests. *Animal behaviour* 84:1307–1312.
- Wiebe K.L., Gow E.A. 2013. Choice of foraging habitat by northern flickers reflects changes in availability of their ant prey linked to ambient temperature. *Ecoscience* 20:122–130.

- Wiebe K.L., Koenig W.D., Martin K. 2007. Costs and benefits of nest reuse versus excavation in cavity-nesting birds. *Ann. Zool. Fennici* 44:209–217.
- Winkler H., Christie D.A. 2002. Family Picidae (woodpeckers). En: del Hoyo J., Elliot A., Sargatal J., eds. *Handbook of the Birds of the World, Vol. 7, Jacamars to Woodpeckers*. Lynx Editions, Barcelona.
- Winkler H., Gamauf A., Nittinger F., Haring E. 2014. Relationships of the Old World woodpeckers (Aves: Picidae): new insights and taxonomic implications. *Ann. Naturhist. Mus. Wien (B Bot. Zool.)* 116:69–86.
- Xiao H., Hu Y., Lang Z., Bohao F., Guo W., Zhang Q., Pan X., Lu X. 2017. How much do we know about the breeding biology of bird species in the world? *Journal of Avian Biology* 48:513–518.
- Zhu X., Srivastava D.S., Smith J.N.M., Martin K. 2012. Habitat selection and reproductive success of Lewis's Woodpecker (*Melanerpes lewis*) at its northern limit. *PLoS ONE* 7:e44346.
- Zufiaurre E., Abba A., Bilenca D., Codesido M. 2016. Role of landscape elements on recent distributional expansion of European Starlings (*Sturnus vulgaris*) in agroecosystems of the Pampas, Argentina. *Wilson Journal of Ornithology* 128:306–313.