



Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo

Biología reproductiva de la Cachirla Pálida
(Aves: Motacillidae) en pastizales del noreste
de la provincia de Buenos Aires con uso
ganadero extensivo



Lic. Martín Alejandro Colombo

Directores: Luciano Noel Segura y Diego Montalti

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

«El biólogo es, en primer lugar, el profesional del asombro y de la contemplación del mundo natural. Para él un ser vivo, además de un material de trabajo y medio de subsistencia, constituye un verdadero tesoro, una obra de arte única que admira y le deleita. Muchos fenómenos naturales que no llaman en absoluto la atención al profano, que no ve en ellos más que algo trivial, o algo curioso, para el biólogo constituyen auténticas «exhibiciones» llenas de significado, cargados de un mensaje profundo: se siente llamado a conocer, o al menos a adentrarse en el misterio de la vida».

El profesional de la Biología- Luis Montuenga Badía

Ilustración de portada: Martín Colombo.

AGRADECIMIENTOS

Si bien esta tesis me indica como autor, la misma no hubiera sido posible sin el apoyo de una gran cantidad de personas. Agradezco a todas las listadas a continuación han contribuido de uno u otro modo a la concreción de ésta, ya sea en mis primeros años como estudiante de biología o en esta última instancia de optar por el título de doctor. Y a muchas otras más no listadas por falta de memoria o porque su nombre nunca supe.

En primer lugar, a mis viejos, Carlos y Julia, de quiénes recibí todo el apoyo a todos los niveles posibles, desde que salí por primera vez al mundo hasta hoy. Al Pico, al Tío y al resto de mi familia, cuyos consejos, compañía y recuerdos siempre me motivaron a seguir adelante.

A Luciano, quien ha sido un gran consejero desde la primera vez que fue a dar una charla al colegio hasta que terminé la escritura de este trabajo. Con quien compartí además incontables mates en el campo, alegrías y frustraciones.

A Diego, quien me abrió las puertas de la Sección Ornitología del Museo de La Plata y me apoyó desde que empecé, antes de ser un pasante, hasta terminar esta tesis.

Al Flaco y Adri, por su compañía, ayuda y charlas dentro del laboratorio y en el campo, quienes compartieron las mismas vivencias con sus propias tesis y de quienes aprendí mucho más de lo que puedo citar con fechas y páginas.

A María Luisa y Teté, por hacerme sentir bienvenido en Luis Chico, aguantarme en campo con todos mis pedidos, quejas y lamentos; y por esos hermosos paseos a caballo.

A Colin, Chris, Brandon, Ariel, Tom, Anneke, Andreas, Marc, Alex, Sam, Ali, Ben, Katie y Katelyn, quienes vinieron voluntariamente de distintos lugares del mundo con ganas

de aprender, enseñar y compartir una pasión innata por la naturaleza. Y a Lau que vino con los mismos objetivos, pero de la misma facu.

A Katelyn nuevamente, por mostrarme que lo que para mí ya era rutinario, en realidad es algo emocionante que no muchos tienen la posibilidad de hacer.

A los cumpas de la FCNyM, que se han mantenidos firmes y consolidados desde que nos reunió estadística en segundo año, y siguen igual que siempre ayudando, apoyando moralmente y compartiendo las inquietudes del grado y el posgrado.

A Facu, por ser mi consultor de estadística y R personal, y por la compañía en casi silencio durante varios años de escritorio.

A los demás compañeros que han pasado por la Sección Ornitología, Andrés, Natalia, el Stone, Ale, Magalí, Dani, Lucía, Pachi, Lucas, Maila y Michelle, con quienes compartimos almuerzos, mates, cafés y charlas varias sobre ornitología.

A los chicos del Nacio, cuyas juntadas eternas en lo de Rodo a comer y a charlar de la vida se extrañan.

A Alexandra Elbakyan, que usó sus conocimientos adquiridos para que nadie más tuviera que enfrentarse a la barrera de la desigualdad en el sistema científico mundial.

Al grupo extensionista Talares, con quienes aprendí y compartí una cantidad de momentos inolvidables en la comunidad de Punta Indio.

A Ubaldo Duberti, por ese aprendizaje mutuo sobre pintura y aves.

A todas las personas aleatorias que aparecían manejando por el camino para llevarme y traerme desde el pueblo al campo y viceversa, y compartían charlas de sus vidas.

Al pueblo argentino, quienes con sus aportes hicieron posible que me dedicara a lo que fue un sueño por muchos años.

A la Universidad Nacional de La Plata, y a toda la Universidad pública.

Contenido

RESUMEN.....	7
ABSTRACT	9
CAPÍTULO 1 – INTRODUCCIÓN Y MARCO TEÓRICO	11
INTRODUCCIÓN.....	12
JUSTIFICACIÓN DEL OBJETO DE ESTUDIO SELECCIONADO	15
OBJETIVOS GENERALES	18
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	18
HIPÓTESIS GENERALES.....	18
ORGANIZACIÓN DE LA TESIS.....	20
CAPÍTULO 2 – ÁREA DE ESTUDIO Y METODOLOGÍA GENERAL.....	21
ÁREA DE ESTUDIO	22
METODOLOGÍA GENERAL DEL TRABAJO DE CAMPO	27
MARCO CONCEPTUAL DEL ANÁLISIS DE DATOS	32
CAPÍTULO 3 – PARÁMETROS BÁSICOS DE LA BIOLOGÍA REPRODUCTIVA	34
INTRODUCCIÓN.....	36
MÉTODOS	38
RESULTADOS	41
DISCUSIÓN.....	47
CAPÍTULO 4 – TERRITORIOS DE CRÍA Y SELECCIÓN DE LOS SITIOS DE NIDIFICACIÓN	51
INTRODUCCIÓN.....	52
MÉTODOS	55
RESULTADOS	58
DISCUSIÓN.....	63
CAPÍTULO 5 – TASAS DE SUPERVIVENCIA DIARIA DE NIDOS.....	67
INTRODUCCIÓN.....	69

MÉTODOS	72
RESULTADOS	76
DISCUSIÓN.....	79
CAPÍTULO 6 – CURVAS DE CRECIMIENTO DE PICHONES.....	84
INTRODUCCIÓN.....	85
MÉTODOS	88
RESULTADOS	92
DISCUSIÓN.....	99
ANEXOS	111
REFERENCIAS	115

RESUMEN

Esta tesis tuvo como objetivos principales estudiar la biología reproductiva de la Cachirla Pálida (*Anthus hellmayri*, Aves: Motacillidae) y evaluar la influencia de distintas características del hábitat sobre su éxito reproductivo y el crecimiento de los pichones. Particularmente, se describieron los parámetros básicos de la nidificación, se estimó el tamaño de los territorios de cría, se determinaron las características seleccionadas para establecer los sitios de nidificación, se analizó el porcentaje de éxito de los nidos y sus tasas de supervivencia diaria (TSD), y se construyeron modelos con distintas variables explicativas para evaluar su influencia sobre la TSD. Por otra parte, se obtuvieron las curvas de crecimiento de los pichones y se analizó cómo fueron afectadas por variables del hábitat, climáticas y propias del nido. El área de estudio consistió en un pastizal con uso ganadero extensivo localizado en la Pampa Deprimida, noreste de la provincia de Buenos Aires, Argentina. Se encontraron 93 nidos entre las tres temporadas de estudio (2017-2018, 2018-2019 y 2019-2020). La temporada reproductiva tuvo una extensión de casi cinco meses, desde fines de septiembre hasta mediados de febrero, con un pico máximo de nidos activos entre noviembre y diciembre. Los nidos estuvieron ubicados sobre el nivel suelo, con una altura máxima de 6,9 cm hasta el borde superior del nido. El tamaño modal de puesta fue de cuatro huevos (rango = 3-5 huevos), registrándose por primera vez puestas de cinco huevos para la especie. El período de incubación promedio fue de 13,5 días y los pichones permanecieron en el nido 11,5 días luego de nacer. No se registró parasitismo de cría por parte del Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*). El 28 % de los nidos tuvo éxito, y la depredación fue la principal causa de fracaso (80 % de los fracasos), seguida por abandonos inducidos por lluvias (9,2 % de los fracasos). La supervivencia de huevos fue de 98 % y la supervivencia de pichones 90 %. Los territorios de cría tuvieron un radio promedio de 43 m y una superficie de 0,6 has. La mayoría de los nidos se ubicó en pastizales dominados por flechillas (*Nasella* spp.) (53,3 %), seguidos por pastizales mixtos de carquejas (*Baccharis* spp.) y flechillas (39,1 %), y en último lugar pastizales bajos de canutillos (*Paspalidium* spp., *Leersia hexandra*) (7,6 %), lo cual difirió de la superficie disponible de cada tipo de pastizal en el sitio de estudio. La Cachirla Pálida seleccionó la ubicación de sus nidos en lugares a más de 50 m de los bordes de pastizal. Dentro del territorio de cría, seleccionó sitios con mayor obstrucción visual superior y obstrucción horizontal baja a intermedia con respecto a lo disponible en el ambiente. Con respecto a la supervivencia de nidos, la TSD estimada fue de $0,9106 \pm 0,0102$, arrojando una probabilidad de éxito estimada

para un nido promedio del 7,4 % (considerando un ciclo de 27,8 días desde la puesta hasta el volantoneo). La TSD varió de forma cuadrática con la edad del nido, disminuyendo hacia la eclosión y luego aumentando hasta la fecha de volantoneo. También estuvo asociada negativamente con la distancia a los bordes de parches aislados de bosque, y fue mayor en los nidos con entrada lateral (cubiertos con una mata de pasto en la parte superior) que en aquellos con entrada vertical (inmersos en una mata, accesibles desde arriba). La variación en función de la edad del nido podría deberse a un incremento de la vulnerabilidad del nido frente a predadores a medida que progresa la incubación y se acumulan olores en el nido, lo que los hace más fáciles de encontrar; mientras que luego de la eclosión, los adultos invierten cada vez mayor energía en la defensa y cuidado del nido. La influencia de la distancia a los bordes de parches de bosque fue contraria a lo esperado según la hipótesis del “efecto borde”, que predice que en los ecotonos la diversidad de depredadores es mayor. Es posible que la Cachirla Pálida se vea principalmente afectada por depredadores propios del pastizal abierto. Las curvas de crecimiento de pichones mostraron que la Cachirla Pálida tuvo un crecimiento rápido del tarso, que alcanzó el tamaño adulto alrededor de los 10 días de edad. Los modelos con variables explicativas indicaron que la temperatura diaria promedio aceleró las tasas máximas de crecimiento del tarso y masa corporal, a costa de un menor tamaño asintótico al abandonar el nido. Además, el pichón más joven de cada nido tuvo menor masa corporal al volantonear que sus hermanos nacidos un día antes. Las tasas de crecimiento rápidas podrían suponer una ventaja frente al alto riesgo de depredación, ya que les posibilita abandonar el nido precozmente ante amenazas. La influencia de la temperatura fue compleja y es posible que haya diferentes mecanismos directos o indirectos implicados. Este estudio es el primero en describir detalladamente la nidificación de la Cachirla Pálida basado en un monitoreo sistemático de nidos durante varias temporadas. Además, es uno de los primeros en aportar datos sobre la nidificación y éxito reproductivo de un motacílido en el Neotrópico, y es uno de los pocos que relaciona el éxito de un ave de pastizal con variables del hábitat en la Pampa Deprimida.

Palabras clave: biología reproductiva, pastizales, Pampa Deprimida, Motacillidae, supervivencia de nidos, curvas de crecimiento

ABSTRACT

The main objectives of this thesis were to study the reproductive biology of Hellmayr's Pipit (*Anthus hellmayri*, Aves: Motacillidae) and to evaluate the influence of habitat characteristics on its reproductive success. In particular, the objectives were to describe the basic breeding parameters, to obtain the size of the breeding territories, to determine which habitat characteristics were selected to establish nest sites, to calculate nest success rates and daily survival rates (DSR), and to build models with explanatory variables to assess their influence on DSR. Additionally, growth curves were obtained from nestlings to evaluate how they were affected by habitat, climatic, and nest-specific features. The study area consisted of a grassland used for extensive cattle-grazing located in the Flooding Pampa, north-eastern Buenos Aires province, Argentina. Ninety-three nests were found over the three study seasons (2017-2018, 2018-2019 and 2019-2020). The breeding season spanned for almost five months, from late September to mid-February, with a peak of active nesting attempts occurring between November and December. Nests were located at ground level, with a maximum height of 6.9 cm at the upper rim. The modal clutch size was four eggs (range = 3-5 eggs), and clutches of five eggs were recorded for the first time in the species. The average incubation period was 13.5 days and the chicks stayed in the nest for 11.5 days after hatching. There were no events of brood parasitism by Shiny Cowbirds (*Molothrus bonariensis*). The rate of nest success was 28 %, and predation was the main cause of failure (80 % of failures), followed by abandonment induced by rainfall (9.2 % of failures). Egg survival was 98 % and chick survival was 90 %. Breeding territories had a mean radius of 43 m and an area of 0.6 ha. The majority of nests were located in grasslands dominated by tussockgrass (*Nasella* spp.) (53.3 %), followed by mixed grasslands with baccharis (*Baccharis* spp.) and tussockgrass (39.1 %), and lastly short grasslands dominated by cutgrasses (*Paspalidium* spp., *Leersia hexandra*) (7.6 %), which differed from the available area of each grassland type at the study site. The Hellmayr's Pipit selected nest sites farther than 50 m away from grassland edges. Within their breeding territory, they selected sites with greater upper visual obstruction and low to intermediate horizontal obstruction compared to what was available in the habitat. Regarding nest survival, the estimated DSR was 0.9106 ± 0.0102 , yielding a probability of success for each nest of 7.4 % (considering a cycle of 27.8 days from egg-laying to fledging). TSD varied with nest age following a quadratic trend, decreasing towards hatching and then increasing towards fledging. It was also negatively associated with distance from edges of isolated patches of forest,

and it was higher in nests with a lateral entrance (covered from the top by a grass clump) than in those with a vertical entrance (located within a clump and accessible from the top). The variation of TSD with nest age could be related to an increase in the vulnerability of nests as incubation progresses and odors accumulate, making them easier for predators to find, whereas after hatching, adults invest more energy in protecting their nests. The influence of distance from forest edges was contrary to that expected according to the "edge effect" hypothesis, which predicts that predator diversity is higher in the ecotones. It is possible that the Hellmayr's Pipit is mostly affected by predators that search for food in open grasslands. Growth curves showed rapid growth of the tarsus, which reached adult size around 10 days after hatching. Models with explanatory variables indicated that average daily temperature accelerated the maximum growth rates of the tarsus and body mass, at the cost of a smaller asymptotic size at the moment of fledging. In addition, the youngest nestling in each nest had lower body mass than its siblings born a day before. Rapid growth could be advantageous due to the high predation risk, as it enables nestlings to leave the nest early if threatened. The influence of daily temperatures was complex and it is possible that a variety of direct and indirect mechanisms are involved. This study is the first to describe in detail the nesting of the Hellmayr's Pipit based on systematic nest monitoring over several seasons. It is also one of the first to provide data on the nesting and reproductive success of a Motacillid in the Neotropics and is one of the few to relate the success of a grassland bird to habitat variables in the Flooding Pampa.

Keywords: breeding biology, grasslands, Flooding Pampa, Motacillidae, nest survival, growth curves

CAPÍTULO 1 – INTRODUCCIÓN Y MARCO TEÓRICO

RESUMEN

En este capítulo se presentan los antecedentes que dan relevancia al estudio de la biología reproductiva de la especie de estudio, en el contexto de los cambios que los pastizales sufren desde tiempos históricos a partir de los diversos usos antrópicos que se les da. También se resume el conocimiento previo de la Cachirla Pálida y del género *Anthus* en general, con énfasis en los vacíos de conocimiento en la ecología de la fauna nativa de los pastizales de la Pampa Deprimida. También se plantean los principales objetivos e hipótesis a poner a prueba en los análisis a lo largo de la tesis.

INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas de pastizal cubren un amplio porcentaje de la superficie terrestre, abarcando entre el 31 y 42 % del área total (Gibson 2009; Azpiroz *et al.* 2012). Desde tiempos históricos, los pastizales proveen servicios ecosistémicos al ser humano, tanto como lugar de asentamiento como para la producción de alimentos y otros recursos basados en la cría de animales o cultivo de plantas (Sala & Paruelo 1995; White *et al.* 2000; Baldi *et al.* 2006). Esta larga y continua historia de uso ha llevado en todos los continentes a un sostenido proceso de transformación de los pastizales, conservándose poco registro de la biodiversidad y sus cambios hasta épocas relativamente recientes (Knopf 1994; Williams *et al.* 2005; Kang *et al.* 2007; Miñarro & Bilenca 2008; Egoh *et al.* 2011; Habel *et al.* 2013). Además, el uso de estos ambientes produce cambios en el flujo de materia orgánica, agua y microbiota del suelo (Berhongaray *et al.* 2013; Trivedi *et al.* 2016), lo que afecta su sustentabilidad a largo plazo (Sattari *et al.* 2016). Por otra parte, el uso agrícola modifica drásticamente las características del suelo y de la vegetación, lo que transforma la respuesta de los pastizales a eventos climáticos, como las sequías (Souther *et al.* 2020) y los incendios (Davies *et al.* 2016). Sumado a esto, como los pastizales están muy ligados a las condiciones meteorológicas, son particularmente vulnerables al cambio climático global (Cleland *et al.* 2006; Gang *et al.* 2014).

Se estima que en la actualidad aproximadamente el 70 % de los pastizales a nivel mundial ha sido transformado por el ser humano (White *et al.* 2000). Si bien todos los ambientes calificados como pastizal (praderas, sabanas, estepas, estepas arbustivas, tundra) han sufrido directa o indirectamente un grado de transformación antrópica, los pastizales templados en América han sido los más afectados, conservándose sin cultivar o urbanizar apenas alrededor del 15 % de su extensión (White *et al.* 2000; Gibson 2009).

Particularmente en Sudamérica, menos del 21 % de la superficie de pastizal permanece sin ser usada por la industria agropecuaria (Gibson 2009). La región Pampeana en Argentina se encuentra entre los ambientes más modificados del mundo, quedando los pastizales naturales relegados a zonas donde las condiciones de suelo y precipitaciones no favorecen la agricultura a gran escala (Baldi *et al.* 2006). Sin embargo, estas limitaciones que han sostenido la existencia de fragmentos aislados de pastizal nativo son cada vez menores debido al avance y accesibilidad de nuevas tecnologías (Herrera *et al.* 2009). Esto ha provocado una homogeneización de áreas cada vez más grandes, afectando gravemente la biodiversidad de los pastizales

originales (Medan *et al.* 2011), mientras que una mínima proporción de estos ambientes se encuentra protegida legalmente (Miñarro & Bilenca 2008; Azpiroz *et al.* 2012). A su vez, la gran mayoría de los pastizales naturales restantes son utilizados como áreas de pastoreo con distinta intensidad (Isacch & Cardoni 2011; Vaccaro *et al.* 2020). Este es el caso de gran parte de la Pampa Deprimida, una sub-región del pastizal Pampeano que, aunque no ha sido completamente reemplazada por cultivos debido a sus pobres propiedades de drenaje, desde hace siglos se utiliza como pasturas semi-naturales para pastoreo extensivo del ganado bovino (Matteucci 2012). Sin embargo, en las últimas décadas ha sufrido un aumento considerable del reemplazo de pastizales naturales por pasturas exóticas de mayor valor nutricional para el ganado (Agra *et al.* 2015), lo que hace que los pastizales nativos estén cada vez menos representados. Considerando la poca protección de los pastizales nativos remanentes y que se encuentran en constante proceso de cambio, el conocimiento de su funcionamiento y biodiversidad se torna de suma importancia para promover su conservación.

Durante las últimas décadas, las aves de pastizal han recibido especial atención debido a notables declinaciones en la población de muchas especies en todo el mundo (Di Giacomo *et al.* 2010; Azpiroz *et al.* 2012; Rosenberg *et al.* 2019). Dentro del pastizal pampeano, muchas especies características han desaparecido por completo de las zonas que han sido reemplazadas por cultivos, por lo que los pastizales ganaderos de la Pampa Deprimida representan hábitats de gran valor de conservación para ellas (Codesido *et al.* 2012, 2013). Gran parte de la dinámica poblacional de las aves está directamente relacionada con su éxito reproductivo, pudiendo asociarse muchas caídas poblacionales a un bajo éxito reproductivo (i.e., cantidad de nidos exitosos) (Newton 2004; Xiao *et al.* 2017). Muchas aves de pastizal se han visto negativamente afectadas en este sentido por la fragmentación de su hábitat (Pretelli *et al.* 2015), es decir, la reducción del área total de un ambiente que resulta en fragmentos de menor extensión con mayor proporción de bordes o ecotono (Herkert *et al.* 2003; Stephens *et al.* 2004). De manera general, las especies que usan los pastizales fragmentados como sitios de nidificación ven su éxito reproductivo afectado por la reducción de sitios aptos para nidificar, la disminución de ítems presa para alimentar a sus crías y el aumento en la abundancia de ciertos depredadores que se ven favorecidos por las prácticas agrícolas o ganaderas (Zalba & Cozzani 2004; Lloyd & Martin 2005).

Entre las variables específicas del hábitat que afectan el éxito reproductivo, algunos estudios han demostrado que puede verse reducido por la cercanía a los

bordes de hábitat (por ejemplo Jensen & Finck 2004; Patten *et al.* 2006). Sin embargo, estos patrones en aves de pastizal no están tan bien definidos como para especies de otros hábitats, hallándose resultados muy variados (Fletcher, Jr. *et al.* 2007; Jones & White 2012; Keyel *et al.* 2013). Esta falta de patrones puede deberse a la falta de estudios que consideren múltiples escalas (Stephens *et al.* 2004) y a la falta de información sobre los depredadores de nidos en pastizales (Benson *et al.* 2013). Para las aves que nidifican sobre el suelo, otro factor importante es la altura y densidad de la vegetación alrededor del nido, debido a que dependen en gran parte del ocultamiento frente a depredadores, o de la capacidad de ver su entorno para detectarlos a tiempo (Jones & Dieni 2007; Colombelli-Négrel & Kleindorfer 2009). En este sentido, el pastoreo ganadero, si bien en intensidad moderada no reemplaza el paisaje en su totalidad (Isacch & Cardoni 2011), altera la estructura y composición de la vegetación (Cardoni *et al.* 2012), favorece la presencia de algunos depredadores (Grande *et al.* 2018) y parásitos de cría (Chace *et al.* 2005). Además, tiene un riesgo implícito de pisoteo de nidos (Fondell & Ball 2004; Bleho *et al.* 2014).

Además de modificar el éxito reproductivo, las características del hábitat pueden actuar directamente sobre el crecimiento de los pichones durante el período de cría (Bueno-Enciso *et al.* 2016; Segura *et al.* 2019). Las aves de pastizal alteran su patrón de búsqueda de alimento frente a cambios en su disponibilidad cerca del nido (Lloyd & Martin 2005). La disponibilidad de su alimento es afectada por modificaciones en la vegetación producto de la actividad del pastoreo (Dennis *et al.* 2008; Evans *et al.* 2015) o la aplicación de pesticidas (Howe *et al.* 1996). A su vez, éste puede verse afectado por condiciones climáticas (Sauve *et al.* 2021) y variables temporales (Kosicki & Indykiewicz 2011). En general, se supone que las presas de aves insectívoras son más accesibles en momentos cálidos y húmedos, mejorando tanto la condición física de los adultos como el crecimiento de los pichones (Sauve *et al.* 2021). Las variaciones en el crecimiento de los pichones tienen efectos en su supervivencia fuera del nido y, por consiguiente, en la población total (Sauve *et al.* 2021).

En la región Pampeana, las transformaciones producto de la urbanización y las prácticas agrícola-ganaderas ha llevado a la disminución en rango y abundancia de una gran variedad de aves de pastizal (Crego & Macri 2009; Codesido & Bilenca 2011). Mientras este estado de transformación continúa, los conocimientos sobre la biología reproductiva de las aves de pastizal en la región Pampeana son en general escasos (Azpiroz *et al.* 2012; Pretelli *et al.* 2015) y aún hay pocos estudios que evalúen efectos de la transformación del hábitat sobre su éxito reproductivo (Pretelli *et al.* 2015). En esta tesis se estudió una población reproductiva de la Cachirla Pálida

Anthus hellmayri (Aves: Motacillidae), que nidifica en pastizales del noreste de la provincia de Buenos Aires. Brevemente (en el Capítulo 2 se provee una descripción detallada del área de estudio), estos pastizales pertenecen al complejo de la Pampa Deprimida, caracterizada por un relieve muy plano, baja altura sobre el nivel del mar y un clima templado sub-húmedo, con abundantes lluvias entre invierno y primavera capaces de provocar extensos anegamientos (Matteucci 2012). La principal actividad desarrollada sobre estos pastizales es la ganadería extensiva (Herrera *et al.* 2009). Esta zona de la provincia también incluye remanentes de una de las pocas comunidades boscosas nativas de la región, conocidas como Talares (Arturi & Goya 2004). Por otra parte, la región ha sido intensamente modificada por la urbanización y la introducción de especies vegetales exóticas (Matteucci 2012), lo que provoca que un conjunto de especies de aves se encuentra bajo algún grado de amenaza de conservación (Azpiroz *et al.* 2012). Trabajos previos en diversos pastizales cercanos al área de estudio de esta tesis han encontrado que el éxito reproductivo de algunas especies fue afectado negativamente por el manejo agrícola-ganadero más intensivo (Cozzani & Zalba 2009; Cardoni *et al.* 2012) y por la fragmentación del hábitat (Pretelli *et al.* 2015). Aun así, hay pocos estudios sobre la reproducción y el éxito reproductivo de los passeriformes que nidifican a nivel del suelo en pastos bajos o medios, como los motacílidos. Este estudio presenta por primera vez una descripción detallada de la biología reproductiva de la Cachirla Pálida, analizando la selección de sus sitios de nidificación y evaluando diversos factores que afectan a su éxito reproductivo y las tasas de crecimiento de pichones.

JUSTIFICACIÓN DEL OBJETO DE ESTUDIO SELECCIONADO

La familia Motacillidae es un grupo cosmopolita con 66 especies de aves principalmente insectívoras, que en su mayoría habitan hábitats abiertos o semiabiertos y nidifican en el suelo (Winkler *et al.* 2020). En el Neotrópico cuenta sólo con representantes del género *Anthus* (i.e., “cachirlas”) cuya taxonomía aún es objeto de discusión, dado las grandes similitudes visuales entre los taxones y la amplia distribución de algunas especies o subespecies (Voelker 1999; Van Els & Norambuena 2018). En Argentina sólo se encuentran ocho especies, cuya biología reproductiva es en gran parte desconocida (Casañas 1997; Freitas & Francisco 2012; Winkler *et al.* 2020). Hay cinco especies presentes en pastizales de la provincia de Buenos Aires (Narosky & Yzurieta 2010), aunque éstas presentan algunas diferencias sutiles en cuanto al hábitat que utilizan (Raimilla *et al.* 2012; Winkler *et al.* 2020). Muestreos

preliminares en el sitio de estudio sugirieron que, si bien cuatro especies están bien representadas, la Cachirla Pálida es la más abundante en la zona. El estudio de su biología reproductiva permitirá ampliar la información disponible sobre su historia de vida, mientras que la evaluación de las características del hábitat que afectan a su éxito reproductivo será de gran importancia de cara a la conservación y manejo de pastizales que son sitios de nidificación para ésta y otras especies con hábitos reproductivos similares.

Género *Anthus* Bechstein, 1805: se compone de alrededor de 43 especies distribuidas en todo el mundo, entre las cuales hay un grupo probablemente monofilético que incluye a todas las especies de Neotrópico (Voelker 1999; Van Els & Norambuena 2018). La diversidad de especies y subespecies en Sudamérica (25 entidades taxonómicas) se habría visto favorecida por el variado mosaico de pastizales presente en el continente (Norambuena *et al.* 2018). Son aves mayormente terrícolas, que se alimentan de insectos que capturan a nivel del suelo. Poseen coloración críptica, haciendo más fácil su identificación mediante su llamativo despliegue territorial, que incluye combinaciones vuelos y vocalizaciones propias de cada especie (Winkler *et al.* 2020). Construyen nidos escondidos entre el pasto a nivel del suelo, cuyos huevos son incubados sólo por las hembras y los pichones alimentados por ambos padres (Freitas & Francisco 2012; De La Peña 2013; Winkler *et al.* 2020). Si bien sus costumbres sugieren que algunas cachirlas pueden verse favorecidas por la propagación de pastizales cortos asociada a la actividad ganadera (Isacch & Cardoni 2011, pero ver Zalba & Cozzani 2004), hay muy pocos estudios sobre su éxito reproductivo en estos ambientes, en gran parte debido a la dificultad de hallar nidos y la baja densidad a la que éstos se encuentran (Cozzani & Zalba 2009).

Cachirla Pálida *Anthus hellmayri* Hartert, 1909 (Figura 1.1): esta especie se distribuye de forma discontinua en la región neotropical, dividida en tres grandes bloques que conforman 3 subespecies: *A. h. hellmayri*, habita en el Altiplano y Andes centrales, *A. h. brasiliensis* en el este-sudeste de Brasil, este de Uruguay y centro-este de Argentina, y *A. h. dabbenei* en el sudoeste de Argentina a lo largo la cordillera de los Andes desde Neuquén hasta Santa Cruz, incluyendo partes del territorio Chileno (Tyler *et al.* 2020; Figura 1.1). La Cachirla Pálida suele habitar pastizales más altos y secos que otras especies de cachirlas simpátricas (Raimilla *et al.* 2012), y se diferencia de ellas principalmente por su comportamiento, ya que realiza un despliegue territorial relativamente corto y a menor altura, además de ser la única que canta desde perchas (Tyler *et al.* 2020). En Argentina, su distribución ha sido objeto de debate hasta hace algunos años, en gran parte debido a incertidumbres en la

identificación de ejemplares (Casañas 1997). Su biología reproductiva es en gran parte desconocida, con sólo unos pocos registros de nidos a lo largo de su extensa área de distribución (Casañas 1997). Estos son construidos con pastos y poseen un diámetro de hasta 9 cm, y una profundidad de 5,5 cm, mientras que el tamaño de puesta registrado es de hasta 3 huevos (De La Peña 2013; Figura 1.2).

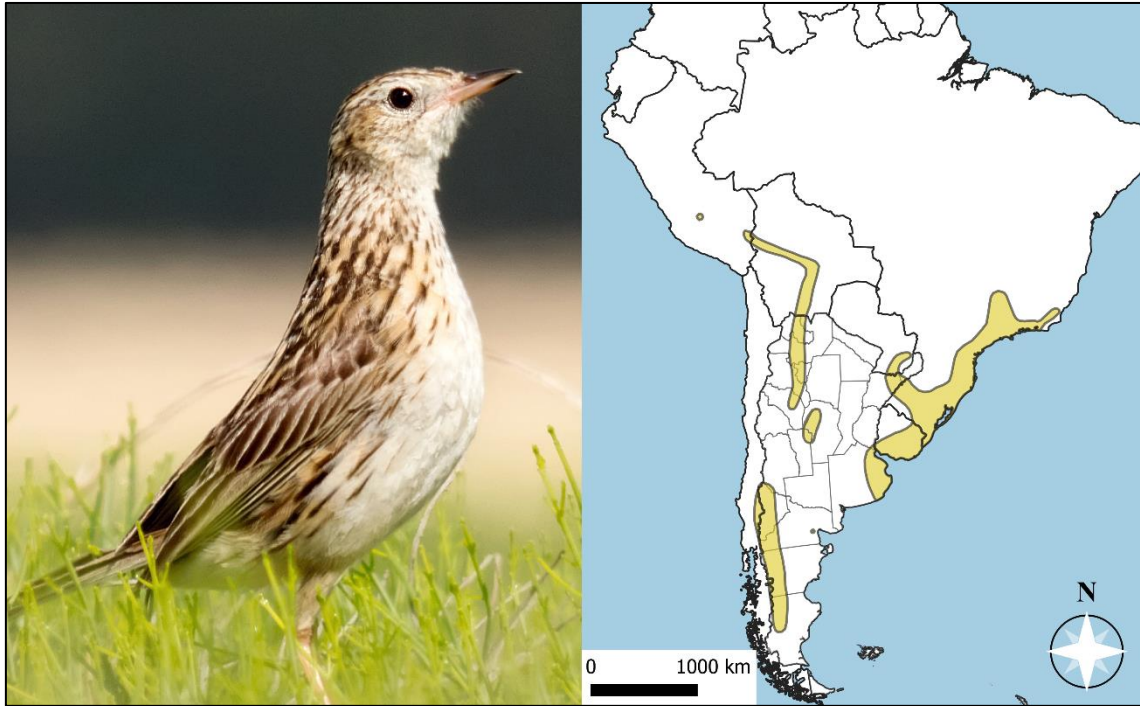


Figura 1.1- Cachirla Pálida *Anthus hellmayri* (izquierda) y mapa de distribución de la especie (derecha). Foto: Martín Colombo.

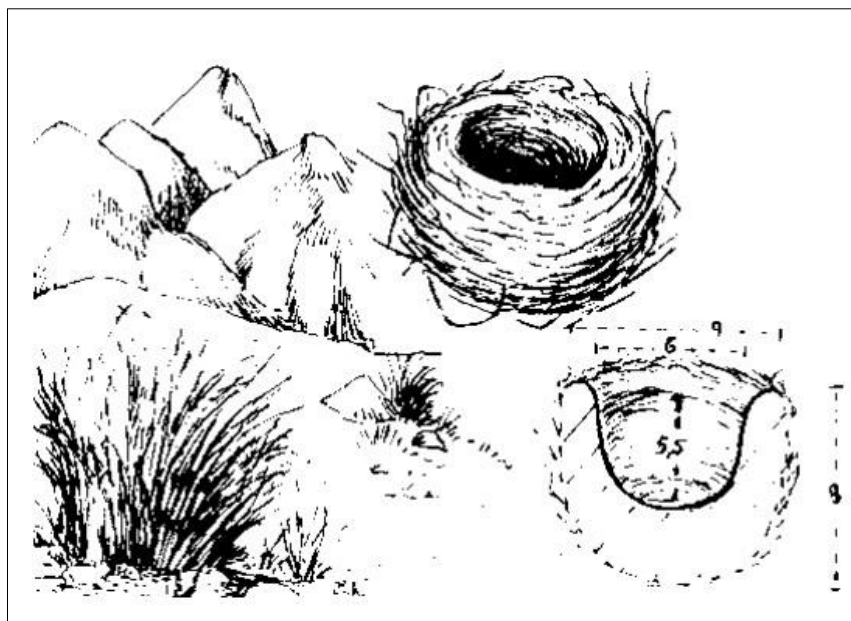


Figura 1.2- Esquema del nido de la Cachirla Pálida según De La Peña (2013).

Su estado de conservación actual se considera como “preocupación menor”, aunque no cuenta con estimaciones poblacionales de ningún tipo (BirdLife International 2018).

OBJETIVOS GENERALES

La presente tesis tiene como objetivos generales caracterizar los aspectos básicos de la biología reproductiva de la Cachirla Pálida, incluyendo una descripción detallada de los sitios utilizados para nidificar, e identificar las variables del ambiente que puedan tener influencia sobre su éxito reproductivo, en base a una población que se reproduce en un pastizal natural con uso ganadero extensivo en el partido de Punta Indio, provincia de Buenos Aires.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 1- Caracterizar la biología reproductiva de la Cachirla Pálida en relación a sus principales variables reproductivas (extensión de la temporada reproductiva, tamaño de puesta, período de incubación, permanencia de los pichones en el nido, supervivencia de pichones, éxito reproductivo aparente y supervivencia de nidos).
- 2- Caracterizar los sitios de nidificación de la Cachirla Pálida, evaluando la selección de los mismos en base a características físicas del pastizal a escalas de territorio de cría y de sitio de estudio.
- 3- Evaluar las variables del hábitat y temporales que puedan tener influencia sobre la supervivencia de nidos de la Cachirla Pálida.
- 4- Caracterizar las curvas de crecimiento de los pichones de la Cachirla Pálida y evaluar las variables de hábitat, climáticas y temporales que las afectan.

HIPÓTESIS GENERALES

Este trabajo de tesis doctoral parte de un conjunto de hipótesis y predicciones generales. A partir del Capítulo 4, estas hipótesis serán desarrolladas y profundizadas en relación a los antecedentes específicos que se presentan en cada capítulo.

-Hipótesis 1: la Cachirla Pálida selecciona sitios de nidificación con mayor cobertura de vegetación dentro de sus territorios, debido a que estos sitios proveen protección visual contra depredadores.

- Predicción 1: se espera que los nidos tengan mayor cobertura de vegetación que los sitios disponibles en su territorio.

-Hipótesis 2: la Cachirla Pálida selecciona sitios de nidificación lejos de los bordes de pastizal, debido a que cerca de los bordes de hábitat hay mayor diversidad de depredadores y menor abundancia de alimento que en el interior del mismo.

- Predicción 2: se espera encontrar mayor cantidad de nidos en sitios alejados de los bordes del pastizal que lo esperado por azar.

-Hipótesis 3: a escala de sitio de estudio, el éxito reproductivo se ve afectado por la cercanía a los bordes del pastizal, principalmente porque el ecotono tiene una mayor diversidad de depredadores.

- Predicción 3: se espera que el éxito reproductivo sea mayor en nidos alejados de los bordes del pastizal que lo esperado por azar.

-Hipótesis 4: a escala de territorio de cría, el éxito reproductivo se ve favorecido por el ocultamiento visual del nido, porque dificulta ser encontrado por depredadores.

- Predicción 4: se espera que los nidos más ocultos entre la vegetación tengan mayor probabilidad de éxito que aquéllos más expuestos.

-Hipótesis 5: el pastoreo vacuno en gran intensidad disminuye el éxito reproductivo y la abundancia de alimento, debido a los efectos del pisoteo y el forrajeo sobre la cobertura de vegetación y la disponibilidad de alimento.

- Predicción 5.a: se espera que el éxito reproductivo sea menor en potreros con mayor carga ganadera.
- Predicción 5.b: se espera que las tasas de crecimiento de los pichones sean menores en potreros con mayor carga ganadera.

-Hipótesis 6: los días cálidos y lluviosos favorecen el crecimiento de los pichones de Cachirla Pálida, debido a que aumentan la abundancia de artrópodos utilizados como alimento.

- Predicción 6: se espera que los pichones tengan tasas de crecimiento más rápidas en días con mayor temperatura ambiente y precipitaciones.

ORGANIZACIÓN DE LA TESIS

Esta tesis está organizada en siete capítulos. En el presente capítulo se presentó el marco general del estudio, la especie de estudio y los objetivos, hipótesis generales y predicciones que guían el desarrollo del estudio. En el Capítulo 2 se describe el área de estudio, centrado en los pastizales incluidos en la búsqueda de nidos y su representación de toda la sub-región de la Pampa Deprimida. Además, se detalla la metodología general de búsqueda y monitoreo de nidos y el marco conceptual del análisis de los datos. En el Capítulo 3 se presentan los datos básicos de la biología reproductiva de la especie, incluyendo la proporción de nidos exitosos y sus causas de fracaso. En el Capítulo 4 se describen los territorios y sitios de nidificación de la Cachirla Pálida, analizando qué variables son seleccionadas con respecto al hábitat disponible. En el Capítulo 5 se evalúa la relación entre variables temporales y del hábitat con las tasas de supervivencia diaria de los nidos. En el Capítulo 6 se caracterizan las curvas de crecimiento de los pichones haciendo estimaciones de sus principales parámetros, para posteriormente evaluar la influencia de las variables del hábitat y variables específicas del nido sobre las mismas. En el Capítulo 7 se integra una discusión general y conclusiones globales de la tesis.

CAPÍTULO 2 – ÁREA DE ESTUDIO Y METODOLOGÍA GENERAL

RESUMEN

En este capítulo se presenta el área de estudio y se describe en base a su localización geográfica, características físicas y climáticas. Se provee una descripción de los pastizales en su estado actual y se resume el estado de conocimiento sobre el mismo. Posteriormente se detalla la metodología de trabajo utilizada durante las campañas de recolección de datos, incluyendo búsqueda y monitoreo de nidos, caracterización de los sitios de nidificación en diferentes escalas y obtención de variables climáticas.

ÁREA DE ESTUDIO

Ubicación biogeográfica

El área de estudio se encuentra dentro de la Pampa Deprimida, una sub-región de la Región Pampeana de aproximadamente 90000 km², localizada en el centro-este de la provincia de Buenos Aires (Matteucci 2012) (Figura 2.1). El clima de esta zona es templado y húmedo, con una precipitación media anual de 900 mm distribuidos a lo largo del año, aunque frecuentemente son más concentrados en invierno y escasos en verano (Matteucci 2012) (Tabla 2.1). Es una llanura muy plana con relieve suave y muy bajo, lo cual, sumado al pobre drenaje de los suelos y su poca conductividad hidráulica, promueve frecuentes inundaciones hacia fines del invierno y principios de la primavera, mientras que hay sequías frecuentes en el verano (Matteucci 2012; Roitman & Preliasco 2012). Los pastizales de la región son naturales de origen climático, es decir, que son producto de que las condiciones climáticas sólo soportan esta comunidad (Roitman & Preliasco 2012), aunque en algunas zonas hay pastizales producto del desmonte bosques nativos realizado para aumentar el área de pastoreo para el ganado (Arturi & Goya 2004).

Tabla 2.1 – Temperaturas medias (Temp, en °C) y precipitaciones totales (Pp, en mm) mensuales en Punta Indio durante las temporadas reproductivas de este estudio y en el período histórico de 1970 a 2010. Datos provistos por el Servicio Meteorológico Nacional.

	1970-2010		2017-2018		2018-2019		2019-2020	
	Temp	Pp	Temp	Pp	Temp	Pp	Temp	Pp
Septiembre	13,5	67,4	14,3	93,0	14,7	159,0	12,6	66,0
Octubre	15,7	93,9	15,9	81,0	15,9	18,0	15,4	122,1
Noviembre	18,5	98,5	17,7	25,0	19,1	141,6	20,3	51,5
Diciembre	21,2	78,5	21,7	87,9	20,2	186,0	21,0	90,5
Enero	22,8	89,9	23,2	156,0	23,1	145,0	22,5	54,0
Febrero	22,0	107,3	22,2	43,0	21,8	89,0	22,4	38,0
Total	19,0	532,5	20,1	392,9	19,1	738,6	19,0	422,1

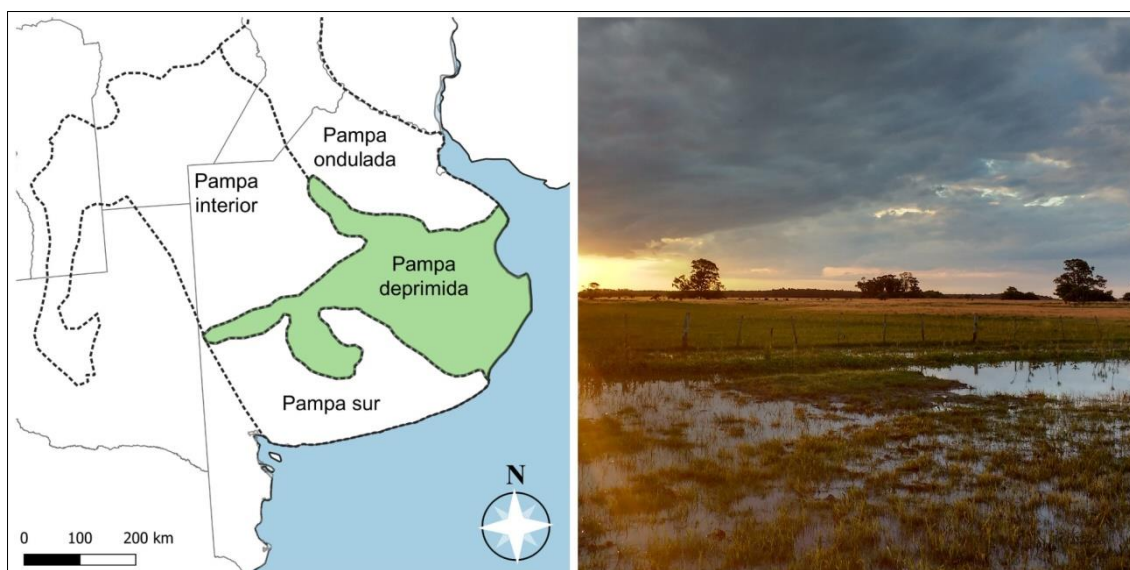


Figura 2.1- Ubicación de la Pampa deprimida dentro de la provincia de Buenos Aires (izquierda) y paisaje típico de un campo ganadero a principios de primavera (derecha).

Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo dentro de la estancia privada “Luis Chico”, la cual cuenta con una superficie aproximada de 2000 ha y está ubicada al noreste de la provincia de Buenos Aires, entre las localidades de Punta Indio y Verónica (35°20’S, 57°11’O) (Figura 2.2). Parte de la estancia se encuentra en el ámbito de la Reserva de Biósfera MAB-UNESCO “Parque Costero del Sur” desde el año 1985 (UNESCO 2020).

El Parque Costero del Sur abarca una superficie aproximada de 24.000 hectáreas, incluyendo parte de los partidos de Magdalena y Punta Indio, y fue creado con el fin de conservar una gran variedad de ambientes como las selvas en galería, los talares, juncuales, humedales y pastizales, y también su patrimonio arqueológico (Athor 2009). Esta área también se encuentra incluida dentro de un área mayor con categoría “Refugio de Vida Silvestre” creada por las autoridades de la provincia de Buenos Aires (OPDS 2020). Ésta cubre aproximadamente 200.000 hectáreas, y tiene como propósito conservar los ambientes costeros, incluyendo humedales y cangrejales, así como las especies particularmente amenazadas (como el venado de las Pampas) que habitan estos ambientes (OPDS 2020). Con respecto a su avifauna, este sitio es considerado Área Importante para la Conservación de las Aves (AICA) (Hummel *et al.* 2009), debido a que en el área se han registrado cinco especies de aves globalmente amenazadas (Hummel & Rodríguez 2005), y cuenta con una diversidad de más de 300 especies (Pagano & Mérida 2009; Pagano *et al.* 2017).

Cabe destacar que si bien la zona del Parque Costero de Sur se encuentra enmarcada dentro de dos categorías de reserva (Reserva de Biósfera y Refugio de Vida Silvestre), prácticamente la totalidad de su superficie se encuentra dividida en tierras privadas, dependiendo su conservación del tipo de actividades que sus propietarios realizan (Doumecq *et al.* 2020).

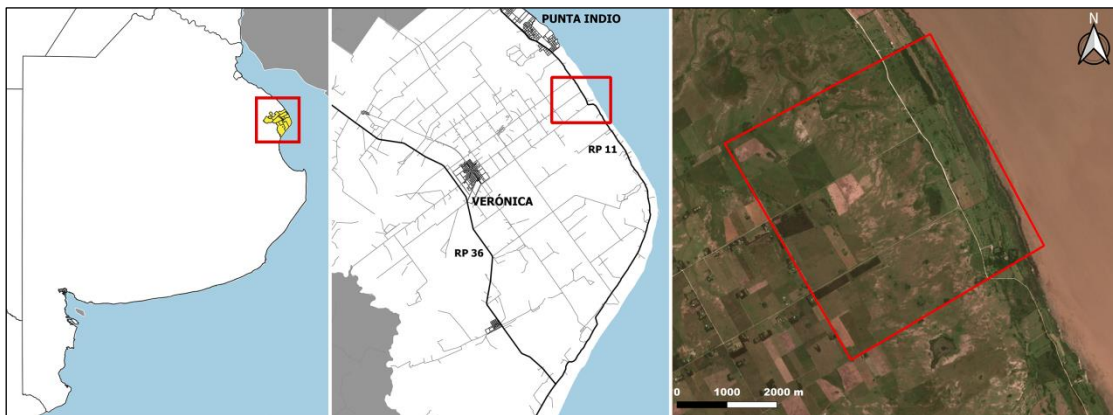


Figura 2.2- Ubicación del sitio de estudio en la provincia de Buenos Aires (izquierda) y dentro del partido de Punta Indio (centro). La imagen satelital de la derecha muestra la ubicación de La estancia Luis Chico sobre la ruta provincial #11. Basado en imágenes proporcionadas por IGN (Instituto Geográfico Nacional) y CONAE (Comisión Nacional de Actividades Espaciales).

La superficie de la estancia comprende en su mayoría pastizales naturales utilizados para pastoreo extensivo, principalmente por ganado vacuno. Los pastizales del área, modificados prácticamente en su totalidad con respecto al hábitat original (Matteucci 2012), se componen principalmente de “pastos” nativos como flechillas (*Nassella* spp), canutillos (*Paspalidium* spp., *Leersia hexandra*), carquejas (*Baccharis trimera*) o “chilcas” (especies de *Baccharis* spp. con tallo leñoso), y en menor medida otras especies nativas y exóticas (Hummel *et al.* 2009; Roitman & Preliasco 2012). A los fines de este estudio, tres tipos de pastizales fueron diferenciados por sus características generales de altura, densidad de vegetación y especies dominantes, que se dan como resultado de una combinación de factores como el relieve, la pendiente, composición del suelo y el uso histórico del mismo. Los denominados “Tipo A” comprenden pastizales cortos y planos con predominio de canutillos. Estos pastos son de crecimiento estival y se desarrollan en los llamados “bajos dulces”, debido su relieve bajo y suelo no salino (Jacobo & Rodríguez 2012). Los “Tipo B” son pastizales medios con predominio de flechillas, y los “Tipo C” de altura media-alta con proporciones similares de flechillas, chilcas y carquejas (Figura 2.2), vegetación de

crecimiento otoño-invernal que se desarrolla en las zonas de “media loma”, de relieve ligeramente más alto y suelo no salino (Jacobo & Rodríguez 2012).

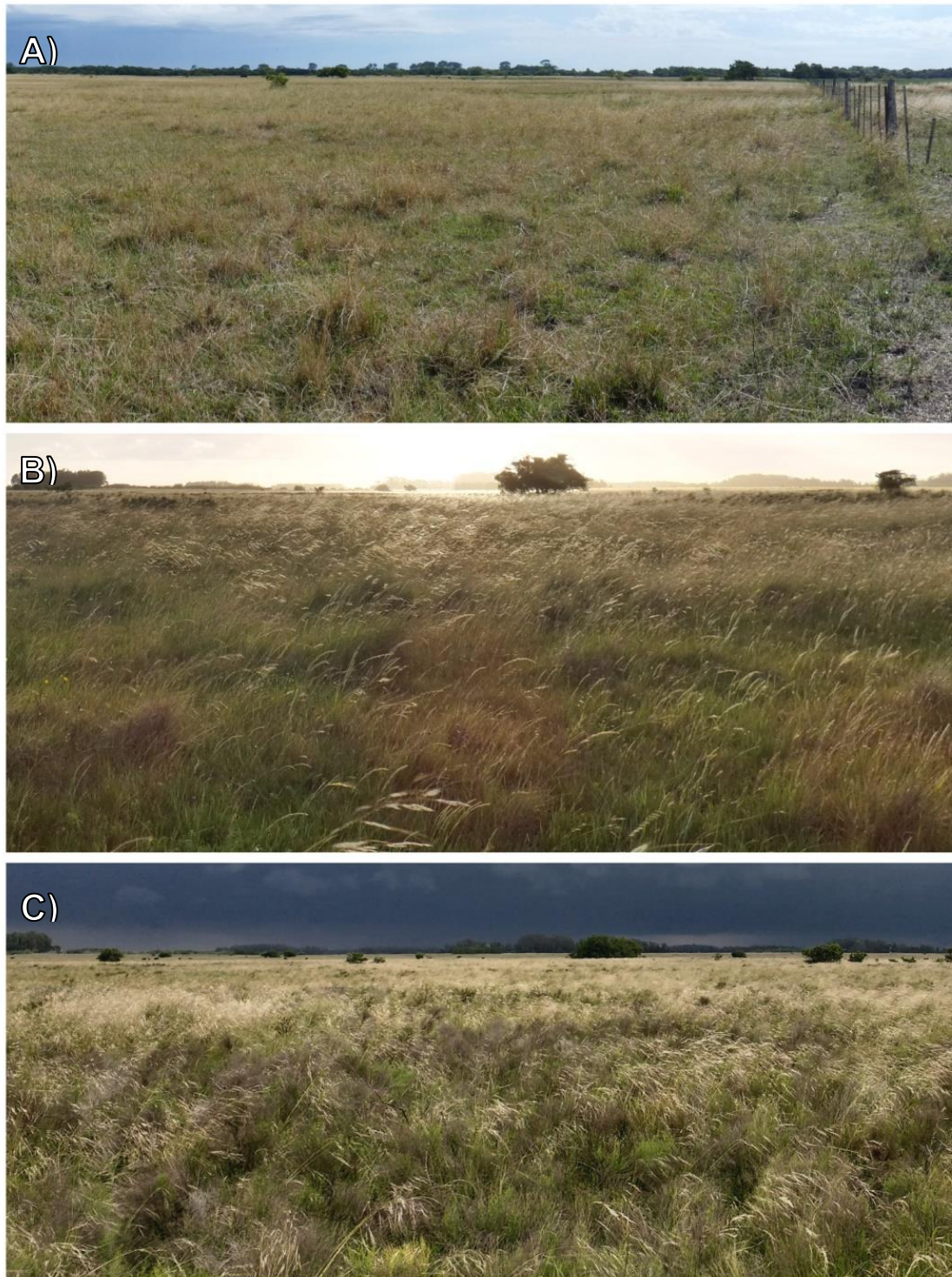


Figura 2.2- Diferentes estructuras de pastizal consideradas en el sitio de estudio: A) pastizales con predominio de canutillos, B) pastizales con predominio de flechillas y C) pastizales con proporciones similares de flechillas, chilcas y carquejas.

Dentro de cualquiera de los tres tipos, en algunos sectores de relieve relativamente alto se pueden encontrar agrupaciones de chilcas, que en ocasiones son cortadas con maquinaria agrícola para promover el crecimiento de pastos palatables para el ganado. Además, en algunos sectores bajos e inundables se pueden encontrar agrupaciones de duraznillos (*Solanum glaucophyllum*).

Inmersos entre los pastizales se encuentran parches remanentes de bosques nativos, conocidos como “Talares”, que están conformados principalmente por talas (*Celtis tala*) y coronillos (*Scutia buxifolia*) en agrupaciones de diversos tamaños. Además, aledaños al pastizal hacia el este se encuentran porciones de bosque de mayor extensión, formando “cordones” de entre 50 m y 100 m y hasta varios kilómetros de longitud en dirección paralela a la costa del Río de La Plata (Fig 2.3). También hay sectores con pequeñas plantaciones de Eucaliptos (*Eucalyptus camaldulensis*) destinadas a la extracción de madera y algunos parches y cordones de bosque nativo han sido ocupados por otras especies exóticas, incluyendo Moras (*Morus alba*), Álamos (*Populus spp.*) y Acacias Negras (*Gleditsia triacanthos*) (Ghersa *et al.* 2002)

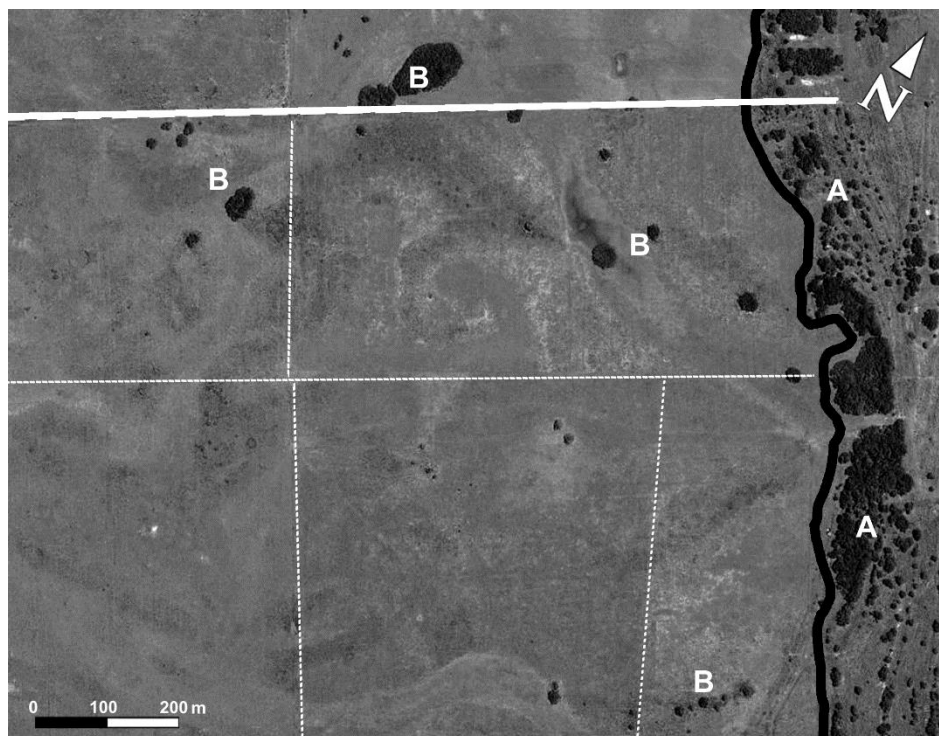


Figura 2.3- Vista de la zona de Punta Indio mostrando áreas de pastizal con parches de bosques aislados (B) y zona de cordones paralelos al Río de La Plata (A, delimitada por línea negra continua). Las líneas punteadas indican la ubicación de los alambrados y la línea blanca continua un camino rural no pavimentado.

Potenciales depredadores de nidos

La depredación es, para una gran cantidad de especies de aves, la principal causa de fracaso de nidos y un importante factor de selección en su evolución (Martin 1993b). Además, la comunidad de depredadores puede verse alterada por modificaciones en el ambiente y reflejarse en el éxito reproductivo de las aves presa (Ibáñez-Álamo *et al.* 2015), por lo que conocer los depredadores de nidos de un ambiente es importante para comprender los patrones de éxito encontrados (Thompson & Ribic 2012). Si bien la comunidad de depredadores de nidos en los pastizales pampeanos ha sido en general poco estudiada y hay pocos estudios dedicados a la identificación confiable de las especies depredadoras (Colombo & Segura 2021), existen algunas aproximaciones con nidos artificiales y registros puntuales que, sumadas a las observaciones hechas durante esta tesis, permiten crear una lista de depredadores potenciales para la Cachirla Pálida.

Entre los depredadores terrestres se pueden incluir mamíferos como la Comadreja Overa (*Didelphis albiventris*), el Zorro Gris (*Lycalopex gymnocercus*), el Hurón Menor (*Galictis cuja*), el Peludo (*Chaetophractus villosus*) y roedores pequeños (por ejemplo de los géneros *Akodon*, *Oligoryzomys*, *Oxymycterus*); reptiles como el Lagarto Overo (*Salvator merianae*) y serpientes (principalmente géneros *Philodryas* y *Thamnodynastes*); y aves incluyendo al Pirincho (*Guiraguira*), el Chimango (*Milvago chimango*), el Carancho (*Caracara plancus*) y el Gavilán Planeador (*Circus buffoni*) (Svagej *et al.* 2003; Cozzani & Zalba 2012; Menezes & Marini 2017)

METODOLOGÍA GENERAL DEL TRABAJO DE CAMPO

Búsqueda y monitoreo de nidos

Se realizaron campañas de muestreo de nidos de Cachirla Pálida durante los meses de octubre a febrero en tres temporadas reproductivas consecutivas, entre 2017 y 2020.

El método de búsqueda principal fue el de arrastre de soga o caminata sistemática para encontrar hembras en incubación. Para ambos métodos, se identificaba el sitio exacto donde la hembra abandona repentinamente el nido debido a la cercanía de los observadores. En una instancia preliminar, se establecieron las

principales áreas con territorios de nidificación, identificados por el despliegue territorial de los machos. Sobre estas áreas se realizaron muestreos sistemáticos en subdivisiones de aproximadamente 100 m x 100 m, marcadas temporalmente sobre el terreno con estacas y utilizándolas como referencia para caminar sistemáticamente toda la superficie evitando volver a recorrer las partes ya revisadas. Como método de arrastre, se utilizó una soga de 20 m de largo extendida por los extremos entre dos personas, que fue arrastrada cerca del suelo hasta que se localizó una hembra emergiendo de su nido. En los lugares donde la vegetación resultó demasiado alta y densa para permitir que la soga circulase cerca del suelo, se utilizaron varillas de búsqueda individuales para cada observador (Winter *et al.* 2003), con un máximo de tres personas buscando a la vez en la parcela buscando minimizar el impacto por pisadas (Figs. 2.4a y 2.4b). El área total de búsqueda de nidos fue de aproximadamente 270 has. Dentro de cada temporada reproductiva, la búsqueda dentro de cada parcela se repitió semanalmente, y las mismas zonas de búsqueda se repitieron en las tres campañas de muestreo. En algunas ocasiones, durante estos muestreos sistemáticos, también se localizaron nidos siguiendo el comportamiento de los adultos, principalmente durante la etapa de cría de pichones, en la cual fue posible ver a los adultos llevando alimento repetidas veces a un lugar hasta que se localiza el nido, y en menor medida durante la etapa de construcción del nido, en la cual fue posible ver a ambos adultos llevando material de construcción (Winter *et al.* 2003).

Una vez localizados los nidos, rápidamente se marcó su ubicación en un punto de GPS (error de 4-5 m) y se colocó una bandera a unos 4 metros del nido en una dirección determinada para facilitar su localización en visitas siguientes. Las banderas utilizadas consistieron en un mástil de alambre de no más de 50 cm de largo, con una cinta adhesiva roja de no más de 4 cm en una punta (Figura 2.4c), intentando modificar el ambiente alrededor del nido lo menos posible y a su vez no proveer pistas para depredadores visuales. La ubicación de las banderas con respecto al nido fue alternándose entre Norte y Sur con el fin de disminuir las posibilidades de que algunos depredadores aprendieran a localizar los nidos a partir de las mismas.



Figura 2.4- Métodos de búsqueda con arrastre de soga (a), varillas individuales (b) y bandera utilizada como marca a 4 m del nido (c).

Todos los nidos fueron monitoreados hasta su fecha de éxito o fracaso. Para evitar abandonos prematuros, los nidos encontrados en construcción se visitaron en una siguiente ocasión en la fecha estimada de inicio de puesta, de acuerdo al grado de avance de construcción del nido al momento en que fue encontrado. Durante la etapa de puesta de huevos los nidos se monitorearon diariamente para establecer la frecuencia de puesta, y durante la etapa de incubación se monitorearon cada 2-3 días hasta el momento de la eclosión. Al finalizar la puesta, se tomaron las variables morfométricas de los huevos (Capítulo 4). Los nidos con pichones se visitaron cada 2 días para realizar mediciones de partes del cuerpo y estimar tasas de crecimiento (ver Capítulo 5). Estas mediciones se realizaron hasta que los pichones alcanzaron una edad de aproximadamente 8-9 días, a partir de la cual son capaces de saltar y abandonar el nido sin son molestados (ver Capítulo 4). En las visitas posteriores, estos nidos se observaron a la máxima distancia que permitiera ver el contenido y así no favorecer el abandono prematuro del nido. En todas las instancias, se intentaba minimizar el tiempo de manipulación de huevos y pichones, y las mediciones se

realizaron a no menos de ~10 m del nido, para minimizar los rastros de olores y la modificación de la vegetación alrededor del nido.

Medidas de variables temporales y del hábitat de nidificación

Con los datos obtenidos del monitoreo de cada nido se estableció: 1) fecha de inicio del nido (puesta del primer huevo, ver Capítulo 3); 2) fecha de inicio de la incubación; 3) fecha de eclosión (primer pichón en nacer); 4) fecha en que los pichones abandonan exitosamente el nido (datos preliminares indicaron que todos los hermanos abandonaron juntos el nido) o fecha de fracaso del nido y, en este último caso, 5) causa de fracaso del nido (abandonado, depredado o pisoteado). El inicio de cada puesta se relativizó al 20 de septiembre, que fue la fecha de inicio de nido más temprana encontrada entre las tres temporadas (ver Capítulo 4). En los casos donde hubo un intento de nidificación fallido y se encontraba un inicio de puesta en un radio menor a ~40 m, posterior al fallo del nido y dentro de los 10-15 días desde el fallo (ver Capítulo 3), se consideró que esa puesta pertenecía a la misma pareja.

En una instancia inmediatamente posterior a la finalización del intento reproductivo, se procedió a tomar variables morfométricas del nido (Capítulo 4) y medidas de variables de vegetación en el sitio de nidificación para describir el hábitat, evaluar la selección de sitios de nidificación (Capítulo 3) y para ser analizadas como variables explicativas de supervivencia de nidos (Capítulo 5). Las variables de vegetación alrededor del nido incluyeron: a) altura (en cm) de la mata soporte (mata de vegetación utilizada como cobertura visual del nido); b) tipo de entrada (horizontal o vertical, ver Capítulo 3); c) distancia a la percha más cercana (poste o árbol ≥ 1 m de altura, que podría ser utilizado por posibles predadores o adultos de cachirla para visualizar el ambiente); d) cantidad de vegetación leñosa (de cualquier altura) en un radio de 5 m desde el nido; y e) Índice de Obstrucción Visual (IOV), tanto horizontal como superior. Para la medida del IOV horizontal se utilizó una versión modificada de la varilla de Robel (Robel *et al.* 1970), gradada en segmentos numerados de 10 cm de largo. Se colocó la misma en el centro del nido en posición vertical, siendo el segmento “1” el más cercano al suelo. Se efectuaron lecturas a 4 m de distancia en los 4 puntos cardinales principales (NSEW) desde una altura de 1 m en las que se registró el segmento visible más bajo, de manera que 1 = menor cobertura visual que 2, y así sucesivamente (Figura 2.5). El valor total de cada nido fue el promedio de las 4 lecturas. Este método es por un lado una medida de ocultamiento visual, pero también una medida indirecta de densidad, biomasa y altura de la vegetación (Robel *et al.*

1970; Fisher & Davis 2010). También se consideraron las lecturas mínimas y máximas de IOV en cada nido. El IOV superior se midió utilizando el método propuesto por Davis (2005), que consiste en colocar dentro del nido un disco dividido en 8 secciones y registrar, desde 1 metro de altura directamente sobre él, la cantidad de secciones visibles, siendo el puntaje de obstrucción final $8 - n$ de secciones visibles (0 = menor ocultamiento, 8 = máximo ocultamiento, Figura 2.6). Posteriormente se calculó el porcentaje de suelo cubierto alrededor del nido (radio de 1 m) utilizando fotografías digitales en vista cenital que fueron procesadas y analizadas con el software Cobcal® (versión 2.1.0.63; Ferrari *et al.* 2009).

Datos de conformación del hábitat a una mayor escala fueron obtenidos posteriormente utilizando la localización GPS de cada nido. Se utilizó el Sistema de Información Geográfica QGIS (QGIS Development Team 2020) para obtener las distancias de cada nido a bordes de pastizal, incluyendo aquellos que puedan funcionar como barreras o corredores para depredadores (Hovick *et al.* 2012): bosques, alambrados y carreteras. Para ser utilizados en el análisis de curvas de crecimiento de pichones (Capítulo 5), se obtuvieron los datos diarios de precipitaciones y temperaturas (mínimas y máximas) desde 2017 a 2020 inclusive, de la estación Meteorológica Punta Indio, localizada aproximadamente a 8 km del área de estudio.

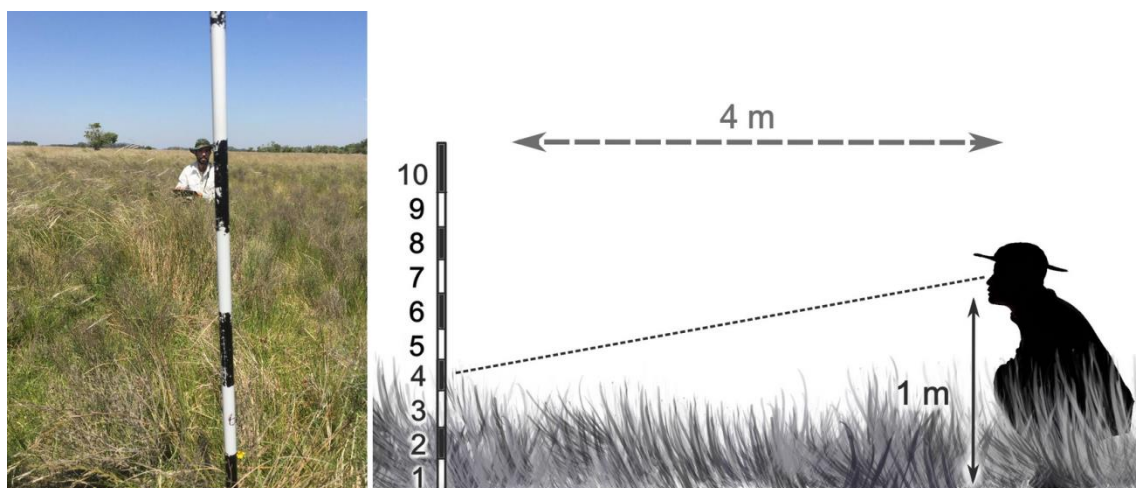


Figura 2.5- Método de lectura del IOV (Índice de obstrucción visual) horizontal en nidos de Cachirla Pálida luego de su fecha de éxito o fracaso.

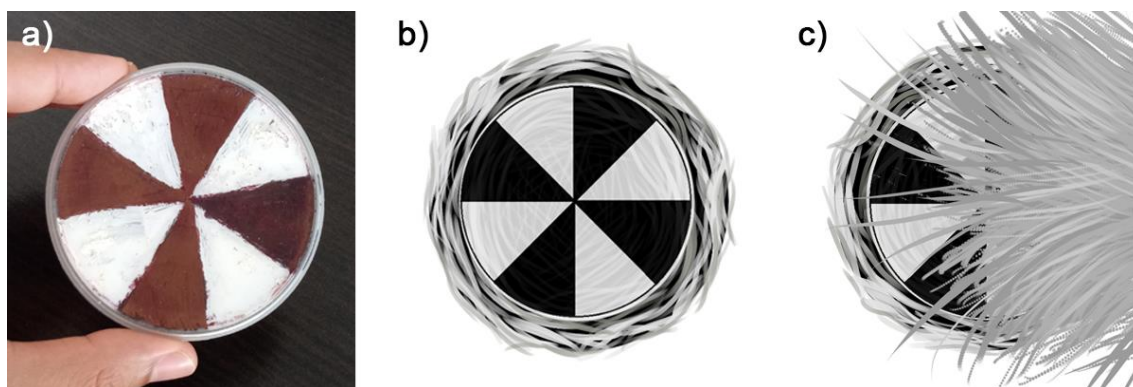


Figura 2.6- Método de medición de IOV (Índice de obstrucción visual) superior, adaptado de Davis (2005). a) Disco real, b) esquema de disco sobre el nido con todas las secciones visibles (puntaje = 0 de 8), y c) esquema con sólo cuatro secciones visibles (puntaje = 4 de 8).

MARCO CONCEPTUAL DEL ANÁLISIS DE DATOS

En el presente trabajo de tesis doctoral se utilizaron modelos para relacionar variables ambientales y/o temporales con la selección de sitios de nidificación, las tasas de crecimiento de pichones y la supervivencia de nidos. Este enfoque adoptado para el análisis de datos biológicos tiene una serie de ventajas comparado con las pruebas de hipótesis tradicionales, entre ellas, estimar la importancia relativa de muchas variables independientes y la posibilidad de hacer predicciones de la respuesta (Burnham & Anderson 2002).

Siendo la “realidad total” un concepto abstracto, los modelos son simplificaciones (construidas a partir de un set de datos que en última instancia provienen de esa realidad) que permiten hacer inferencias sobre la misma (Burnham & Anderson 2002). Dentro de un marco biológico dado y luego de una exploración de los datos, se pueden considerar más de un modelo como candidatos a explicar los procesos biológicos (Burnham & Anderson 2002). Es por eso que todos los modelos candidatos deben corresponderse con hipótesis biológicas relevantes (Grueber *et al.* 2011). La selección del “mejor modelo aproximado” entonces dependerá de cuál de los modelos esté mejor soportado por los datos (Burnham & Anderson 2002).

La teoría de la información de Akaike es una aproximación a este problema que permite cuantificar el grado de soporte de los modelos, compararlos entre sí y seleccionar el “mejor” o hacer inferencia a partir de múltiples de ellos (Burnham & Anderson 2002; Burnham *et al.* 2011). Akaike se basó en la función de verosimilitud y el concepto de la información de Kullback-Leibler (K-L, que representa la distancia entre un modelo y la realidad; Anderson *et al.* 2000; Burnham & Anderson 2002;

Burnham *et al.* 2011) para deducir un criterio de información, denominado AIC (por sus siglas en inglés, “Akaike’s Information Criterion”), el cual estima la información K-L del modelo i (Anderson *et al.* 2000, Burnham *et al.* 2011).

Cada modelo evaluado obtiene un valor de AIC, calculado como:

$$\text{AIC} = -2\log(L) + 2K$$

Siendo $-2\log(L)$ la diferencia entre la variabilidad explicada por el modelo y la no explicada (“deviancia”) y K el número de parámetros estimados en el modelo. Este criterio balancea la capacidad explicativa de un modelo (que disminuye el valor de AIC) con el número de parámetros necesarios para obtenerla (que aumenta el AIC), de manera que los mejores modelos (i.e., menor valor de AIC), son los que mejor explican la variabilidad de los datos y a la vez son más simples (Burnham *et al.* 2011). En los modelos de esta tesis se utilizó la variante corregida para muestras reducidas (AICc). En las estimaciones de supervivencia y crecimiento también se incluyó un “modelo nulo” (modelo que considera a la supervivencia constante, sin incluir variables explicativas) para obtener un valor promedio de supervivencia en la población estudiada. Dentro de un conjunto de modelos evaluados, se puede calcular el valor de “peso de Akaike” de cada modelo ($w_i = L_i / \sum L_n$), que es una medida relativa de la probabilidad de que el modelo “ i ” sea el mejor dentro del total de modelos “ n ”. Para evaluar múltiples modelos, en los distintos capítulos se utilizarán técnicas de inferencia multi-modelo, en lugar de seleccionar simplemente el “mejor” modelos por su valor de AICc (Burnham & Anderson 2004). Esta aproximación permite evaluar la importancia de cada variable explicativa teniendo en cuenta la incertidumbre en la selección de modelos en el caso de que ninguno destaque por su soporte (Arnold 2010; Grueber *et al.* 2011)..

Para los parámetros básicos de biología reproductiva y variables morfométricas de nidos (Capítulo 3), se presentan las variables seleccionadas en la forma de media \pm error estándar. Para algunos análisis estadísticos en ese capítulo (i.e., distribución de inicio de nidos a lo largo la temporada, variación de tamaño de huevos, entre otros) donde se utilizaron contrastes de hipótesis clásicos, se consideró un $\alpha = 0,05$.

Más detalles del análisis de datos para cada capítulo en particular se detallan en la sección “análisis de datos” de cada uno. Todos los análisis de datos y gráficos presentados a lo largo de la tesis se realizaron mediante el software R (version 3.6.3, R Core Team 2020).

CAPÍTULO 3 – PARÁMETROS BÁSICOS DE LA BIOLOGÍA REPRODUCTIVA

RESUMEN

La reproducción es un proceso fundamental para todos los seres vivos, por lo que conocer los aspectos básicos de la biología reproductiva de una especie es de vital importancia para comprender sus requisitos ecológicos, tendencias poblacionales y su sensibilidad a cambios en el ambiente. Las aves son en general bastante estudiadas en este aspecto, aunque la gran mayoría de las aves del pastizal pampeano permanecen poco conocidas. En este capítulo se presentan datos de la duración de la temporada reproductiva, frecuencia de los intentos reproductivos por pareja, tamaño de puesta, tamaño de huevos y medidas de los nidos, éxito de eclosión, productividad por nido y éxito reproductivo aparente. Se encontraron un total de 93 nidos entre las tres temporadas de estudio (2017-2020). El nido más temprano encontrado inició su puesta un 21 de septiembre, y el último nido registrado activo fue un 15 de febrero, siendo el pico máximo de nidos entre noviembre y diciembre. Los nidos estuvieron contruidos exclusivamente de pasto, ubicados sobre el nivel suelo hasta una altura máxima de 6,9 cm. El tamaño modal de puesta fue de cuatro huevos, con un mínimo de tres y máximo de cinco. El período de incubación promedio fue de 13,5 días y los pichones permanecieron en el nido en promedio 11,5 días. El período entre un intento de nido fallido y el inicio del siguiente fue de aproximadamente ~11 días. No se registró parasitismo de cría por parte del Tordo Renegrido (*Molothrus bonariensis*). El 28 % de los nidos tuvo éxito (produjo al menos un volantón), y la depredación fue la principal causa de fracaso (80 % de los fracasos), seguida por los abandonos por causas climáticas (9,2 %). Sólo hubo un nido fracasado debido al pisoteo por ganado. La supervivencia de huevos fue de 98 % y la supervivencia de pichones fue de 90 %. Al comparar los resultados con otros motacílidos más estudiados en el hemisferio norte, se cumple un patrón general descrito para las aves neotropicales: temporadas reproductivas más extensas y menores tamaños de puesta. El porcentaje de nidos exitosos fue similar al encontrado para otras especies en el área de estudio, al igual que la proporción de nidos depredados. Los pichones son capaces de abandonar el nido relativamente pronto, lo que supondría una ventaja frente a la gran exposición a disturbios de sus nidos en el suelo. Esta descripción de la biología reproductiva

representa el primer estudio detallado sobre los aspectos básicos de la reproducción de la Cachirla Pálida, y es un aporte sustancial al conocimiento de su ecología reproductiva. Además, supone un avance en el conocimiento de las aves que nidifican en pastizales pampeanos bajo uso ganadero extensivo.

INTRODUCCIÓN

La reproducción es un proceso fundamental en todos los seres vivos, dado que es el mecanismo por el cual las especies pueden perpetuarse en el tiempo a la vez que evolucionar y adaptarse a su entorno (Ricklefs 2008). En este sentido, el conocimiento de los aspectos básicos de la biología reproductiva de las especies es una herramienta necesaria para entender sus historias de vida, tendencias poblacionales y requerimientos ecológicos en el marco de las condiciones cambiantes de sus hábitats (Hansell 2000; Xiao *et al.* 2017). El período de nidificación es un momento crítico para la supervivencia de las aves (Ibáñez-Álamo *et al.* 2015). El mismo se compone de una serie de etapas que debe atravesar para ser exitoso: construcción del nido, puesta de huevos, incubación y cría de pichones. Cada una de estas etapas se caracteriza por una serie de comportamientos típicos y está afectada por diferentes presiones del ambiente, que han sido en última instancia las fuerzas moduladoras de los comportamientos de cada una (Chalfoun *et al.* 2002).

Las aves han sido relativamente bien estudiadas en este aspecto gracias a su popularidad y su potencial para explicar la evolución de variados comportamientos asociados a la reproducción (Martin 2004; Lima 2009). Además, han ganado importancia debido a que muchas especies son buenos indicadores del estado de su hábitat y son particularmente sensibles a los factores ambientales durante su reproducción (Jehle *et al.* 2004). Sin embargo, dentro de este panorama general, los estudios de biología reproductiva sobre las aves están muy concentrados en especies del hemisferio norte, particularmente de zonas templadas de Europa y Estados Unidos, desde donde se han establecido la mayoría de los patrones generales (Martin 1996; Xiao *et al.* 2017).

El conocimiento sobre la reproducción de las aves de pastizal se ve particularmente limitado por la extrema dificultad de localizar los nidos de algunas especies (Winter *et al.* 2003), lo que provoca que una gran cantidad de datos disponibles provengan únicamente de registros aislados de nidadas. Revisiones hechas por De La Peña (2013) y Xiao *et al.* (2017), por ejemplo, muestran que una gran cantidad de especies que nidifican en el pastizal pampeano disponen únicamente de datos puntuales de tamaño de puesta y medidas de huevos.

Características generales de la reproducción de los motacílidos

Los motacílidos incluyen, además de a las cachirlas, a las “lavanderas” del viejo mundo, las llamadas “longclaws” del género *Macronyx* y *Hemimacronyx* de África, y las peculiares *Madanga ruficollis* del sudeste asiático y *Tmetothylacus tenellus* de África. Todas ellas, con excepción de la “Cachirla de los árboles” *Anthus trivialis* y *Madanga ruficollis* (de la cual no hay mucha información sobre su biología) están asociadas a ambientes abiertos con pocos árboles y construyen su nido en el suelo, oculto entre pastos o entre rocas (Winkler *et al.* 2020). La mayoría de las especies para las que hay datos sobre su reproducción tienen un período de incubación entre 11 y 14 días principal o exclusivamente a cargo de las hembras, mientras que los machos se encargan de proteger el territorio, para posteriormente ambos padres alimentar a sus pichones durante los 11 a 14 días que dura su estadía en el nido (Winkler *et al.* 2020). Estos pichones son alimentados exclusivamente con invertebrados que los adultos pueden recolectar hasta en lugares muy alejados de sus territorios de cría (Frey-Roos *et al.* 1995).

Estado de conocimiento sobre la Cachirla Pálida

Las cachirlas que habitan en territorio argentino son particularmente poco conocidas en cuanto a su biología reproductiva, siendo la Cachirla Pálida una de las menos estudiadas (De La Peña 2013; Tyler *et al.* 2020). Los únicos registros de nidos de esta especie reportados en la bibliografía provienen de la provincia de Córdoba por Partridge (1953), quien no proporciona una descripción del mismo, y De La Peña (2013), quien describe un nido hallado en 1990 como con forma de taza, elaborado y oculto entre los pastos (ver Capítulo 1, Figura 1.2). Además, en base a una puesta de tres huevos, los describe como ovoidales, de color grisáceo con motas color castaño y grises, distribuidas por toda la superficie pero con mayor concentración en el polo mayor, con unas medidas de largo de ~21,6 cm, ancho de ~15,3 cm y un peso de ~2,5 g (De La Peña 2013).

Si bien los estudios mencionados hacen algunos comentarios sobre los hábitats de reproducción de la especie, no se cuenta con una población de nidos significativa para hacer inferencias sobre los aspectos generales. No es posible establecer la duración de su temporada reproductiva ni los picos de actividad reproductiva durante la misma. Conocer la disposición temporal de los nidos de una especie es de vital importancia para desarrollar estrategias de conservación para aves

que se reproducen en sistemas utilizados para la agricultura o la ganadería, entre otros (Perlut & Strong 2011; Allen *et al.* 2019).

El objetivo de este capítulo es estimar los principales parámetros de la biología reproductiva de la Cachirla Pálida en pastizales del noreste de la provincia de Buenos Aires con uso ganadero extensivo. Los objetivos particulares se enfocan en: 1) describir la extensión de la temporada reproductiva y los períodos con mayor actividad reproductiva (mayor porcentaje de inicio de intentos de nidificación), 2) caracterizar morfométricamente los nidos y huevos de la especie, el tamaño de puesta, supervivencia de huevos, éxito de eclosión, productividad por nido y número de intentos de nidificación para las parejas reproductivas; 3) evaluar si el tamaño de puesta, éxito de eclosión y productividad variaron entre años y con el momento dentro de la temporada reproductiva. Además, se comparan los resultados obtenidos con el conocimiento previo de la especie y otras similares para las que hay más datos disponibles.

MÉTODOS

En el presente apartado se detalla la metodología utilizada para estimar los parámetros reproductivos básicos. Los métodos de búsqueda y monitoreo de nidos se encuentran detallados en el Capítulo 2. A cada nido se asignó una fecha de inicio (fecha de puesta del primer huevo) de manera directa o indirecta (ver más adelante), que fue utilizada para calcular la extensión de las distintas etapas de nidificación y de la temporada reproductiva.

Características de los nidos y descripción morfométrica de los huevos

Luego de la finalización de cada intento de nidificación se tomaron medidas del nido, incluyendo: A) diámetro externo máximo; B) diámetro interno máximo, C) profundidad, D) altura desde el suelo hasta el borde superior del nido. Todas las medidas fueron tomadas sin mover el nido de su ubicación original, debido a que el mismo puede perder su forma al hacerlo. Además, se registró el tipo de material utilizado para la construcción del nido.

Las medidas de los huevos se realizaron luego de transcurridos tres días desde la puesta del último huevo, evitando manipularlos durante la puesta, que es el período de mayor sensibilidad al abandono (Winter *et al.* 2003). Los huevos fueron marcados con marcador permanente no tóxico (Figura 3.1), para la identificación individual, con

un número si se lograba identificar el orden de puesta de los huevos (i.e. 1, 2, 3), o con letras si el nido ya se encontraba en incubación (i.e. A, B, C), pudiendo darse también escenarios intermedios (i.e. A, B, 3 o 1, B, C, entre otras). Los huevos fueron pesados con una precisión de 0,1 g con una balanza de resorte de 10 g (Pesola Swiss Light line) y se midió el largo y el ancho con un calibre con precisión de 0,1 mm (Figura 3.1). Para obtener el volumen de los huevos se aplicó la siguiente fórmula: $V = 0,51 \times (\text{largo}) \times (\text{ancho})^2$ (Hoyt 1979).

Para buscar potenciales patrones temporales de variación del tamaño de huevos, se utilizaron modelos lineales generales mixtos considerando la identidad de los nidos como factor de agrupamiento (i.e., efecto aleatorio) para reducir el sesgo debido a muestras no independientes. La variación en las medidas de los huevos en función del momento de la temporada reproductiva se cuantificó mediante el coeficiente R^2 marginal, que indica qué porcentaje de la variación es explicada por el efecto fijo (momento de la temporada), mientras que la variación entre temporadas se analizó mediante un ANOVA con un $\alpha = 0,05$. Se realizó un ANOVA para analizar variaciones de tamaño de huevos según el orden de puesta, en los nidos donde fue posible identificarlo.



Figura 3.1- Medición de un huevo de Cachirla Pálida con marca para su identificación.

Tamaño de puesta, duración de los períodos de puesta, incubación y cría de pichones

Para calcular el tamaño de puesta de la especie, se utilizaron sólo los nidos encontrados en etapas de construcción, puesta o incubación temprana, puesto que a

medida que avanza la incubación podría haber eventos de reducción de nidada (i.e., pérdida parcial de huevos a lo largo del periodo de incubación). Se utilizaron modelos lineales generales para comprobar si el tamaño de puesta varió entre temporadas reproductivas o a lo largo de las mismas.

En todos los nidos donde fue posible, se determinó la duración (en días) de cada etapa dentro del ciclo de nidificación. Debido al escaso número de nidos hallados durante la construcción, y a que ninguno de ellos se encontró en una etapa inicial de adición de materiales, para calcular el periodo de construcción nos basamos en solo tres nidos encontrados en una etapa temprana de construcción (para los cuales se estimó una fecha de inicio entre dos y tres días anteriores al hallazgo del nido). El inicio de cada puesta se relativizó al 21 de septiembre, que fue la fecha estimada de inicio del nido más temprano encontrado entre las tres temporadas (ver *Resultados*). Se consideró como período de puesta al período comprendido entre la puesta del primer huevo (inicio del nido) y el inicio de la incubación. La fecha de inicio de puesta se determinó de manera directa cuando se encontró el nido en estado de construcción o en período de puesta (N = 9 nidos) o de manera indirecta cuando se encontró en incubación o pichones. La determinación indirecta en nidos encontrados durante la incubación fue realizada a partir de la fecha de eclosión de los huevos, considerando que la especie tiene en promedio 13,5 días de incubación y ésta se inicia luego de la puesta del anteúltimo huevo (ver *Resultados*), asumiendo que se observó la puesta completa. En los casos donde se presencié la eclosión reciente de los huevos, se tomó la duración de la puesta directamente calculando hacia atrás desde la eclosión. Para estos casos donde la eclosión ocurrió entre dos visitas, se recurrió a estimar la fecha de eclosión hacia atrás a partir de las medidas de los pichones (ver también Capítulo 6). El mismo procedimiento se utilizó para los nidos encontrados en etapa de pichones, para los cuales se consideró que la puesta de huevos (no observada) correspondía a un tamaño promedio (ver *Resultados*). Si los nidos encontrados durante la incubación no sobrevivían hasta la etapa de pichones, se consideró que el período observado fue en el punto medio de la incubación, y se calculó la fecha de inicio a partir de entonces, considerando los tiempos de incubación y de puesta para ese tamaño de nidada (i.e., si un nido fue observado durante un período de 8 días solamente en incubación, se consideró que el día 4 de ese período correspondía a la mitad de la incubación, y se calculó el inicio hacia atrás a partir de esa fecha).

El período de permanencia de los pichones en el nido se estimó utilizando sólo nidos exitosos. Luego de que los pichones alcanzaran una edad a la que son capaces de abandonar el nido si son molestados (~8 – 10 días), en las visitas siguientes sólo

fueron observados desde una distancia mayor a 1 m, sin manipulación directa. Como en la mayoría de los casos el volantoneo ocurrió entre dos visitas, sin que fuese posible observar el momento en que los pichones dejaron el nido, se consideró que el mismo ocurrió en el punto medio entre visitas. Se tuvo en cuenta tanto la presencia de volantes en el área circundante como la actividad de los adultos en las inmediaciones del nido (i.e., entregas de alimento, llamadas de alarma).

RESULTADOS

Temporada reproductiva

Se encontraron y monitorearon un total de 93 nidos de Cachirla Pálida entre las tres temporadas de estudio (25 durante la temporada 2017-2018, 29 en 2018-2019 y 39 en 2019-2020). Del total de nidos, 5 fueron encontrados durante la etapa de construcción (5,3 %), 4 durante la etapa de puesta (4,3 %), 54 durante la etapa de incubación (58,1 %) y 30 durante la etapa de pichones (32,3 %).

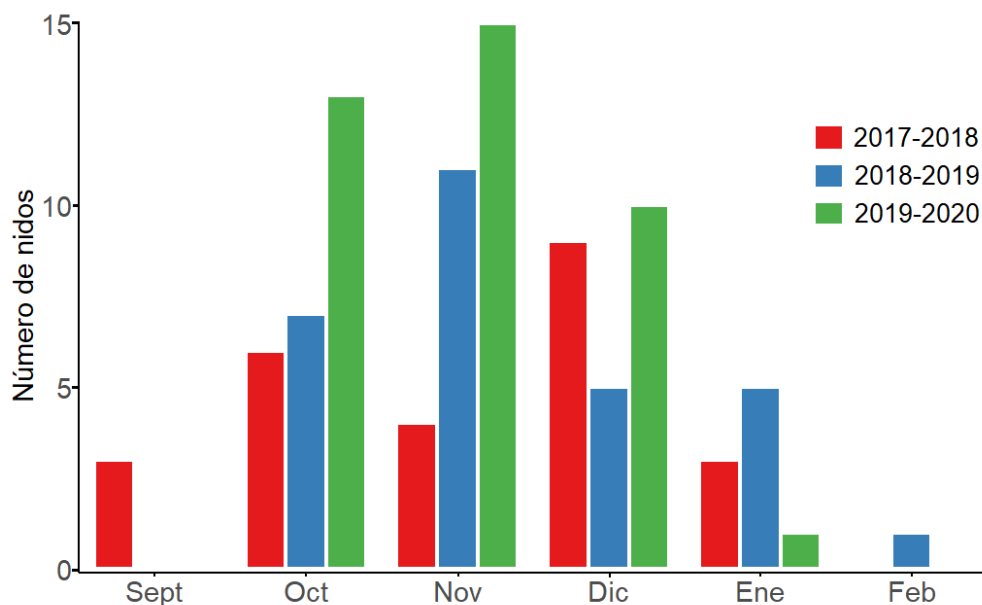


Figura 3.2- distribución temporal de inicios de puesta en nidos Cachirla Pálida que iniciaron su puesta durante las tres temporadas reproductivas de estudio (2017-2020).

El registro más temprano de inicio de puesta para una pareja fue el 21 de septiembre en la temporada 2017-2018, el 4 de octubre para la temporada 2018-2019 y 11 de octubre para la temporada 2019-2020. La última evidencia de nidos activos para cada temporada fue el 3 de febrero en 2017-2018, 15 de febrero en 2018-2019 y 7 de febrero en 2019-2020, proporcionando una extensión de temporada promedio de $129,3 \pm 5,1$ días ($N = 3$). La frecuencia de iniciación de nidos fue unimodal en cada temporada, con un pico que varió entre noviembre y diciembre (Figura 3.2).

Descripción de los nidos

El nido de la Cachirla Pálida está colocado sobre el suelo, posee forma de taza con ancho de paredes variable para adaptarse a las concavidades y matas del suelo donde se ancla, y todos los nidos registrados ($N = 93$) estuvieron hechos exclusivamente de pasto (Figura 3.3). Se midieron 88 nidos, los cuales tuvieron un diámetro externo de $8,63 \pm 0,09$ cm (rango = 6,5 – 10,53 cm), un diámetro interno de $6,39 \pm 0,08$ cm (rango = 4,88 – 8,05 cm), profundidad interior de $3,99 \pm 0,07$ cm (rango = 2,7 – 5,5 cm), y su extremo abierto estuvo ubicado a unos $3,58 \pm 0,16$ cm (rango = 0 – 6,9 cm) de altura sobre el suelo.

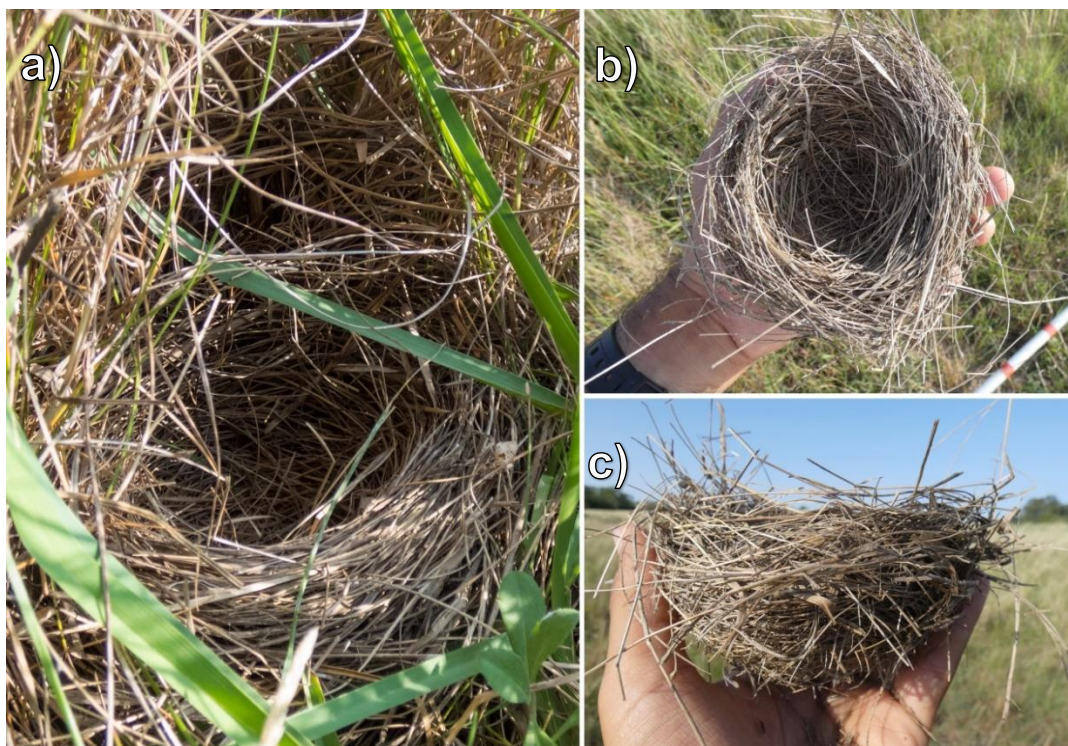


Figura 3.3- Nido de Cachirla Pálida en su ubicación original (a), vista superior (b) y de perfil (c) luego de ser extraído (derecha).

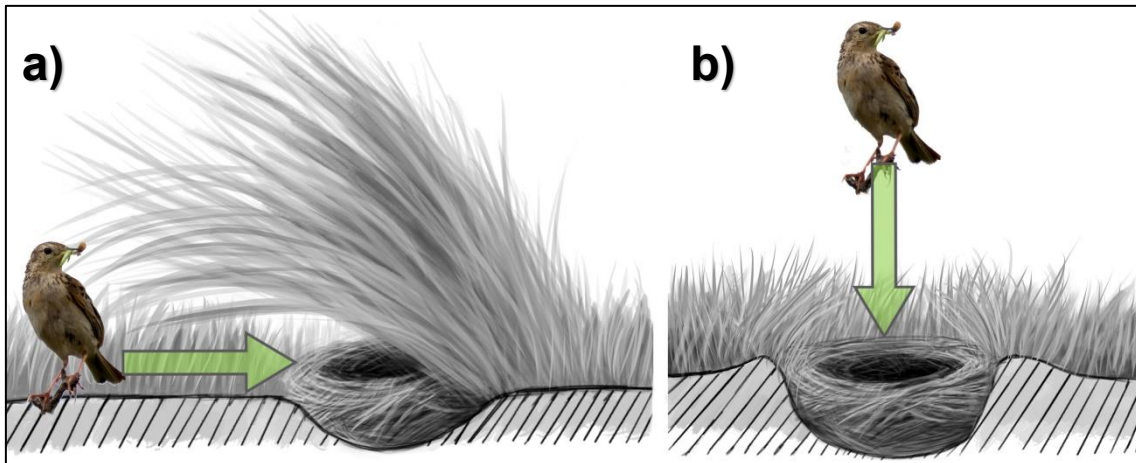


Figura 3.4- Esquema de las formas de ubicación de los nidos de Cachirla Pálida en relación al pasto que los rodea y la dirección de entrada: a) entrada lateral y b) entrada vertical.

Descripción morfométrica de huevos

Los huevos de Cachirla Pálida son ovoidales de color rosa pálido, con motas castañas por toda su superficie, concentradas en una corona alrededor del polo mayor en la mayoría de los casos (Figura 3.5). Se midieron 182 huevos pertenecientes a 54 nidos. El largo de los mismos fue de $19,7 \pm 0,06$ mm (rango = 17,4 – 21,8 mm), el ancho fue de $14,8 \pm 0,03$ mm (rango = 13,9 – 15,8 mm) y su masa promedio fue de $2,3 \pm 0,02$ g (rango = 1,7 – 2,9 g). El volumen calculado fue en promedio $2,2 \pm 0,01$ cm³ (rango = 1,7 – 2,6 cm³; N = 182 huevos de 54 nidos). No se encontró ningún nido parasitado por tordo renegrado (*Molothrus bonariensis*).



Figura 3.5- Huevos de Cachirla Pálida de una puesta abandonada (izquierda) y dos huevos no eclosionados de una puesta exitosa (derecha).

No se encontró correlación entre el tamaño de los huevos con el momento de la temporada para el largo ($R^2_{\text{largo}} = 0,03$), el ancho ($R^2_{\text{ancho}} = 0,07$) ni la masa ($R^2_{\text{masa}} = 0,12$). Tampoco hubo variación significativa entre temporadas para el largo ($F_{\text{largo}} = 0,32$; $gl_1 = 2$; $gl_2 = 52$), $P = 0,73$), el ancho ($F_{\text{ancho}} = 0,04$; $gl_1 = 2$, $gl_2 = 50$), $P = 0,95$) ni la masa ($F_{\text{masa}} = 1,27$; $gl_1 = 2$, $gl_2 = 50$, $P = 0,28$). En los nidos en los que se pudo determinar el orden de puesta ($N = 9$) éste no influyó significativamente en el largo ($F_{\text{largo}} = 0,65$; $gl_1 = 1$, $gl_2 = 20$; $P = 0,59$), el ancho ($F_{\text{ancho}} = 0,62$; $gl_1 = 1$, $gl_2 = 20$; $P = 0,61$) ni la masa ($F_{\text{masa}} = 0,53$; $gl_1 = 3$, $gl_2 = 20$; $P = 0,67$).

Tamaño de puesta, períodos de construcción, puesta, incubación y pichones

Basado en una submuestra de nidos ($N = 9$) encontrados durante la construcción o puesta, la puesta de huevos ocurrió diariamente durante la mañana temprana (antes de las 8:00 AM). La construcción del nido demoró en promedio $6,7 \pm 0,5$ días (rango = 6 – 8 días, $N = 3$ nidos encontrados en estadios tempranos de construcción). El tamaño de puesta promedio fue de $3,8 \pm 0,06$ huevos (rango = 3 – 5 huevos, $N = 67$ nidos con puestas completas), por lo que la duración promedio del período de puesta fue de 2,8 días (ver más adelante). El tamaño de puesta más frecuente fue de cuatro huevos (Tabla 3.1). El tamaño de puesta no varió significativamente entre temporadas ($F = 0,28$; $gl_1 = 2$, $gl_2 = 63$; $P = 0,76$) ni a lo largo de cada temporada reproductiva ($R^2 < 0,001$).

Tabla 3.1- Frecuencia de los diferentes tamaños de puesta encontrados para la Cachirla Pálida en las tres temporadas reproductivas de estudio, basado en 67 nidos con puestas completas.

Tamaño de puesta	2017-2018	2018-2019	2019-2020
3 huevos	4	6	6
4 huevos	11	13	22
5 huevos	0	3	2

La incubación comenzó con la puesta del anteúltimo huevo y tuvo una duración de $13,5 \pm 0,2$ días (rango = 13 – 14 días, $N = 7$ nidos monitoreados desde la puesta que llegaron a completar la incubación) y los pichones permanecieron en el nido en

promedio $11,5 \pm 0,55$ días (rango = 9 – 14 días, N = 12 nidos monitoreados desde la eclosión hasta que abandonaron el nido).

En 5 parejas reproductivas de las que se encontraron intentos de nidificación consecutivos, el tiempo entre un intento fallido y el inicio de la siguiente puesta fue de aproximadamente entre 10 y 12 días. En ningún caso se reutilizaron nidos preexistentes ni sus materiales para construir nuevos nidos.

Éxito reproductivo

Se conoce con precisión el destino de 90 nidos. Sólo el 27,8 % (N = 25) de los nidos fue exitoso y la depredación fue la principal causa de fracaso (80 % de los fracasos, N = 52), seguida por los abandonos provocados por eventos climáticos extremos (9,2 % de los fracasos, N = 6) al igual que los provocados por causas desconocidas (9,2 % de los fracasos, N = 6), mientras que sólo se registró un evento de pisoteo por ganado vacuno (1,5 %, N = 1). En dos nidos se confirmó que la incubación continuó luego de inundarse, aunque ambos fueron depredados antes de la eclosión, haciendo imposible confirmar la viabilidad de estas puestas. Los detalles por temporada reproductiva de cada destino se encuentran en la Tabla 3.2.

Dentro de cada temporada reproductiva, las causas de fracaso se mantuvieron constantes, a excepción de los abandonos por causas climáticas, que estuvieron concentrados en los meses de noviembre y diciembre (Figura 3.6).

La supervivencia de huevos fue de $98 \pm 1,3$ % (rango = 50 – 100 %, N = 36 nidos con puesta completa que completaron su incubación). El éxito de eclosión (proporción de huevos de una puesta que eclosionaron) fue de $87,6 \pm 3,2$ % (rango = 25 – 100 %, N = 36). El éxito de volantoneo (proporción de volantones sobre pichones nacidos en cada nido exitoso) fue de $90,7 \pm 4,2$ % (rango = 25 – 100 %, N = 25), y cada nido exitoso produjo en promedio 2,8 volantones.

Tabla 3.2- Proporción de los destinos de los nidos de Cachirla Pálida en cada temporada reproductiva y entre las tres temporadas (2017-2020). Se detallan el porcentaje de éxitos y fracasos y el porcentaje de fracasos debidos a depredación, pisoteo y abandonos. Los abandonos se encuentran desglosados de acuerdo a sus motivos.

Destino	2017-2018	2018-2019	2019-2020	Total
Exitosos	16,0 %	25,0 %	35,9 %	27,8 %
Fracasos	84,0 %	75,0 %	64,1 %	72,2 %
Depredación	78,9 %	66,7 %	92,0 %	80,0 %
Pisoteo	0,0 %	0,0 %	4,0 %	1,5 %
Desconocido	10,5 %	14,3 %	0,0 %	9,2 %
Clima	10,5 %	19,0 %	4,0 %	9,2 %

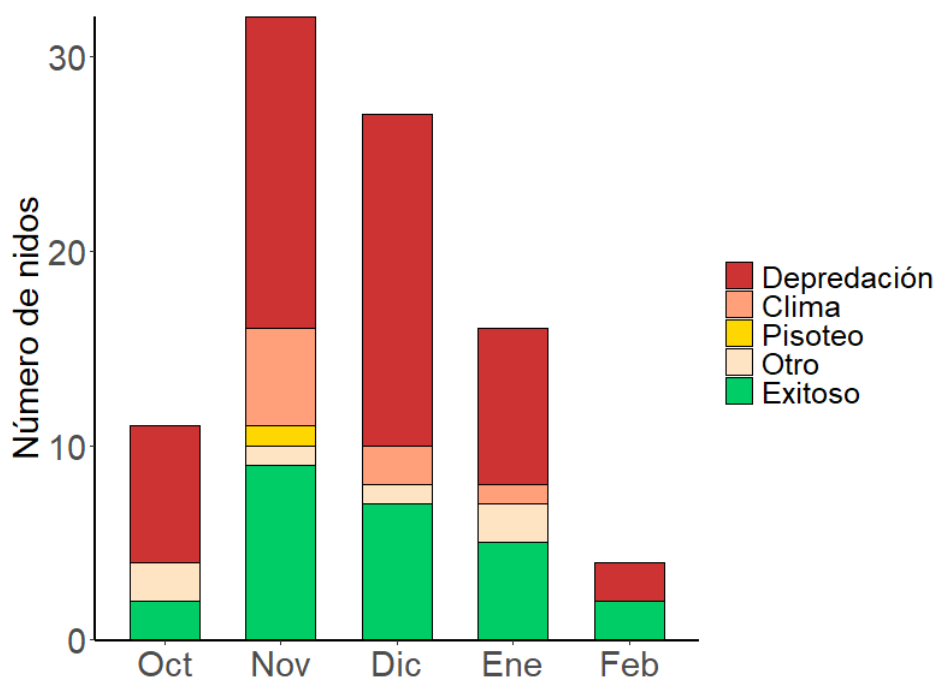


Figura 3.6- Destino de nidos de Cachirla Pálida de acuerdo al mes de la temporada, considerando nidos de todas las temporadas reproductivas (2017-2020).

DISCUSIÓN

Éste es hasta la fecha el primer estudio de nidificación de la Cachirla Pálida con un monitoreo exhaustivo de nidos, y representa un avance en el conocimiento de las aves del pastizal pampeano. Entre los principales resultados, se destacan: 1) la temporada reproductiva es larga, abarcando casi cinco meses entre el primer nido activo y el último; 2) el tamaño modal de puesta fue de cuatro huevos, con algunos pocos casos de cinco, sin reducción del tamaño de puesta a lo largo de la temporada; 3) el periodo de incubación fue similar a los de estudios previos en especies similares, pero los pichones permanecieron en el nido relativamente pocos días antes de abandonarlo comparado con cachirlas de otras regiones; 4) hubo una alta proporción de nidos fallidos, siendo la depredación la causa más importante de fracaso; 5) no hubo presencia de parasitismo de cría por parte de *Molothrus bonariensis*.

La extensión de la temporada reproductiva fue de aproximadamente cinco meses (fines de septiembre a mediados de febrero), diferente a la reportada para la Cachirla Pálida en Bolivia por Tyler et. al (2020), donde sólo se menciona que se reproducen de noviembre a enero. Comparando con otras especies de cachirlas, Freitas y Francisco (2012) también reportaron en Brasil una temporada de casi 5 meses, aunque desde julio a noviembre, para la *A. lutescens*. La temporada es un poco más corta para *A. novaeseelandiae* en Australia, que se extiende entre noviembre y febrero (Norment & Green 2004). En especies más estudiadas del hemisferio norte, estas temporadas son en general de menor extensión, siendo de tres a cuatro meses en *A. spragueii* de Canadá, que reproduce sólo de mayo a julio (Davis 2018), y en *A. pratensis* en Holanda, que reproduce desde fines de abril a julio (van Oosten 2016). Las temporadas reproductivas largas en especies neotropicales comparadas con especies de latitudes altas del hemisferio norte han sido observadas en varias especies de passeriformes, y se cree que se debe a que las condiciones favorables para la reproducción duran más tiempo y permiten realizar múltiples intentos reproductivos con tamaño de puesta menor (Martin 1996; Segura et al. 2015).

El tamaño de puesta de la Cachirla Pálida fue menor que en especies de cachirlas de regiones templadas del hemisferio norte, donde las puestas de cinco, seis e incluso siete huevos son frecuentes (Coulson 1956; Hendricks 2003; Davis 2018). Una de las posibles explicaciones es que el tamaño de puesta en aves de zonas templadas del Neotrópico está limitado evolutivamente por las altas tasas de depredación de nidos, que hacen que una puesta más numerosa no sea ventajosa, debido a que conlleva un gasto de energía mayor en un intento que tiene muchas

chances de fracasar (Martin 2000), o porque una gran cantidad de huevos o pichones aumenta las chances de ser encontrado por algunos depredadores (Doligez & Clobert 2003). En este sentido, otros passeriformes en el sitio de estudio también mostraron tamaños de puesta reducidos y tasas de depredación altas en comparación con sus contrapartes del hemisferio norte (Segura *et al.* 2015; Gonzalez 2020). Las tasas de depredación y supervivencia de nidos de la Cachirla Pálida se analizan y discuten en profundidad en el Capítulo 5. Por otra parte, el tamaño de puesta no varió a lo largo de la temporada reproductiva. Varias aves de pastizal tienen puestas más chicas hacia el final de la temporada (Giocomo *et al.* 2008; Jones *et al.* 2010), que podrían deberse a una peor condición energética de las hembras luego de invertir en nidadas previas (Klomp 1970), o como respuesta a un aumento en la tasa de depredación (Doligez & Clobert 2003). La Cachirla Pálida tuvo puestas relativamente chicas durante toda la temporada, mientras que el riesgo de depredación fue constantemente alto (ver Capítulo 5), lo que podría minimizar las ventajas de reducir el tamaño de puesta a lo largo del tiempo.

El período de permanencia de pichones en el nido fue en general corto, aunque bastante variable (9 a 14 días). Los pichones de Cachirla Pálida son capaces de abandonar el nido a distintas edades y permanecer ocultos entre el pasto en las cercanías mientras continúan siendo alimentados por sus padres (*obs. personal*), como ya fue observado para *A. furcatus* por Plotnick (1953). Esta habilidad, sumada al crecimiento relativamente rápido de los pichones (ver también Capítulo 6), podría suponer una ventaja frente a la exposición de los nidos en el suelo, al posibilitar la supervivencia de al menos una parte de los pichones ante un potencial evento de depredación u otro disturbio.

El porcentaje de nidos exitosos fue de ~28 %, algo menor que lo reportado para otras cachirlas de regiones templadas del hemisferio norte (Coulson 1956; Rauter *et al.* 2002; Davis 2018), aunque similar a lo encontrado para otros passeriformes en el que nidifican en bosques en el área de estudio (Segura *et al.* 2015; Gonzalez 2020) (ver Tabla anexa 1). La depredación fue la principal causa de fracaso, como es habitual para los passeriformes de la región Neotropical (Martin 1993b; Mezquida & Marone 2001; Segura *et al.* 2015; Gonzalez 2020). La segunda causa de fracaso fueron los abandonos inducidos por lluvias, los cuales se debieron a eventos de precipitación puntuales mayores a 25 mm en pocas horas (datos del Servicio Meteorológico Nacional – SMN). Sin embargo, los abandonos provocados por lluvias fueron bastante raros, y posiblemente dependen tanto de la cantidad de precipitaciones como de la ubicación de los nidos en cuanto a elevación e inclinación

del suelo, entre otros. La temporada 2018-2019 fue particularmente abundante en lluvias fuertes (ocho eventos entre 25 y 106 mm de precipitación; datos del SMN), y aun así sólo cuatro nidos resultaron abandonados por inundación. Por otra parte, al observar que la incubación puede continuar en nidos inundados, es posible que la Cachirla Pálida esté adaptada hasta cierto punto a nidificar en terrenos bajos con posibilidad de anegamientos cortos.

Los abandonos por motivos desconocidos ocurrieron en la misma proporción que los inducidos por el clima. Algunos de estos eventos podrían ser atribuidos a la sensibilidad al monitoreo, especialmente aquellos abandonos ocurridos inmediatamente después de ser descubiertos durante su etapa de puesta de huevos o incubación temprana, momentos en los cuales muchas aves son propensas a abandonar el nido y empezar uno nuevo (Winter *et al.* 2003), y otros a eventos de depredación parcial. Cabe aclarar que, ante todo, para este estudio se priorizó disturbar el ambiente del nido lo menos posible durante todas las etapas (se retoma la discusión sobre este aspecto en el Capítulo 7). Otra posible explicación para algunos abandonos es la presencia continua de ganado en algunos sectores, ya que puede inducir el abandono de nidos debido a las modificaciones que provoca en el pasto y el movimiento continuo de muchos animales grandes (Temple *et al.* 1999; Bleho *et al.* 2014). Finalmente, el pisoteo por ganado vacuno estuvo presente, aunque fue extremadamente raro ($N = 1$), sugiriendo que con la baja densidad de ganado presente en este sitio de estudio es un evento con muy bajas probabilidades de ocurrencia, no directamente relacionado a la cantidad de animales por superficie (Jensen *et al.* 1990).

Un último dato a destacar es la ausencia total de parasitismo de cría por parte del Tordo Renegrado *Molothrus bonariensis*, considerando la gran presencia de esta especie en el sitio de estudio (Segura & Reborada 2012b; Segura *et al.* 2016; Gonzalez 2020). Las cachirlas están citadas como hospedadores comunes de diversos parásitos de cría, incluyendo otras especies de tordos en América (Salvador 2012; Lowther 2018) y cucos en Europa (Davies 2010), a la vez que muchas aves que nidifican en los bosques de este mismo sitio son víctimas frecuentes y con gran intensidad del Tordo Renegrado (Segura *et al.* 2016; Gonzalez 2020). Además, es bien conocida la asociación entre los tordos y el ganado vacuno (Chace *et al.* 2005), el cual se haya presente en todo el terreno que las cachirlas utilizaron para nidificar en nuestro sitio de estudio. En este contexto, por qué ninguno de los nidos de Cachirla Pálida fue afectado por el Tordo Renegrado abre las puertas a futuros estudios más específicos sobre las interacciones parásito-hospedador de las cachirlas y sus

posibles defensas. Una posible explicación es que otros hospedadores resulten más efectivos para el Tordo Renegrado, quizás porque el bajo éxito reproductivo de la Cachirla Pálida (ver Capítulo 5) no la hace conveniente, o porque la densidad de nidos es muy baja para ser elegida frente a otras especies hospedadoras más frecuentes (ver Zimmerman 1983; Medina & Langmore 2019). En este mismo sitio de estudio, otras especies de pastizal tampoco fueron parasitadas durante todo el período de monitoreo, como el Cachilo Ceja Amarilla *Ammodramus humeralis* (Colombo *et al.* 2021), el Pecho Colorado *Leistes superciliaris*, el Misto *Sicalis luteola* y las otras tres especies de *Anthus* presentes en el sitio (*datos no publicados*), lo que genera nuevos interrogantes sobre el mecanismo de selección de hospedadores del tordo Renegrado en esta región.

Si bien este es un capítulo fundamentalmente descriptivo, los resultados se basan en datos de un gran número de nidos obtenidos a través de muestreos sistemáticos durante múltiples temporadas reproductivas, a diferencia de los datos anecdóticos publicados previamente. Este tipo de estudios basados en muestreos sistemáticos sobre la fauna nativa es fundamental dado el acelerado ritmo de conversión y transformación de los pastizales en la época actual. La información sobre las variables reproductivas generales representa un aporte de importancia para el entendimiento de las aves de los pastizales pampeanos, ya que, a pesar de ser parte de los ecosistemas más modificados del mundo, son todavía insuficientes los estudios sobre la nidificación de las aves que los habitan (Azpiroz *et al.* 2012; Pretelli *et al.* 2015). Estos datos sientan una base para el análisis de variables que puedan afectar el éxito reproductivo de la Cachirla Pálida (las cuales se analizan en más profundidad en el Capítulo 5), así como para estudios en otras especies de pastizal con comportamientos reproductivos similares (aves que nidifican en pastizales cortos directamente a nivel del suelo). Además, se amplía el conocimiento sobre la ecología de las aves de pastizal en general y pueden ser de utilidad para el manejo de este sitio y otros bajo el mismo régimen productivo.

CAPÍTULO 4 – TERRITORIOS DE CRÍA Y SELECCIÓN DE LOS SITIOS DE NIDIFICACIÓN

RESUMEN

Las características de los territorios de cría y de los sitios de nidificación de las aves son de vital importancia para su reproducción, ya que de ellas dependen factores como la competencia intra e interespecífica, la disponibilidad de alimento y la exposición a depredadores. En este capítulo se caracteriza la extensión de los territorios de cría de la Cachirla Pálida y se evalúan la selección de características para sus sitios de nidificación con respecto a su ubicación dentro de la matriz de pastizal y características de la vegetación alrededor del nido. Se utilizaron modelos lineales generalizados para comparar las características de la vegetación de los sitios de nidificación con las de puntos aleatorios dentro del territorio de cría. Los territorios de cría tuvieron un radio promedio de 43 m y una superficie de 0,6 has. La mayoría de los nidos se ubicó en pastizales dominados por flechillas (53,3 %), seguidos por los pastizales mixtos (39,1 %) y en último lugar los pastizales bajos de canutillos (7,6 %), lo cual difiere de la superficie disponible de cada tipo de pastizal en el sitio de estudio, mostrando selección por el flechillar. La Cachirla Pálida evitó ubicar sus nidos en el área dentro de los 50 m de distancia a los bordes de hábitat, utilizando lugares más alejados. El análisis de selección de sitio dentro del territorio de cría mostró que seleccionaron sitios con mayor obstrucción visual superior y obstrucción horizontal baja a intermedia con respecto a lo disponible. Estos resultados aportan un componente fundamental de requerimientos de hábitat para esta especie. Por un lado, se puede suponer que los requerimientos de área son bastante amplios debido a que la Cachirla Pálida evita los bordes de pastizal. Por otro lado, la importancia del flechillar para la ubicación de los nidos y la elección de las características los sitios de nidificación son datos importantes para el manejo del pastizal en sí, ya que son características que se pueden ver afectadas por el uso de la tierra.

INTRODUCCIÓN

Las características del hábitat que las aves seleccionan para establecer sus territorios y construir sus nidos tienen consecuencias importantes para su reproducción y supervivencia (Davis 2005; Ruth & Skagen 2017), ya que de esta dependen factores importantes como la disponibilidad de alimento y la exposición a predadores (Martin 1993b; Lyons *et al.* 2015). El concepto de territorio para los paseriformes ha recibido muchas definiciones, siendo la de “territorio tipo A” (Nice 1941) la más ligada a su función en la reproducción, que define al territorio de cría como un área exclusiva donde una pareja reproductiva puede completar un ciclo de nidificación sin interferencias de otros individuos de la misma especie. Estos territorios cumplen diversas funciones, incluyendo el establecimiento de las parejas reproductivas, asegurar el cuidado parental y la disponibilidad de alimento para los pichones, hasta reducir el riesgo de enfermedades y depredación (Both & Visser 2000; Jones 2011; Flockhart *et al.* 2016). El tamaño de los territorios de cría de las aves es especialmente relevante para maximizar las posibilidades de éxito, principalmente debido a que dentro de éstos se encuentran los recursos que las parejas van a usar durante el período reproductivo (i.e., alimentos, materiales y sitios para construir nidos) (Arvidsson *et al.* 1997; Juárez *et al.* 2020). Es por eso que conocer el tamaño de los territorios proporciona información útil para el manejo de poblaciones (Jones 2011).

Dentro del territorio de cría, las aves seleccionan algunas características específicas del ambiente para establecer sus nidos. En los pastizales, pueden seleccionar diferentes combinaciones de variables como la composición específica del pastizal, la presencia y densidad de vegetación leñosa, la densidad y altura general del pasto, y la distancia a bordes de hábitats adyacentes (Davis 2005; Keyel *et al.* 2013; Ruth & Skagen 2017). En varias aves de pastizal se ha encontrado que la densidad de nidos suele ser menor cerca de algunos tipos de bordes, particularmente de bosques y caminos (Fletcher & Koford 2003; Renfrew *et al.* 2005; Perkins *et al.* 2013), mientras que las características del pasto que seleccionan para emplazar el nido suelen ser diferentes en cada especie (Davis 2005; Fisher & Davis 2010). En términos adaptativos, la elección del sitio de nidificación debería favorecer características que maximicen el éxito reproductivo (Devries *et al.* 2018), aunque frente a alteraciones en algunas condiciones del ambiente pueden ocurrir “trampas ecológicas” donde las especies seleccionan sitios donde tienen menor éxito (Renfrew *et al.* 2005; Gilroy & Sutherland 2007; Devries *et al.* 2018). Por lo tanto, identificar las variables que las aves seleccionan para emplazar sus territorios y sus nidos es un complemento

importante para evaluar su éxito reproductivo (Jones 2011), más aún cuando su hábitat se encuentra bajo condiciones cambiantes.

Con respecto a las cachirlas, se sabe que son en general habitantes de pastizales de pastos cortos, a distintas elevaciones y con distintos niveles de humedad dependiendo de la especie (Winkler *et al.* 2020), aunque la dificultad de identificar las especies a campo ha hecho que definir sus hábitats sea particularmente complicado y poco fiable hasta tiempos recientes (Lopes & de Vasconcelos 2011; Raimilla *et al.* 2012; Norambuena *et al.* 2017). La Cachirla Pálida ha sido bastante problemática en este sentido, siendo su distribución objeto de debate hasta hace algunos años (Casañas 1997; Lopes & de Vasconcelos 2011; Raimilla *et al.* 2012). Actualmente, se sabe que habita pastizales cortos de una altura aproximada de 50 cm, con arbustos esparcidos que son utilizados para posarse y emitir su canto territorial (Casañas 1997; Raimilla *et al.* 2012). Hay poca información sobre su uso de hábitat en la Región Pampeana, y particularmente se desconocen datos sobre los tamaños de territorios de cría y características de los sitios de nidificación. Esto es una grave faltante debido al continuo estado de modificación bajo el que se encuentran estos pastizales (Azpiroz *et al.* 2012).

El objetivo de este capítulo es, por un lado, caracterizar la extensión de los territorios de cría de la Cachirla Pálida. Por otro lado, evaluar la selección de los sitios de nidificación en la matriz de pastizal con respecto a la estructura general del pastizal y las distancias a los bordes de hábitat, y finalmente evaluar la selección de características de la vegetación alrededor del nido. Aunque hay poca información sobre la selección de sitios de nidificación de esta especie, se parte de una serie de predicciones basadas en otros motacílidos y aves de pastizal en general (Tabla 4.1).

Tabla 4.1- Predicciones de la selección de sitios de nidificación de la Cachirla Pálida, basadas en conocimientos generales sobre motacílidos y otras aves de pastizal que anidan sobre el suelo en general.

Variable	Selección	Explicaciones	Referencias
<i>Ubicación en la matriz de pastizal</i>			
Distancia a bordes de pastizal	Positiva	Estar cerca de los bordes del pastizal reduce la eficiencia de búsqueda de alimento; los bordes pueden albergar más depredadores.	[1, 2, 3]
<i>Vegetación alrededor del nido</i>			
Altura de la mata soporte	Negativa	Las cachirlas están adaptadas a nidificar en pastos cortos.	[4,5]
Distancia a percha más cercana	Positiva	Las perchas podrían atraer depredadores aéreos.	[6,7]
Cantidad de vegetación leñosa	Negativa	Árboles y arbustos podrían atraer depredadores aéreos y terrestres que los usan como refugio.	[4,6,7]
Porcentaje de suelo cubierto	Positiva	Zonas con vegetación más densa proveen más sitios con mejor ocultamiento.	[4,9]
Obstrucción visual del nido	Positiva	Mayor ocultamiento del nido dificulta que sea encontrado por depredadores.	[9,10, pero ver también 11 y 12]

[1] Bollinger & Gavin 2004; [2] Renfrew *et al.* 2005; [3] Perkins *et al.* 2013; [4] Davis 2005; [5] Winkler *et al.* 2020; [6] Wolff *et al.* 1999; [7] Nennering & Koper 2018; [8] Bakker 2003; [9] Fisher & Davis 2010; [10] Guilherme *et al.* 2018; [11] Götmark *et al.* 1995; [12] Magaña *et al.* 2010.

MÉTODOS

Tamaño de territorios de cría

Para delimitar el tamaño de los territorios, se utilizó la técnica de “mapeo de levantamientos” («flush mapping», Wiens 1969), que resulta apropiada para aves que realizan cantos territoriales desde pastos o arbustos cortos (Jones 2011), como es el caso de la Cachirla Pálida. Para ello, durante la temporada 2019-2020 se realizó una exploración del sitio de estudio en busca de machos realizando despliegues territoriales (cantos desde arbustos y repetidos vuelos ascendentes; ver Capítulo 1). Luego, cada macho identificado fue seguido repetidas veces hasta sus puntos de apoyo desde los que cantaba. Se tomó la posición con un GPS de cada punto en donde el macho cantaba posado en la vegetación o en el suelo. El proceso se repitió hasta obtener 10 puntos para cada macho monitoreado, que fueron luego utilizados para definir su territorio de cría. En numerosas oportunidades se tuvieron que descartar potenciales territorios de cría porque los machos no volvían a emitir cantos en cantidad suficiente, o se observaba un comportamiento extraño debido a la presencia del investigador u otras especies de aves que interferían con los cantos. Por esta razón, solo se realizó este muestreo en una sola de las temporadas reproductivas estudiadas.

Selección de sitios de nidificación en la matriz de pastizal

La metodología de búsqueda sistemática de nidos de Cachirla Pálida se detalla en el Capítulo 2. En este capítulo se reporta la cantidad de nidos encontrados en cada tipo de pastizal según las características descritas en el Capítulo 2: A) pastizales con predominio de canutillos, B) pastizales con predominio de flechillas y C) pastizales con proporciones similares de flechillas, chilcas y carquejas. Para describir la ubicación de los nidos con respecto a los bordes del pastizal, se consideraron bordes de rutas y bosques en conjunto (bordes “abruptos”, de ambientes que no podrían ser utilizados por cachirlas), siendo la variable analizada la mínima distancia obtenida a uno de los bordes mencionados. La forma de medición de distancias se encuentra descrita en el Capítulo 2.

Selección de características de vegetación alrededor del nido

Las variables de vegetación alrededor del nido analizadas fueron: altura de la mata soporte, distancia a la percha más cercana, cantidad de vegetación leñosa en el área circundante (radio de 5 m), porcentaje de suelo cubierto, y dos medidas de densidad que influyen en el ocultamiento del nido: IOV (índice de obstrucción visual) horizontal (incluyendo como variables separadas el promedio y las lecturas mínimas y máximas en cada nido) e IOV superior. La metodología de obtención de estas variables se detalla en el Capítulo 2.

Además de las variables de vegetación asociadas a cada nido, se midieron las mismas variables en un punto aleatorio ubicado dentro de un radio de 5 a 50 m del nido. Se estableció un máximo de 50 m de radio para procurar mantenerse dentro del territorio de cría, basado en los resultados preliminares del tamaño de territorio (ver Resultados más abajo), y un mínimo de 5 m para evitar que las medidas de vegetación estuvieran sesgadas por la cercanía al punto original. Los puntos aleatorios se establecieron inmediatamente después de tomar las medidas en el nido, eligiendo un número al azar entre 5 y 50 para obtener una distancia en metros y otro entre 0 y 360 para obtener una dirección en grados desde el centro del nido real.

Análisis de datos

Tamaño de territorios de cría: los datos de los puntos GPS fueron analizados en el software QGIS para establecer el área mínima de los territorios, utilizando la herramienta de “Geometría mínima delimitadora”, con forma de círculo. Se utilizaron círculos en lugar de polígonos debido a que los puntos tomados pueden verse limitados por la disponibilidad de perchas usadas por los adultos para el canto, restringiendo en gran medida el área de las figuras geométricas con ángulos. Se reportan los valores de área y radio de los círculos obtenidos como media \pm error estándar.

Selección de sitios de nidificación en la matriz de pastizal: se crearon puntos al azar (N = 93) dentro del territorio de búsqueda de nidos, para comparar la localización de los mismos con los nidos reales (N = 93), considerando el tipo de pastizal en el que se encontraron según lo descrito en el Capítulo 2 (tipo A = cortos dominados por canutillos, tipo B = medios dominados por flechillas, y tipo C = mixtos dominados por carquejas, flechillas y chilcas). Estos puntos fueron definidos en el programa QGIS,

utilizando la herramienta “Puntos aleatorios” (QGIS Development Team 2020). Posteriormente, se realizó una prueba de Chi-cuadrado (X^2) comparando la ubicación de los nidos reales en cada tipo de pastizal con la ubicación de los puntos aleatorios establecidos sobre el mapa, para evaluar si hubo diferencias significativas, con grados de libertad = 2 y $\alpha = 0,05$.

Para analizar la ubicación de los nidos con respecto a los bordes de pastizal, se dividió la superficie de búsqueda de nidos en tres intervalos de distancia a los bordes “abruptos” (rutas o bosques como conjunto): uno cercano de 0 a 50 m, otro de 50 a 100 m y otro > 100 m, considerando que estos intervalos se podrían hallar bajo la influencia de distintos tipos de depredadores y afectan la percepción del paisaje de las aves (Keyel *et al.* 2013; Perkins *et al.* 2013). Se comparó la frecuencia de nidos encontrada en cada intervalo con la esperada en una distribución al azar (i.e., cantidad de nidos directamente proporcional a la superficie ocupada por cada intervalo) para obtener un valor de X^2 con grados de libertad = 2, que fue comparado con un X^2 de referencia para evaluar si hubo diferencias significativas, considerando un $\alpha = 0,05$.

Selección de características de vegetación alrededor del nido: para evaluar la selección de estas variables (altura de mata soporte, distancia a percha más cercana, IOV horizontal, IOV superior, cantidad de vegetación leñosa en el área), se utilizó un diseño de “caso – control” (Keating & Cherry 2004), codificando la variable respuesta como 1 = nido, y 0 = punto aleatorio, y las variables tomadas en cada uno como posibles variables explicativas de efectos fijos. Se incluyeron términos cuadráticos para las variables de IOV horizontal y altura de la mata, para tener en cuenta la posibilidad de selección de no lineal de estas características (por ejemplo, sitios con valores intermedios de altura y cobertura visual). Se analizó la selección a escala de territorio utilizando modelos lineales generalizados mixtos. Se consideraron pares de “caso – control” siendo el “caso” el nido propiamente dicho y el “control” su punto aleatorio asociado entre los 5 – 50 m de radio, incluyendo la identidad del par como factor aleatorio para considerar la falta de independencia de los puntos.

Previo a la construcción de modelos, se analizó si alguna de las variables explicativas estaba correlacionada con alguna otra variable, considerando que dos variables podrían causar problemas de multicolinealidad si el coeficiente de correlación entre ambas (r) fue mayor o igual a 0,7 (Dormann *et al.* 2013).

En caso de que ninguno de los modelos destacara por sobre los demás (i.e., muchos modelos no anidados con soporte similar y ninguno mayor a 0,9; Grueber

et al. 2011), se utilizó el promediado de modelos. El mismo se realizó mediante el método de “promediado natural”, que evalúa solamente los modelos en que cada variable de interés está presente para estimar sus parámetros promediados (Burnham & Anderson 2002). Este método es particularmente útil para identificar y cuantificar la influencia de cada variable de interés (Grueber *et al.* 2011). Los predictores fueron estandarizados a una media de 0 y desvío estándar de 0,5 antes de estimar los parámetros, para poder hacer una comparación directa de sus magnitudes (Grueber *et al.* 2011). También se tomaron en cuenta los pesos relativos de cada variable y, siguiendo las recomendaciones de Arnold (2010), se consideraron los intervalos de confianza del 85 % del parámetro estimado como medidas de su importancia en la selección.

RESULTADOS

Tamaño de territorios de cría

Se pudieron estimar las dimensiones de 14 territorios, los cuales tuvieron un radio de $43,1 \pm 1,9$ m (rango = 34,7 – 54,5 m), y una superficie de $0,6 \pm 0,05$ ha (rango = 0,4 – 0,9 ha) (Figura 4.1).

Selección de sitios de nidificación en la matriz de pastizal

De los 93 nidos encontrados entre las tres temporadas (2017 – 2020), siete (7,52 %) estuvieron localizados en pastizales del tipo A (cortos dominados por canutillos), 49 (52,68 %) en pastizales del tipo B (dominados por flechillas) y 37 (39,78 %) en pastizales del tipo C (mixtos dominados por carquejas, flechillas y pichanas). Los puntos aleatorios creados sobre el mapa se distribuyeron 21 (22,58 %) en pastizales tipo A, 36 en el tipo B (38,71 %) y 36 (38,71 %) en el tipo C, indicando que las cachirlas nidificaron más de lo esperado en pastizales del tipo B y menos en el tipo A ($\chi^2 = 9,00$, $P = 0,01$).

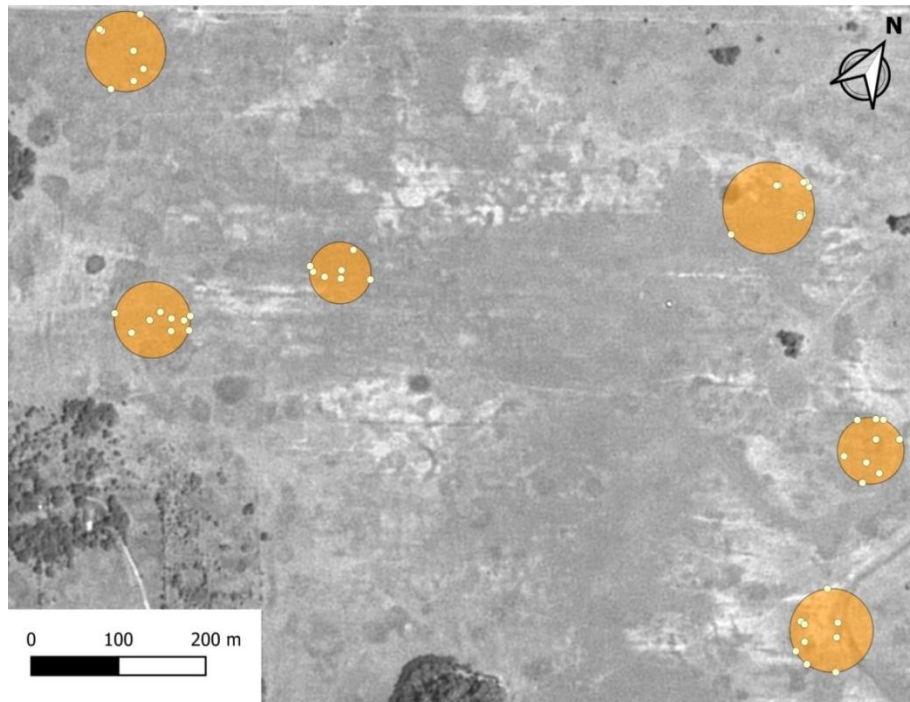


Figura 4.1- Territorios de cría de Cachirla Pálida estimados en el área de estudio. Los puntos blancos representan los lugares donde se observaron machos realizando despliegues territoriales obtenidos mediante la técnica de “flush-mapping”, y los círculos naranjas representan los territorios estimados para cada macho. Imagen de base provista por CONAE.

Con respecto a su ubicación relativa a los bordes de pastizal, las cachirlas ubicaron sus nidos con menor frecuencia de lo esperado dentro del intervalo a 50 m de distancia de los bordes ($N = 3$ nidos, esperado = 18 nidos), y con mayor frecuencia en los intervalos de 50 – 100 m ($N = 27$ nidos, esperado = 17), y de más de 100 m de distancia a los bordes ($N = 63$ nidos, esperado = 58 nidos) ($\chi^2 = 13,2$; $P = 0,001$) (Figura 4.2).

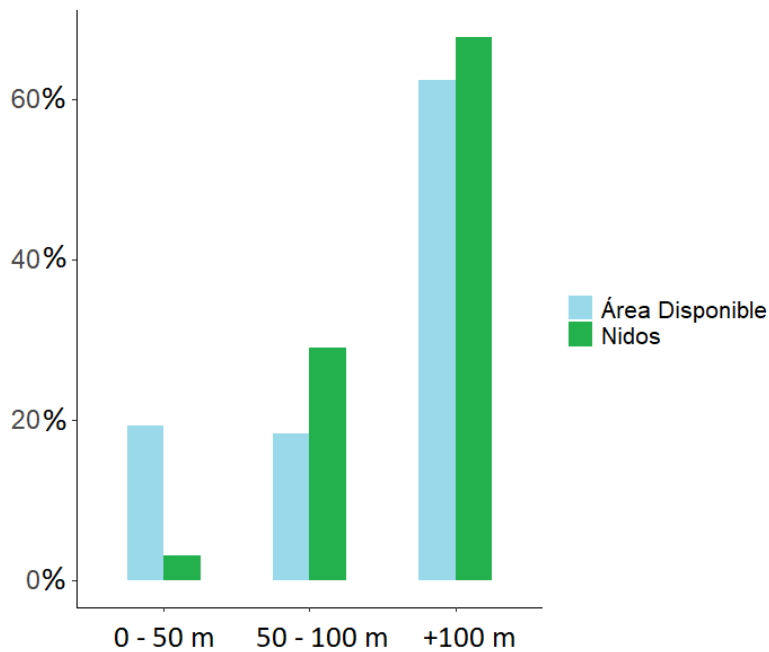


Figura 4.2- Porcentaje de nidos de Cachirla Pálida (verde) y de área disponible en el sitio de búsqueda (celeste) según su distancia a los bordes de pastizal (bosques y caminos en conjunto) en intervalos de 50 m.

Selección de características de vegetación alrededor del nido

Las medidas de las variables de vegetación medidas en los nidos y en los puntos aleatorios se resumen en la Tabla 4.2. Las tres variables de IOV horizontal (mínimo, máximo y promedio) se encontraron altamente correlacionadas ($r > 0,7$; $P < 0,01$), por lo que se utilizó solamente el IOV horizontal promedio para la construcción de modelos.

Ningún modelo de selección de variables de vegetación destacó por sobre los demás (Tabla 4.3), por lo que se procedió al promediado de modelos. Las variables más importantes para predecir la ubicación de un nido con respecto a los sitios aleatorios fueron la obstrucción visual horizontal (con su componente cuadrática) y la obstrucción visual superior, mientras que las demás variables promediadas tuvieron menor importancia y sus intervalos de confianza incluyeron el cero (Tabla 4.4). Los nidos se ubicaron con mayor frecuencia en zonas con IOV horizontal bajo a intermedio, y con mayor IOV superior que los puntos aleatorios (Tabla 4.4 y Figura 4.2).

Tabla 4.2- Media, error estándar y rango de las medidas de vegetación tomadas en nidos de Cachirla Pálida (N = 90) y los puntos aleatorios en la escala de territorio (N = 90). IOVh = IOV horizontal, IOVsup = IOV superior.

Variable	Nidos		Puntos aleatorios	
	Media \pm EE	Rango	Media \pm EE	Rango
% de suelo cubierto	97,65 \pm 0,51	(78 - 100)	92,56 \pm 1,26	(40 - 100)
IOVh mínimo	1,71 \pm 0,06	(1 - 3)	1,18 \pm 0,04	(1 - 3)
IOVh máximo	2,94 \pm 0,06	(2 - 5)	1,94 \pm 0,12	(1 - 8)
IOVh promedio	2,33 \pm 0,05	(1,5 - 3,75)	1,52 \pm 0,08	(1 - 6,25)
IOVsup	5,52 \pm 0,19	(0 - 8)	3,18 \pm 0,3	(0 - 8)
Altura de mata (cm)	46,71 \pm 2,12	(15 - 105)	56,43 \pm 2,47	(12 - 129)
Distancia a percha (m)	31,36 \pm 2,58	(6 - 178)	31,28 \pm 2,35	(2 - 140)
Cantidad de leñosas	25,59 \pm 3,64	(0 - 122)	23,03 \pm 2,8	(0 - 91)

Tabla 4.3- Modelos de efectos mixtos candidatos para explicar la selección de sitios de nidificación dentro del territorio (50 m de radio de cada nido), incluyendo como variables explicativas porcentaje de suelo cubierto (Cob), Índice de Obstrucción Visual horizontal promedio (IOVh), Índice de Obstrucción Visual superior (IOVsup), distancia a la percha más cercana (Percha) y cantidad de vegetación leñosa (Leñosas). Sólo se incluyen los modelos que suman el 0,95 del peso (w) total, y el modelo nulo como referencia

Modelo	k	AICc	Δ AICc	w
IOVh + IOVh ² + IOVsup	5	126,6	0,00	0,21
IOVh + IOVh ² + IOVsup + Percha	6	127,3	0,69	0,15
IOVh + IOVh ² + IOVsup + Cob	6	127,3	0,77	0,14
IOVh + IOVh ² + IOVsup + Leñosas	6	127,7	1,10	0,12
IOVh + IOVh ² + IOVsup + Percha + Cob	7	127,9	1,36	0,10
IOVh + IOVh ² + IOVsup + Percha + Leñosas	7	128,1	1,55	0,09
IOVh + IOVh ² + IOVsup + Cob + Leñosas	7	128,1	1,55	0,09
[...]				
Nulo	1	242,4	115,8	0,00

Tabla 4.4- Estimaciones de parámetros estandarizados promediando los mejores modelos de selección dentro de los territorios (50 m de radio de cada nido), incluyendo error estándar (EE), intervalos de confianza (IC) del 85 %, e importancia relativa (IR) de cada variable.

Variable	Coefficiente	EE	IC 85 %	IR
Constante	0,68	0,28	(0,28; 1,08)	-
IOVh	5,58	0,98	(4,17; 6,99)	1
IOVh ²	-5,75	1,29	(-7,60; -3,89)	1
IOVsup	1,83	0,54	(1,05; 2,60)	1
Percha	-0,53	0,42	(-1,13; 0,07)	0,38
Leñosas	-0,50	0,45	(-1,15; 0,15)	0,37
Cob	1,07	0,86	(-0,17; 2,31)	0,34

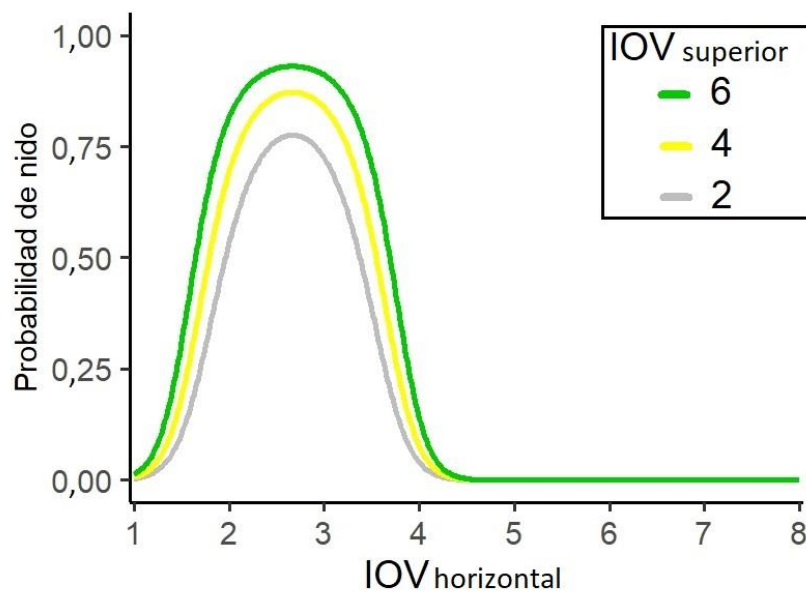


Figura 4.3- Predicción de la selección de sitios de nidificación de la Cachirla Pálida, de acuerdo con los parámetros promediados de los mejores modelos, incluyendo IOV horizontal (eje x) y distintos valores de IOV superior (líneas gris, amarilla y verde).

DISCUSIÓN

Ésta es hasta la fecha la primera caracterización de los sitios utilizados para nidificar por la Cachirla Pálida en el pastizal pampeano. También el primer reporte del tamaño de los territorios de cría para la especie y las cachirlas que habitan en territorio argentino. En primer lugar, la superficie de los territorios calculada (~45 m de radio) fue similar a otras especies de cachirlas estudiadas en regiones templadas del hemisferio norte (Jones 2011), aunque otras especies han demostrado defender territorios más grandes pero muy variables según la localidad en estudio (Kumstátová *et al.* 2004; Fisher & Davis 2011). Los tamaños de territorio de aves de pastizal están probablemente influenciados por la disponibilidad de recursos, competencia inter e intraespecífica y por la época dentro de la temporada reproductiva (Jones 2011). Además, las cachirlas suelen alimentarse en lugares alejados de sus territorios (Gibb 1956; Frey-Roos *et al.* 1995), por lo que sería de gran utilidad conocer qué recursos son defendidos por los machos de Cachirla Pálida en época reproductiva. Estudios de este tipo ayudarán a entender mejor los requisitos espaciales de aves del pastizal pampeano.

De forma general, los resultados sobre la selección de sitios para nidificar de la Cachirla Pálida muestran que no se disponen de forma aleatoria dentro de la superficie del sitio de estudio, a pesar de que el manejo (cría de ganado extensiva) es básicamente el mismo en toda su extensión. En primer lugar, se destaca el mayor número de nidos en pastizales con predominio de flechillas y mixtos, comparado con los tipos más cortos y ralos (ver Capítulo 2, Figura 2.2). Este resultado es de vital importancia al tener en cuenta el extremo grado de modificación que presentan los flechillares originales de la región Pampeana (Cabrera 1971). Durante la temporada reproductiva, la Cachirla Pálida podría ser particularmente sensible a la alteración o reemplazo de los flechillares, ya que esto limitaría la cantidad total de espacio utilizable para establecer nidos. Cozzani y Zalba (2009), por ejemplo, encontraron una marcada ausencia de nidos de aves de pastizal asociadas a flechillares (entre ellas la Cachirla Goteada *A. correndera*) en sitios donde este tipo de ambiente estaba muy alterado por la acción antrópica. Conociendo la dependencia de varias especies de aves que usan el flechillar para nidificar, es importante resaltar el valor de estos pastizales y la importancia de monitorearlos para asegurar su conservación, en especial teniendo en cuenta el rápido avance del reemplazo pasturas en las últimas décadas (Agra *et al.* 2015).

Por otra parte, también se encontró que las cachirlas pálidas prácticamente no nidificaron en un radio dentro de los 50 m de bordes abruptos (bordes de pastizal adyacentes a caminos o bosques, no a otros pastizales). Existen diversos mecanismos, no mutuamente excluyentes, que pueden explicar el proceso por el cuál las aves de pastizal evitan nidificar cerca de bordes de otros ambientes dentro de un rango determinado, incluyendo una menor eficiencia forrajera en esa zona (provocada por escasez de alimento en las cercanías, o una mayor competencia con especies asociadas a bordes) o un menor éxito reproductivo (como resultado de mayor ocurrencia de parasitismo de cría o mayores tasas de depredación) (Bollinger & Gavin 2004; Renfrew *et al.* 2005; Keyel *et al.* 2013). En este último caso, evitar los bordes podría ser una respuesta inmediata a un intento de nidificación fallido o una respuesta evolutiva a nivel de especie/género (Renfrew *et al.* 2005). En el Capítulo 5 se analizarán la influencia de la distancia a los bordes de hábitat sobre la supervivencia de nidos y se discutirá en conjunción con estas hipótesis. Que las aves eviten hacer sus nidos cerca de los bordes es un factor importante a tener en cuenta para entender los requisitos de espacio de una especie de cara a la conservación de los pastizales. Por una parte, limita el hábitat total disponible para nidificar más allá del tamaño total del parche de pastizal (Perkins *et al.* 2013). Por otra parte, este tipo de selección de sitios abiertos podría limitar la supervivencia de nidos en pastizales más fragmentados que los de este sitio de estudio, ya que en esos sitios se reducirían las ventajas evolutivas que a priori tiene evitar los bordes porque favorecen el movimiento de depredadores generalistas dentro del pastizal (Renfrew *et al.* 2005; Perkins *et al.* 2013). Este es un dato muy importante en el contexto de la invasión de algunas especies arbóreas exóticas en la región, capaces de reemplazar los pastizales en poco tiempo (Ghersa *et al.* 2002; Fernandez *et al.* 2017), las cuales tienen el potencial de reducir enormemente el espacio disponible para la nidificación de las aves.

Con respecto a las características generales de los sitios de nidificación dentro del territorio de cría, la Cachirla Pálida utilizó pastos relativamente cortos (~45 cm de altura) para emplazar sus nidos, y con una densidad de vegetación intermedia o baja. Seleccionó lugares con mayor ocultamiento visual superior y cobertura horizontal baja a media. La selección de sitios con mayor cobertura visual superior puede deberse a que ofrecen una protección contra las condiciones climáticas, así como a un menor riesgo de detección por depredadores aéreos (Fogarty *et al.* 2017). Con respecto a la selección de baja cobertura horizontal, es posible que las cachirlas seleccionen otros factores además del ocultamiento frente a depredadores, o que busquen un equilibrio entre ocultamiento del nido y visibilidad de los alrededores (Jones & Dieni 2007). Las

aves que realizan despliegues de distracción para desviar la atención de depredadores del nido, como la Cachirla Pálida (*obs. personal*), podrían verse beneficiadas por una obstrucción visual horizontal baja si esta facilita la detección de depredadores a tiempo (Götmark *et al.* 1995; Magaña *et al.* 2010) o hace sus despliegues más efectivos (Flaspohler *et al.* 2000). En el Capítulo 5 se evalúa si el ocultamiento del nido, tanto vertical como horizontal, afecta sus tasas de supervivencia.

Los resultados sobre las características de los territorios y sitios de nidificación proveen herramientas importantes para entender los requerimientos de hábitat de la especie. Éstos sugieren, por un lado, que la Cachirla Pálida necesita áreas de considerable tamaño para garantizar un mínimo número de parejas reproductivas, debido a la baja densidad de nidos encontrados en general, la mayor densidad de nidos en algunos tipos de pastizal con respecto a otros, y la poca utilización de los espacios cercanos a bordes de bosques o caminos. En este sentido, es importante remarcar la importancia del seguimiento y la protección, por ejemplo, de campos no utilizados o en reposo con respecto a la invasión de especies de árboles transformadoras de paisaje, como la Acacia Negra (Ghersa *et al.* 2002; Fernandez *et al.* 2017). Si bien hay esfuerzos locales de los propietarios para controlar esta especie, no son suficientes y no se efectúan en una gran porción del territorio, pudiendo verse nuevos parches de bosques de Acacia Negra regularmente en los últimos años (*obs. personal*). Es necesario realizar acciones coordinadas por las autoridades para evitar que esta especie avance de forma descontrolada sobre los pastizales de la Pampa Deprimida, que son de gran valor de conservación para muchas aves (Codesido & Bilenca 2021).

Por otra parte, las necesidades específicas de altura y cobertura de vegetación pueden ser utilizadas como marco para regular los regímenes de pastoreo de manera de mantener un hábitat utilizable para esta especie, dado que esta práctica puede modificar la densidad de la vegetación por la remoción de masa vegetal y por la proliferación de ciertas especies de pastos favorecidas por el ganado (Watkinson & Ormerod 2001). Una actividad ganadera moderada, que garantice un mínimo de densidad y altura de la vegetación durante la temporada reproductiva, podría proporcionar una considerable extensión de espacio utilizable por la Cachirla Pálida. Debido a la extensión del pastoreo bovino extensivo en la región (Matteucci 2012) y la poca prevalencia de áreas protegidas con regulación efectiva (Azpiroz *et al.* 2012), es importante avanzar hacia un manejo que considere las características de la vegetación que las aves utilizan dentro de los campos ganaderos (Isacch & Cardoni 2011). En este aspecto, es importante resaltar los esfuerzos realizados por la Alianza de Pastizal

en Argentina, Uruguay y Brasil, la cual se enfoca en promover prácticas agrícolas y ganaderas que favorezcan la biodiversidad (Aldabe *et al.* 2020). Los campos en la Pampa Deprimida con pastoreo rotativo enmarcados en esta iniciativa mostraron un incremento en la diversidad de aves con respecto a campos con pastoreo continuo fuera del proyecto, resaltando la presencia exclusiva de algunas especies (incluyendo la Cachirla Pálida) en los pastizales de la Alianza (Vaccaro *et al.* 2020). Además, estos campos bajo el régimen rotativo pueden incluso favorecer la producción de carne a largo plazo (Vaccaro *et al.* 2020). Iniciativas como ésta merecen ser reconocidas y es necesario trabajar con todos los sectores de la sociedad involucrados en la producción ganadera para promover estas prácticas que contemplan tanto la producción ganadera como la conservación de la biodiversidad (Codesido & Bilenca 2011) en más localidades del pastizal pampeano.

CAPÍTULO 5 – TASAS DE SUPERVIVENCIA DIARIA DE NIDOS

RESUMEN

La supervivencia de nidos es un componente fundamental de las condiciones y tendencias poblacionales de las aves. Siendo la depredación el principal factor de fracaso de nidos de aves, la mayoría de los estudios analizan las características del ambiente que pudieran estar relacionadas con la actividad de los depredadores, como la fragmentación de hábitat, las distancias a bordes de hábitat o el ocultamiento de los nidos. Además, la TSD puede variar por factores temporales, ya sea entre años, a lo largo del año o a lo largo del ciclo reproductivo. En este capítulo se obtiene la TSD poblacional de la Cachirla Pálida y se evalúa cómo es afectada por distintas variables ambientales (distancias a bordes de hábitat y tipo de pastizal, ocultamiento, altura del pasto, tipo de entrada) y temporales (año, momento de la temporada, edad del nido). La TSD estimada fue de $0,9106 \pm 0,0102$, arrojando una probabilidad de éxito para cada nido del 7,4 %. La TSD varió de forma cuadrática con la edad del nido, disminuyendo hacia la eclosión y aumentando hacia la fecha de volantoneo. Además, estuvo asociada negativamente con la distancia a los bordes de parches aislados de bosque, y fue mayor en los nidos con entrada lateral que en aquellos con entrada vertical. Una variación similar en función de la edad del nido ha sido descrita en varias especies de aves, y podría deberse a un incremento de la vulnerabilidad del nido frente a predadores a medida que progresa la incubación y se acumulan olores en el nido, que los hace más fáciles de encontrar; mientras que luego de pasada la eclosión, los adultos invierten cada vez mayor energía en la defensa y cuidado del nido. La influencia de la distancia a los bordes de parches de bosque fue contraria a lo esperado según la hipótesis del “efecto borde”. Es posible que la Cachirla Pálida se vea principalmente afectada por depredadores propios del pastizal abierto. Por último, los nidos con entrada lateral se encuentran totalmente cubiertos desde arriba, lo que limitaría la capacidad de detección por parte de los depredadores aéreos y a su vez provee más protección contra las lluvias fuertes. En general, la TSD de la Cachirla Pálida fue muy baja comparada con especies similares del hemisferio norte que están más estudiadas. La especie podría sobreponerse al éxito bajo gracias a que nidifica en un ambiente que todavía se encuentra en gran extensión, posee alta tasa de

supervivencia de pichones y un desarrollo relativamente rápido. Se remarca la necesidad de estudios de depredadores de nidos en la región pampeana, y, simultáneamente, de continuar con estudios de supervivencia de nidos en áreas con diferentes grados de alteración.

INTRODUCCIÓN

La supervivencia de nidos se define como la probabilidad de que un nido produzca al menos un volantón (i.e., de que sea exitoso) y es un componente fundamental del éxito reproductivo de las aves (Dinsmore *et al.* 2002). La supervivencia de nidos es una herramienta útil para conocer tendencias poblacionales y evaluar los distintos factores que puedan afectar la continuidad de una especie en el tiempo, lo que la provee de aplicaciones para el manejo de estas (Jehle *et al.* 2004). La tasa de supervivencia diaria (de ahora en más TSD), definida como las probabilidades de un nido de sobrevivir de un día hasta el siguiente (Mayfield 1975), es considerada un estimador más cercano a la realidad poblacional que el éxito aparente. Para muchas aves, sólo los nidos activos son factibles de ser encontrados, por lo que el éxito aparente estará sesgado positivamente debido a los nidos que fallaron antes de ser encontrados (Mayfield 1975). La TSD reduce este sesgo inherente y además, técnicas más modernas para modelarla permiten disminuir la cantidad de suposiciones necesarias para su cálculo e incorporar numerosas variables para explicar cambios en la misma (Rotella *et al.* 2004; Shaffer 2004).

En las aves de pastizal, la supervivencia de nidos puede verse afectada por una gran diversidad de factores. En la gran mayoría de las aves, la depredación de nidos es la principal fuerza que afecta su éxito reproductivo (Martin 1993a; Ibáñez-Álamo *et al.* 2015; Menezes & Marini 2017, ver también Capítulo 3). Es por esto que hay una gran cantidad de propiedades del hábitat que se cree modifican el éxito reproductivo debido a su influencia sobre la depredación de nidos. Sin embargo, debido a que la comunidad de depredadores de nidos es propia de cada región o sistema en estudio, la influencia de las distintas características del hábitat sobre la depredación de nidos es difícil de generalizar (Benson *et al.* 2013; Vetter *et al.* 2013).

Entre las variables más estudiadas que afectan la supervivencia de nidos, se encuentran la fragmentación del hábitat (Chalfoun *et al.* 2002; Stephens *et al.* 2004) y la cercanía a los bordes de hábitat, que pueden favorecer la presencia de algunos tipos de depredadores (Lahti 2001; Renfrew & Ribic 2003; Jensen & Finck 2004), aumentando las tasas de depredación. Sin embargo, los patrones para este “efecto borde” están mejor definidos en bosques, mientras que en aves de pastizal han arrojado resultados variados (Lahti 2001; Jones & White 2012; Keyel *et al.* 2013; Perkins *et al.* 2013). Considerando una escala menor, la supervivencia de nidos se ve afectada por características de vegetación alrededor del mismo (Martin 1993b). Un ocultamiento efectivo es fundamental para el éxito, particularmente en aves que no

pueden defender sus nidos de los depredadores a través de comportamientos agresivos (Burhans & Thompson 1998; Flaspohler *et al.* 2000; Jones & Dieni 2007), como podría ser el caso de la mayoría de motacílidos. En adición a la estrategia de ocultar el nido, muchas de estas aves recurren a despliegues de distracción (Humphreys & Ruxton 2020), por lo que puede ser necesario balancear el ocultamiento del nido con la visibilidad suficiente para detectar depredadores a tiempo y realizar correctamente los despliegues de distracción (Götmark *et al.* 1995; Magaña *et al.* 2010).

En pastizales utilizados para ganadería, la supervivencia de nidos puede ser afectada por una serie de factores indirectos asociados al ganado (Fondell & Ball 2004; Bleho *et al.* 2014). Entre ellos, el forrajeo del ganado reduce la cobertura vegetal, lo que puede afectar el ocultamiento de los nidos y hacerlos más vulnerables a depredadores (Sutter & Ritchison 2005). Por otro lado, la presencia de ganado puede atraer a algunos depredadores de nidos, como algunas aves rapaces de hábitats abiertos (Grande *et al.* 2018). Además, la presencia continua del ganado cerca de nidos puede inducir el abandono debido al disturbio (Fondell & Ball 2004). Entre los efectos directos, la destrucción por pisoteo puede ser también un factor importante (Pakanen *et al.* 2011; Bleho *et al.* 2014), cuyo riesgo suele ser mayor a medida que la carga ganadera aumenta (Fondell & Ball 2004).

Por último, existen factores temporales que afectan la supervivencia de nidos, incluyendo variación entre años, cambios a lo largo de la temporada reproductiva y a lo largo del ciclo de cada nido. Diversas especies ven su TSD reducida hacia al final de la temporada (Grant & Shaffer 2012; Segura & Reboreda 2012a; Gonzalez *et al.* 2019), mientras que para los paseriformes es común la TSD se asocie negativamente con la edad del nido (Martin *et al.* 2000; Jehle *et al.* 2004; pero ver también Segura & Reboreda 2012a).

Dentro de este panorama general, pocos estudios se han realizado sobre los factores que afectan la supervivencia de nidos de aves del hemisferio sur (Mezquida & Marone 2001; Delhey *et al.* 2010). Con respecto a las aves de pastizal, los patrones descritos se basan mayoritariamente en especies de zonas templadas del hemisferio norte (Pretelli *et al.* 2015). Sobre las cachirlas de Sudamérica, sólo se encuentra publicado un estudio que calcula y evalúa la TSD de nidos de *A. lutescens* (ver Freitas & Francisco 2012). No hay otros estudios con una cantidad suficiente de nidos para analizar las tasas de supervivencia dentro del género *Anthus*, incluida la especie bajo estudio en esta tesis. Los objetivos de este capítulo son: a) obtener la TSD poblacional de nidos de la Cachirla Pálida en el sitio de estudio; y b) evaluar la influencia de

características físicas del hábitat sobre la TSD a dos escalas diferentes (una de “macro-hábitat” y otra de “micro-hábitat”) y de variables temporales (incluyendo la edad del nido y el momento de la temporada reproductiva). La Tabla 5.1 muestra las tendencias esperadas de la TSD en función de los diferentes conjuntos de variables, basadas en los antecedentes disponibles sobre aves de pastizal.

Tabla 5.1- Principales predicciones de la influencia de las variables utilizadas para explicar la variación de la TSD de nidos de la Cachirla Pálida, con sus explicaciones asociadas según estudios previos en otras especies.

Variable	Influencia en TSD	Explicaciones	Referencias
<i>Macro-hábitat</i>			
Distancia a bordes del pastizal (bosques, caminos, alambrados)	Positiva	Los bordes de hábitat albergan una comunidad más diversa de depredadores de nidos, por lo que los nidos más alejados de ellos se hayan menos expuestos.	[1, 2, 3, 4]
Carga ganadera	Negativa	Reduce la cobertura vegetal y facilita el acceso a depredadores. El ganado puede pisotear o inducir el abandono de nidos.	[5, 6, 7, 8]
<i>Micro-hábitat</i>			
Ocultamiento del nido; densidad y altura de la vegetación circundante	Positiva	Los nidos más ocultos entre la vegetación son más difíciles de encontrar para los depredadores; la vegetación más densa y alta dificulta el acceso a algunos depredadores y proporciona protección contra el clima.	[1, 8, 9, 10, 11]
Distancia a vegetación leñosa	Positiva	Árboles y arbustos sirven de refugio y puntos de observación para algunos depredadores de nidos.	[12, 13, 14]

Temporales

Edad del nido	Negativa	La exposición, la acumulación de olores y el incremento en actividad de adultos aumentan las posibilidades de que los depredadores encuentren el nido. [15, 16, 17]
Momento de la temporada	Negativa	A medida que avanza la temporada hay mayor cantidad de depredadores de nidos y menor disponibilidad de alimento, aumentando las posibilidades de fracaso. [17, 18, 19]

[1] Johnson & Temple 1990; [2] Winter *et al.* 2000; [3] Renfrew & Ribic 2003; [4] Shake *et al.* 2011; [5] Temple *et al.* 1999; [6] Fondell & Ball 2004; [7] Bleho *et al.* 2014; [8] Martin 1993b; [9] Wiebe & Martin 1998; [10] Grant *et al.* 2006; [11] Gillis *et al.* 2012; [12] Klug *et al.* 2010; [13] Ellison *et al.* 2013; [14] Thompson *et al.* 2014; [15] Martin *et al.* 2000; [16] Jehle *et al.* 2004; [17] Zhao *et al.* 2020; [18] Mezquida & Marone 2001; [19] Grant *et al.* 2005.

MÉTODOS

Monitoreo de nidos y obtención de variables ambientales

La búsqueda y monitoreo de nidos se realizó según lo descrito en el capítulo 2. Para calcular la TSD constante se utilizaron los 90 nidos de Cachirla Pálida con destino conocido. En cada visita se registró el estado del nido como exitoso (la nidada sobrevivió al intervalo entre la visita previa y la corriente) o no exitoso (la nidada no sobrevivió a ese intervalo) (Figura 5.1).

Luego del fin de cada intento de nidificación, se tomaron las variables del hábitat alrededor del nido, incluyendo: índice de obstrucción visual horizontal (IOV), IOV superior, altura de la mata soporte, tipo de entrada y distancia a la percha más cercana (ver Capítulos 2 y 3). Posteriormente, se analizaron los puntos GPS de cada nido con el software QGIS (QGIS Development Team 2020) para obtener distancias a los distintos tipos de bordes de hábitat que podrían influenciar el movimiento de depredadores (Winter *et al.* 2000; Bollinger & Gavin 2004; Hovick *et al.* 2012) incluyendo: a) caminos creados por el ser humano, b) alambrados, c) bosques continuos (“cordones” paralelos al río de La Plata) y d) bosques aislados (parches de

bosque inmersos en el pastizal). Se registró la carga ganadera máxima (animales/ha) de cada potrero durante el período de exposición del nido.

Las fechas de inicio de cada nido fueron determinadas directa o indirectamente según se describió en el Capítulo 3, y se relativizaron al 21 de septiembre de cada temporada (ver Capítulo 3), para crear la variable “momento de la temporada”. También se calculó la edad de cada nido en cada visita (en días), directamente en nidos encontrados en puesta o a partir de la fecha estimada de eclosión en nidos que sobrevivieron hasta la etapa de pichones. En los nidos encontrados durante la etapa de incubación que no sobrevivieron hasta la eclosión, se asumió que fueron encontrados durante el punto medio de la incubación (13,5 días, ver detalles en Capítulo 3) para determinar la fecha de inicio, y calcular la edad a partir de entonces.



Figura 5.1- Ejemplos de causas de fracaso en nidos de Cachirla Pálida: depredación por ofidios (arriba) e inundación en etapa de pichones (abajo).

Análisis de datos

La TSD constante (sin variables explicativas) se calculó como:

$$TSD = 1 - (N \text{ de nidos fallidos} / \text{días totales de exposición})$$

Donde los días de exposición corresponden a los días totales en que los nidos fueron monitoreados (desde su descubrimiento hasta la fecha de éxito o fracaso). Para los nidos fallidos, se considera que la fecha de fracaso fue en la mitad del último intervalo (entre la última visita en la que el nido estuvo activo y la visita final).

Para analizar la TSD de la Cachirla Pálida se siguió el método de *exposición-logística* propuesto por Shaffer (2004). Éste utiliza modelos lineales generalizados con una función de enlace *exposición-logística*, una adaptación del modelo logístico tradicional que incorpora un término correspondiente a la duración de cada intervalo de visita para estimar el período de exposición del nido, necesario puesto que las probabilidades de sobrevivir a cada intervalo dependen de su duración (Shaffer 2004). Los únicos supuestos de este modelo son: a) todos los nidos sobreviven o no independientemente unos de otros y b) la TSD es homogénea en intervalos con los mismos valores de variables explicativas (Shaffer 2004), los cuáles son mucho menos restrictivos que los propuestos originalmente por Mayfield (1975). Una ventaja de este modelo con respecto al tradicionalmente usado (aunque igualmente moderno) programa MARK (Rotella 2017), es que permite una mejor implementación de variables que varían dentro del tiempo total de exposición de cada nido, como la edad (Rotella *et al.* 2004; Shaffer 2004). Para construir este modelo, es necesario considerar la supervivencia del nido en cada intervalo de visita, codificada como 1 = éxito (el nido se encontraba activo o fue exitoso entre la última visita y la corriente) y 0 = fracaso (el nido fracasó entre la última visita y la corriente).

La TSD se modeló siguiendo la fórmula general:

$$TSD = \frac{e^{b_0 + b_1 * x_1 + b_2 * x_2}}{1 + e^{b_0 + b_1 * x_1 + b_2 * x_2}}$$

Donde b_0 es el intercepto, b_1 y b_2 son las pendientes (coeficientes estimados para las variables explicativas hipotéticas), y x_1 y x_2 son los valores que adoptan esas variables.

Previamente a la incorporación de variables explicativas al modelo, se evaluó la correlación entre ellas, para evitar posteriores problemas de multicolinealidad,

utilizando una prueba de correlación de Spearman y considerando como límite superior un coeficiente $r = 0.7$ (Dormann *et al.* 2013).

Todos los modelados se desarrollaron en el software R (versión 3.6.3, R Core Team 2020) utilizando el paquete MASS (Venables & Ripley 2002). En primer lugar, se construyó un modelo nulo (sin variables explicativas) para calcular la TSD poblacional y la probabilidad acumulada de sobrevivir (i.e., éxito real), como el valor de TSD elevado la duración promedio (en días) de todo el período comprendido entre la puesta del primer huevo y la fecha de volantoneo promedio (27,8 días que incluyen 2,8 días de puesta, 13,5 días de incubación y 11,5 días de cría de pichones).

Para la incorporación de variables explicativas a los modelos, se siguió un procedimiento por pasos para la eliminación de parámetros no informativos (Arnold 2010). Para esta etapa se descartaron los seis nidos abandonados por causas que no pudieron ser definidas. Los modelos se dividieron en tres categorías principales: a) Características a escala de “Macro-hábitat” (distancias a cordones de bosque, parches aislados de bosque, alambrados y rutas, tipo de pastizal donde se localizaba el nido [A, B o C, ver Capítulo 2], y carga ganadera máxima); b) Características del “Micro-hábitat” (IOV horizontal, IOV superior, altura de la mata, distancia a perchas, tipo de entrada); y c) Variables temporales (temporada [factor con tres niveles, uno para cada temporada reproductiva], momento de la temporada, edad del nido). En base a los resultados del Capítulo 4, se incluyó un término cuadrático para la variable de IOV horizontal para comprobar si la selección de valores medios-bajos de IOV favorece la supervivencia. También se incluyó un término cuadrático y otro cúbico para la edad del nido, ya que la relación entre ésta y la supervivencia puede ser más compleja que lineal (Grant & Shaffer 2012). Los modelos en cada categoría se evaluaron según su valor de AICc, comparándolos también con el modelo nulo, y sólo las variables presentes en el mejor modelo (menor valor de AICc) dentro de cada categoría fueron seleccionadas para formar un set final de modelos.

El set final de modelos incluyó combinaciones de todas las variables seleccionadas en los pasos anteriores, y se evaluaron nuevamente según su valor de AICc. Para evaluar la influencia de cada variable dentro del mejor modelo se tomaron en cuenta el valor de los parámetros estimados, su dirección (positiva o negativa) y sus intervalos de confianza del 85 %, ya que este intervalo reduce la ambivalencia a la hora de hacer inferencias (Arnold 2010). Estos estimadores de parámetros fueron utilizados para hacer predicciones de TSD en situaciones específicas.

RESULTADOS

Teniendo en cuenta el set completo de datos, la TSD promedio para esta población reproductiva de Cachirla Pálida fue de $0,9106 \pm 0,0102$ ($N = 93$), lo que proporciona una probabilidad de supervivencia acumulada de sólo 7,4 % para un ciclo promedio completo de nidificación de 27,8 días.

Las variables seleccionadas para construir el set de modelos final fueron la distancia a los parches de bosque (Parches), el tipo de entrada (Entrada), y la edad con su componente cuadrática ($Edad + Edad^2$). Los resultados de la pre-selección de variables se resumen en la Tabla 5.2. El mejor modelo seleccionado del set final incluyó las tres variables seleccionadas previamente (distancia a los parches, tipo de entrada y edad con efecto cuadrático; Tabla 5.3). La TSD de la Cachirla Pálida se vio principalmente influenciada por un efecto cuadrático de la edad del nido, disminuyendo hasta el momento de la eclosión y volviendo a aumentar desde ese punto hasta el final del ciclo reproductivo (Tabla 5.4, Fig. 5.2). A su vez, los nidos más cercanos a los parches de bosque dentro del pastizal tuvieron mayor supervivencia que los más lejanos, mientras que los nidos con entrada vertical tuvieron menor supervivencia que aquellos con entrada lateral (Tabla 5.4, Fig. 5.2).

Tabla 5.2- Modelos de TSD de la Cachirla Pálida evaluados para cada una de las categorías de variables explicativas. K = cantidad de parámetros, $\log Lik$ = logaritmo de verosimilitud, $AICc$ = Criterio de información de Akaike corregido para muestras reducidas, $\Delta AICc$ = diferencia en valor de $AICc$ con el mejor modelo (de cada categoría), w = peso de Akaike. IOV = obstrucción visual horizontal, IOVsup = obstrucción visual superior, Mata = altura de la mata soporte del nido, Percha = distancia a la percha más cercana, Fecha = día de inicio de la puesta tomado desde el inicio de cada temporada reproductiva (20 de septiembre). Las variables presentes en el mejor modelo se utilizaron para construir el set final de modelos en la etapa siguiente. Se muestran solamente los modelos con un $\Delta AICc < 2$. Para esta etapa se descartaron seis nidos con causas de fracaso inciertas ($N = 87$ nidos).

Modelo	K	$\log Lik$	$AICc$	$\Delta AICc$	w
<i>Variables de Macro-hábitat</i>					
Parches	2	-145,30	294,64	0,00	0,22
Parches + Alambrados	3	-144,73	295,55	0,91	0,14
Parches + Cordón	3	-145,11	296,31	1,66	0,09
Parches + Rutas	3	-145,25	296,58	1,94	0,08
<i>Variables de Micro-hábitat</i>					
Entrada	2	-146,61	297,26	0,00	0,11
Entrada + IOV	3	-145,93	297,94	0,67	0,08
Entrada + IOV + IOV ²	4	-144,90	297,94	0,68	0,08
Entrada + Mata	3	-146,37	298,82	1,56	0,05
Entrada + IOVsup	3	-146,42	298,92	1,66	0,05
Percha	3	-146,50	299,08	1,82	0,05
<i>Variables temporales</i>					
Edad + Edad ²	3	-141,18	288,45	0,00	0,49
Edad + Edad ² + Fecha	4	-140,63	289,40	0,95	0,31

Nota: $AICc$ modelo nulo = 299,25

Tabla 5.3- Set final de modelos candidatos explicando la TSD de la Cachirla Pálida, basados en 87 nidos. Se incluyen todos los modelos evaluados y el modelo nulo (sin variables explicativas) como referencia.

Modelo	K	logLik	AICc	$\Delta AICc$	w
Edad + Edad ² + Parches + Entrada	5	-136,44	283,08	0,00	0,61
Edad + Edad ² + Parches	4	-138,25	284,63	1,55	0,28
Edad + Edad ² + Entrada	4	-139,96	288,05	4,97	0,05
Edad + Edad ²	3	-141,18	288,45	5,37	0,04
Entrada + Parches	3	-142,68	291,43	8,35	0,01
Edad + Entrada + Parches	4	-142,66	293,47	10,38	0,00
Parches	2	-145,30	294,64	11,56	0,00
Edad + Parches	3	-145,28	296,64	13,56	0,00
Entrada	2	-146,61	297,26	14,18	0,00
Nulo	1	-148,62	299,25	16,17	0,00
Edad + Entrada	3	-146,61	299,29	16,21	0,00
Edad	2	-148,55	301,14	18,06	0,00

Tabla 5.4- Valores de los coeficientes estimados en el mejor modelo explicando la TSD de la Cachirla Pálida, con sus errores estándar (EE) e intervalos de confianza (IC) del 85 %.

Variable	Coficiente	EE	IC 85 %
Constante	6,007	1,078	(4,455 ; 7,559)
Edad	-0,392	0,132	(-0,582 ; -0,202)
Edad ²	0,012	0,004	(0,006 ; 0,018)
Entrada (vertical)*	-0,575	0,299	(-1,152 ; - 0,144)
Parches	-0,004	0,001	(-0,005 ; -0,002)

* Entrada “lateral” como valor de referencia.

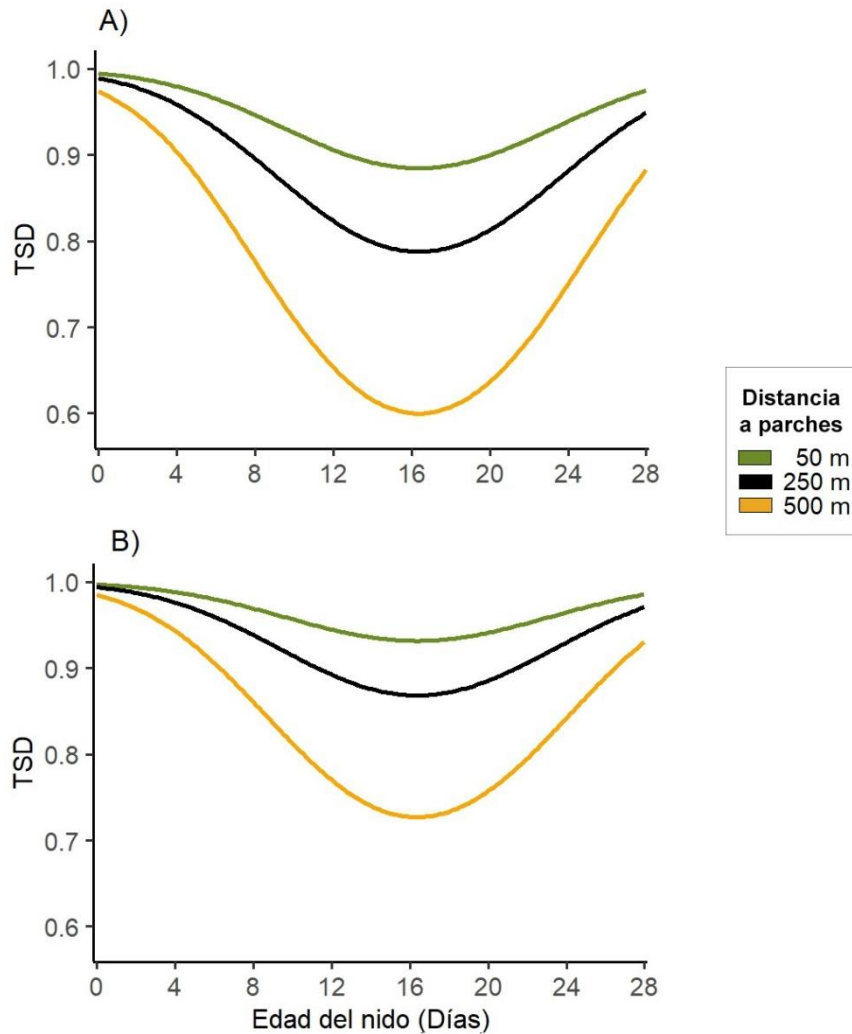


Figura 5.2- Variación de la TSD de la Cachirla Pálida según los parámetros del mejor modelo, incluyendo la edad del nido y la distancia a los parches de bosque para nidos con entrada vertical (A) y nidos con entrada lateral (B).

DISCUSIÓN

En este capítulo se obtuvo la TSD poblacional de le Cachirla Pálida en el sitio de estudio y se evaluaron los factores que la afectan, encontrando que la TSD disminuyó hacia el momento de la eclosión y volvió a aumentar hacia la fecha de volantoneo, y a su vez se vio favorecida por la cercanía a los bosques y por el tipo de entrada lateral.

Con respecto a la influencia de la edad del nido sobre la TSD, una tendencia similar ha sido descrita en algunas aves de pastizal. Por ejemplo, Grant y Shaffer (2012) encontraron en varias especies un patrón similar en función de la edad, aunque con una curva aún más compleja que incluyó un factor cúbico. También se encontró

que la TSD disminuía durante la incubación hasta la eclosión en otros grupos de aves, incluyendo passeriformes y no passeriformes (Kozma & Kroll 2010; Berkunsky *et al.* 2016; Jauregui 2020). En la mayoría de estos casos, la hipótesis más discutida es que la vulnerabilidad del nido es máxima inmediatamente después de la eclosión porque coincide con un aumento de actividad en el nido, tanto de los padres como de los pichones, lo cual proporciona más pistas para posibles depredadores (Van der Burg *et al.* 2010; Kozma & Kroll 2010; Berkunsky *et al.* 2016). Sin embargo, no hay un consenso establecido de por qué la TSD decrece durante la incubación. Es posible que los nidos que hayan pasado más tiempo expuestos acumulen olores que puedan guiar a los depredadores, o que aumente la frecuencia de salidas de la hembra para alimentarse a medida que ésta agota sus reservas energéticas (Kozma & Kroll 2010), lo que conlleva un incremento en el movimiento y en el tiempo desprotegido que pasa el nido. Por otra parte, Van der Burg *et al.* (2010) propusieron la posibilidad de que los depredadores de nidos eviten gastar energía en depredar puestas no completas, con menor valor energético, lo que da como resultado que el valor máximo de la TSD sea al principio del ciclo reproductivo. Pasada la eclosión, la mayoría de las interpretaciones apuntan a que la TSD comienza a aumentar debido a una mayor energía invertida en la defensa del nido por parte de los adultos (Van der Burg *et al.* 2010; Kozma & Kroll 2010; Segura & Rebores 2012a; Jauregui 2020). Sin embargo, la defensa de la Cachirla Pálida frente a depredadores depende casi por completo de maniobras de ocultamiento y distracción (*obs. personal*). Es posible que, por un lado, las cachirlas inviertan más energía en la vigilancia del nido, mejorando la efectividad de los despliegues de distracción. Una explicación alternativa, en base a observaciones de campo, podría ser que la hembra incubando los huevos (o cuando aún brinda calor a los pichones durante sus primeros días de edad), aumente las chances de que un depredador encuentre el nido con respecto a un nido que contiene sólo pichones, en especial si el depredador se guía por el olfato, como hacen algunas serpientes (Stake *et al.* 2005). Los depredadores visuales también podrían tener más chances de detectar un nido con una hembra incubando en el caso de que los despliegues de distracción no sean eficaces para ese depredador en particular, y de hecho así es como se hallaron la mayoría de los nidos en este estudio.

El mejor modelo también incluyó una influencia negativa de la distancia a los bosques dentro del pastizal, es decir, los nidos cercanos a parches de bosque tuvieron mayor TSD que los nidos más inmersos en el pastizal. Esto contrasta con la hipótesis clásica de que los ecotonos favorecen la actividad o diversidad de depredadores de nidos (Lahti 2001). Particularmente en aves de pastizal, los resultados de poner a

prueba esta hipótesis han sido muy variados, encontrándose influencias negativas, positivas o nulas de la distancia a los bordes de bosques (Lahti 2001; Renfrew *et al.* 2005; Grant *et al.* 2006; Benson *et al.* 2013). Shake *et al.* (2011) propusieron que los bosques con una interfaz suave entre ellos y el pastizal podrían mitigar el “efecto borde” comparado con otros ecotonos más evidentes. Los parches de bosque aislados dentro del pastizal en el sitio de estudio presentan escasa cobertura arbórea (Gonzalez 2020), y en muchos casos la transición entre éstos y el pastizal es bastante progresiva. Sumado a esto, es posible que ciertos depredadores sean más activos en el interior del pastizal (Grant *et al.* 2006). Este puede ser el caso de algunas aves en el área de estudio como el Gavilán Planeador (*Circus buffoni*) y el Gavilán Ceniciento (*C. cinereus*), o algunas especies de serpientes (*Phylodrias* spp.). Llamativamente, estos resultados en parte van en otro sentido de lo encontrado para el Inambú Campestre (*Nothura maculosa*) en el mismo sitio de estudio, cuya TSD disminuyó cerca de los cordones continuos de bosque (Colombo & Segura 2021). Una explicación para estos resultados contradictorios es que los tinámidos poseen huevos más grandes, nidos más simples y períodos de incubación diferentes, que quizás los hacen presa de un conjunto diferente de depredadores que incluye más especies asociadas a los bordes de bosques, como zorros (*Lycalopex gimnocercus*), peludos (*Chaetophractus villosus*), hurones (*Galictis cuja*) y lagartos overos (*Salvator merianae*). Sin embargo, el conocimiento de depredadores de nidos en el pastizal Pampeano es escaso y se basa principalmente en observaciones puntuales o pistas indirectas (por ejemplo, Svagelj *et al.* 2003; Cozzani & Zalba 2012). Como la influencia de los bordes esta principalmente ligada a los depredadores de nidos específicos de cada especie (Cox *et al.* 2012) y las comunidades de depredadores son propias de cada sistema de estudio (Benson *et al.* 2013; Vetter *et al.* 2013), futuros estudios sobre la identificación de depredadores en estos pastizales arrojarían más luz sobre este patrón y serían de gran utilidad para crear planes de manejo y conservación de las aves que allí nidifican (Thompson & Ribic 2012). Además, conocer los depredadores principales de nidos podría permitir predecir la respuesta de éstos a cambios en el ambiente, producto de la intervención humana o de las condiciones climáticas.

Por último, el mejor modelo incluyó también una influencia del tipo de entrada del nido en relación al pasto que lo rodea, siendo la TSD mayor en nidos con entrada lateral que en nidos con entrada vertical. Estos nidos podrían estar mejor protegidos frente a depredadores aéreos que cazan descendiendo en vuelo, como los gavilanes (*Circus* spp.), ya que son prácticamente indetectables desde arriba, aunque las medidas de obstrucción visual no recibieron soporte como variables explicativas. Los

nidos con entrada lateral también podrían proporcionar mejor protección frente a las lluvias y vientos. Conrey et al. (2016) al comparar varias especies de pastizal detectaron que aquellas que hacían sus nidos en depresiones en el suelo eran más propensas a fracasar por eventos climáticos extremos que aquellas que situaban sus nidos adyacentes a una mata. En este caso, la posibilidad de hacer nidos de ambas maneras podría suponer una ventaja para la Cachirla Pálida si las condiciones climáticas son favorables, ya que permite aprovechar más opciones de pastos disponibles en el ambiente.

Para la población, el éxito reproductivo promedio estimado por la TSD (7,4 %) fue muy bajo. Si bien en general se espera que las aves que nidifican sobre el suelo tengan las tasas de éxito más bajas (Martin 1993a), la TSD de la Cachirla Pálida fue considerablemente baja comparada con motacílidos de otros sitios. En otras regiones más estudiadas se encontraron valores considerablemente más altos de TSD, calculándose, por ejemplo, un éxito real de aproximadamente 49 % para *A. pratensis* en Polonia (Halupka 1998), 17 % para *A. campestris* en España (Calero-Riestra et al. 2013), y 18 % para *A. spragueii* en Canadá (Davis 2018). En el Neotrópico, si bien en Brasil Freitas y Francisco (2012) encontraron para *A. lutescens* una probabilidad de éxito del 87 %, probablemente el número estaba sesgado debido a la naturaleza del sitio de estudio, el cual tenía constante presencia humana que podría ahuyentar a posibles depredadores. Considerando otras especies de aves dentro del sitio de estudio de esta tesis, también se encontraron tasas de éxito bajas para el Cachilo Ceja Amarilla (*Ammodramus humeralis*) (11 %; Colombo et al. 2021) y para el Inambú Campestre (7 %; Colombo & Segura 2021). Sumando estos resultados, se cumple un patrón descrito previamente, según el cual las aves de regiones templadas del hemisferio norte tienen mayores tasas de supervivencia de nidos, puestas más numerosas pero mayor mortalidad de pichones que las de zonas templadas del Neotrópico (Mermoz & Reboresda 1998; Mezquida & Marone 2001; Segura & Reboresda 2012a). Esta tendencia podría estar ligada a la presencia de una comunidad más diversa de depredadores de nidos en esta región comparada con zonas templadas neárticas (Martin 1996). Esto reitera una vez más la gran utilidad que tendrían más estudios sobre depredadores de nidos en el pastizal Pampeano.

Frente al bajo éxito global y a la vulnerabilidad frente a predadores, es posible que la estrategia de la Cachirla Pálida se sustente en que utiliza sitios de nidificación que todavía son ampliamente disponibles en la región, una temporada reproductiva extendida a lo largo de varios meses, una elevada supervivencia de pichones, y un ciclo relativamente rápido para cada intento de nidificación. También hay que destacar

que el área de estudio, si bien se considera un pastizal natural, posee una larga y continua historia de modificación por parte del uso ganadero extensivo, y podría no ser el hábitat ideal de nidificación para la Cachirla Pálida. Si bien las cachirlas parecen beneficiarse de la expansión de este tipo de uso de los pastizales debido a que se encuentran en pastizales cortos resultantes del pastoreo (Isacch & Martínez 2001; Isacch *et al.* 2005), son necesarios más estudios sobre su éxito reproductivo en otros pastizales (con regímenes de manejo alternativos) para identificar los hábitats más favorables para estas especies. Conocer las ventajas de cada tipo de pastizal para la reproducción de las aves es fundamental para lograr una mejor conservación de las especies tanto en áreas protegidas como en campos con distintos usos por parte del ser humano.

CAPÍTULO 6 – CURVAS DE CRECIMIENTO DE PICHONES

RESUMEN

Los estudios sobre las tasas de crecimiento de los pichones de aves son fundamentales para su supervivencia, dado que de ellas dependen las chances de llegar a la adultez e incorporar individuos a la población. En este capítulo se describen las curvas de crecimiento de los pichones de Cachirla Pálida y se analiza la influencia sobre los parámetros de crecimiento de variables del hábitat (distancia a bordes y carga ganadera), climáticos (temperaturas y precipitaciones), propios de cada nidada (cantidad de hermanos, asincronía de eclosión) y temporales (año, momento de la temporada). La Cachirla Pálida tuvo en general un crecimiento rápido, destacando el crecimiento del tarso, que alcanzó el tamaño adulto alrededor de los 10 días de edad mientras que las medidas de masa corporal, cuerda del ala y culmen todavía continuaron creciendo hasta abandonar el nido. Los parámetros de las curvas fueron afectados por la temperatura diaria promedio, que aceleró las tasas máximas de crecimiento del tarso y masa corporal, aunque a costa de un menor tamaño al abandonar el nido. La asíntota de la masa corporal fue afectada por la asincronía de eclosión, ya que el pichón más joven de un nido tuvo menor masa corporal que sus hermanos nacidos un día antes. Las tasas de crecimiento rápidas podrían suponer una ventaja frente al alto riesgo de depredación de esta especie, ya que podrían abandonar el nido precozmente ante eventuales amenazas. La influencia de la temperatura fue compleja y es posible que haya diferentes mecanismos directos o indirectos implicados. Es posible que las mayores temperaturas en los primeros días del desarrollo permitan a los adultos invertir más en la búsqueda de alimento que en el control de la temperatura de pichones. Sin embargo, el calor podría ser un gasto adicional de energía para los pichones a medida que desarrollan la homeotermia durante sus últimos días en el nido. Si bien la asincronía de eclosión influyó sobre el pichón más joven, no fue determinante para su supervivencia dado que su mortalidad en el nido fue muy baja. Se destaca la influencia de la temperatura, especialmente en el contexto de cambio climático global.

INTRODUCCIÓN

Los estudios de las tasas de crecimiento de las aves son fundamentales para comprender sus historias de vida, ya que estas afectan directamente la calidad, supervivencia y reproducción de los futuros integrantes de una población (Cheng & Martin 2012). Por ejemplo, un crecimiento sub-óptimo puede retrasar la incorporación de individuos funcionales a la población y provocar problemas de aptitud en la vida adulta (Hoi-Leitner *et al.* 2001). En las aves altriciales, las tasas de crecimiento de los pichones dependen de distintos factores, incluyendo la historia evolutiva de la especie en su ambiente, la disponibilidad de alimento, la actividad de los padres, o la competencia intra e interespecífica (Ricklefs 1976; Cheng & Martin 2012; Tuero *et al.* 2018; Segura & Palacio 2021).

A lo largo de su evolución, las aves altriciales han desarrollado distintas estrategias de crecimiento según sus requerimientos energéticos, la disponibilidad de alimento y el riesgo de depredación de los nidos (Ricklefs 1976). La depredación puede actuar como presión selectiva favoreciendo un crecimiento rápido (Węgrzyn 2013; Callan *et al.* 2019), ya que permite a las especies con nidos muy expuestos reducir el tiempo en el nido (Martin 2015). Esta presión también puede favorecer el crecimiento de partes locomotoras del cuerpo (como el tarso o alas) por sobre la condición corporal general, para proveer a los pichones chances de escapar del nido ante la presencia del depredadores (Cheng & Martin 2012; Martin 2015). A nivel general, las aves que hacen nidos abiertos tienen mayor riesgo de depredación y tasas de crecimiento más rápidas que aquellas que nidifican en cavidades (Bosque & Bosque 1995).

Existen también factores del ambiente que pueden afectar las tasas de crecimiento de un pichón. Para las aves insectívoras, tanto la abundancia como la disponibilidad y la calidad del alimento que entregan a sus pichones influyen sus tasas de crecimiento (Eeva *et al.* 2005; Cox *et al.* 2019; Segura *et al.* 2019). La disponibilidad de algunos ítems presa de calidad puede verse afectada negativamente por la fragmentación del ambiente (Hickman *et al.* 2006; Segura *et al.* 2019) y, en los pastizales con uso ganadero, por el pastoreo que modifica el ambiente de muchos artrópodos de los que las aves se alimentan (Dennis *et al.* 2008; Evans *et al.* 2015). La disponibilidad de alimento también puede variar a causa de condiciones climáticas cambiantes (Cox *et al.* 2019). Como norma general, la abundancia de artrópodos se relaciona positivamente con las precipitaciones mensuales o estacionales promedio (Barnett & Facey 2016). Sin embargo, las lluvias durante el período de alimentación de

pichones pueden también limitar las entregas de alimento, ya que afecta el comportamiento de los insectos y de las aves adultas que los capturan (Mainwaring & Hartley 2016; Cox *et al.* 2019). De manera similar, la temperatura puede tener efectos variados sobre el crecimiento, ya que si bien el clima más caluroso puede favorecer la abundancia de algunos artrópodos (Rypstra 1986), también se ha reportado el efecto inverso (Lister & Garcia 2018). Por otra parte, los extremos de temperatura modifican el metabolismo de los pichones y el comportamiento de los adultos (Mainwaring & Hartley 2016; Morganti *et al.* 2017; Marques-Santos & Dingemanse 2020). De acuerdo a la temperatura óptima de cada especie, una gran cantidad de energía puede gastarse en la termorregulación si las temperaturas son muy altas o muy bajas (Sauve *et al.* 2021), por lo que sus efectos suelen ser complejos (Mainwaring & Hartley 2016).

Asimismo, existen variables propias de cada nido que afectan el crecimiento de sus pichones. Por una parte, un mayor número de pichones en el nido puede aumentar la competencia entre hermanos, que favorece a los pichones en mejores condiciones físicas en detrimento de los demás (Bebbington *et al.* 2017; Segura & Palacio 2021). Sumado a esto, muchas aves altriciales adoptan una estrategia de asincronía de eclosión, que consiste en comenzar la incubación antes de la puesta del último huevo, lo que resulta en nidos con pichones de diferentes edades (Merkling *et al.* 2014). Debido a la diferencia en tamaño y capacidad de competir por el alimento provisto por los adultos, al menos uno de los pichones más jóvenes normalmente presenta un crecimiento insuficiente y no sobrevive (Magrath 1990). Por último, el crecimiento de los pichones también puede verse afectado por la experiencia y el estado corporal de los adultos, ya que adultos con más experiencia y en mejores condiciones pueden proveer alimento más eficientemente a sus pichones (Szöllösi *et al.* 2009; Griebel *et al.* 2018).

El objetivo de este capítulo es por un lado caracterizar las curvas de crecimiento poblacionales de los pichones de Cachirla Pálida. Por otro lado, analizar cómo el crecimiento es influenciado por los conjuntos de variables del hábitat, climáticas y propias del nido. Si bien los efectos de muchas de estas variables pueden ser complejos, se parte de un conjunto de predicciones previas resumidas en la Tabla 6.1.

Tabla 6.1- Principales predicciones de la influencia de variables del hábitat, climáticas, del nido y temporales sobre las tasas de crecimiento de pichones de Cachirla Pálida, con sus explicaciones asociadas basadas en estudios previos en otras especies.

Variable	Influencia en crecimiento	Explicaciones	Referencias
<i>Variables del hábitat</i>			
Distancia a bordes	Positiva	Estar cerca de los bordes de hábitat reduce la eficiencia de búsqueda de alimento porque hay menos alimento cerca del nido.	[1, 2]
Carga ganadera	Negativa	El ganado reduce la cobertura foliar y reduce la abundancia de algunos artrópodos.	[3, 4]
<i>Variables climáticas</i>			
Temperatura promedio	Positiva	La disponibilidad y abundancia de artrópodos aumenta con la temperatura; menores costos de termorregulación para los pichones.	[5, 6, pero ver 7]
Precipitaciones durante el período de pichones	Negativa	Las lluvias reducen la disponibilidad de algunos artrópodos y dificultan la búsqueda de alimento.	[8, 9]
Precipitaciones previas al nacimiento	Positiva	Muchos artrópodos presa aumentan su abundancia y actividad luego de las lluvias, haciéndolos más disponibles.	[10]
<i>Variables del nido</i>			
Cantidad de hermanos	Negativa	Mayor cantidad de pichones aumenta la cantidad de alimento que los adultos deben entregar en total, disminuyendo la eficiencia.	[11, 12, 13]
Asincronía (al menos un pichón nace después que los demás)	Negativa	Los pichones más jóvenes están en desventaja al competir por el alimento con sus hermanos más desarrollados.	[11, 14, 15]

Variables temporales

Momento de la temporada	Negativa	La abundancia de alimento disminuye a lo largo de la temporada reproductiva; los adultos están en peores condiciones corporales; los adultos experimentados dejan de reproducirse luego de intentos exitosos y hacia el final de la temporada quedan activos más nidos de parejas inexpertas.	[11, 16, 17]
-------------------------	----------	---	--------------

[1] Kilgo 2005; [2] Hickman *et al.* 2006; [3] Dennis *et al.* 2008; [4] Evans *et al.* 2015; [5] Rypstra 1986; [6] Sauve *et al.* 2021; [7] Lister & Garcia 2018; [8] Mainwaring & Hartley 2016; [9] Cox *et al.* 2019; [10] Barnett & Facey 2016; [11] Segura & Palacio 2021; [12] Nilsson & Gårdmark 2001; [13] Bebbington *et al.* 2017; [14] Magrath 1990; [15] Merkling *et al.* 2014; [16] Morbey & Ydenberg 2000; [17] Burger *et al.* 2012.

MÉTODOS

Variables morfométricas de los pichones

Las técnicas de búsqueda y monitoreo de nidos se describen en el Capítulo 2. En esta sección se detallan solamente los métodos propios utilizados para tomar las variables morfométricas de los pichones, estimar sus curvas de crecimiento y evaluar la influencia de distintas variables explicativas sobre las tasas de crecimiento de los pichones.

En la primera visita a cada nido de Cachirla Pálida en la que se registraron pichones (Figura 6.1), éstos fueron marcados con un marcador permanente no tóxico en el tarso para la identificación individual (Figura 6.1c). El protocolo de marcado de los pichones se detalla a continuación: tarso derecho para el primer pichón, tarso izquierdo para el segundo pichón, marcas en las dos articulaciones del pie derecho para el tercer pichón, marcas en las dos articulaciones del pie derecho para el cuarto pichón, y marcas en los dos tarsos para el quinto pichón (sólo hubo dos casos con cinco pichones). Las marcas fueron revisadas en cada visita y remarcadas de ser necesario.



Figura 6.1- Pichones de Cachirla Pálida de 2 días (a), 4 días (b), 6 días (c) y 8 días (d) de edad. En la imagen c) se ven las marcas temporarias sobre el tarso.

En cada visita durante la etapa de pichones se obtuvo su masa corporal utilizando balanzas de resorte (Pesola Swiss Light Line) de 10 g, 20 g o 50 g de capacidad (0,1 g; 0,2 g y 0,25 g de precisión, respectivamente) dependiendo del tamaño del pichón en cada visita (Figura 6.2 A). Se descontó posteriormente el peso de la bolsa utilizada para colocar el pichón. Las bolsas fueron reemplazadas periódicamente debido a la acumulación de humedad y fecas de los pichones.

También se obtuvieron medidas lineales con calibre Vernier (precisión de 0,1 mm), incluyendo: longitud del tarso (medido desde el final de la tibia hasta la parte más distal del tarsometatarso), cuerda del ala (desde el pliegue de la mano hasta la punta de la primaria más larga, manteniendo el ala plegada) y longitud del culmen (desde donde la base del pico hasta el extremo) (Figura 6.2 B, C, D). En la mayoría de los casos, los pichones se midieron en todas las visitas hasta que alcanzaron una edad de entre 8 y 9 días, ya que luego de esta edad son capaces de abandonar el nido prematuramente luego de manipularlos para las mediciones (ver Capítulo 3).

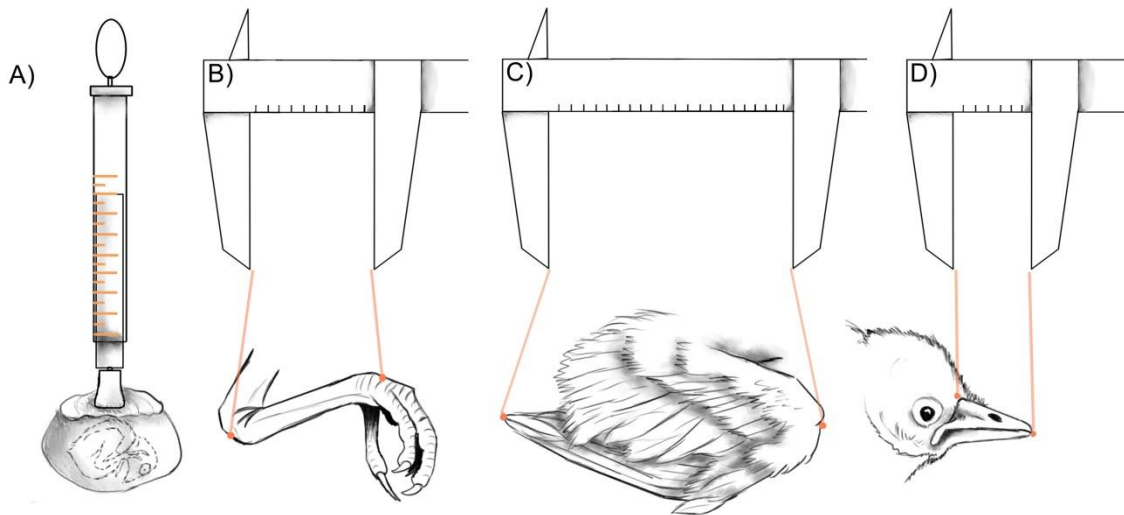


Figura 6.2- Esquema de las mediciones de masa corporal (A), tarso (B) cuerda del ala (C) y culmen (D).

Análisis de datos

Utilizando modelos no lineales de efectos mixtos (paquete nlme version 3.1-131.1, Pinheiro *et al.* 2020), se calcularon las curvas de crecimiento para masa corporal, tarso, cuerda del ala y culmen, ajustando el set de datos a una ecuación de Richard usando la parametrización propuesta por Tjørve & Tjørve (2010). La identidad de cada pichón y nido fueron incluidos como efectos aleatorios para estimar los parámetros de las curvas de crecimiento: asíntota superior (A), tasa máxima de crecimiento relativo (K), edad al punto de inflexión o punto de máximo crecimiento (t_i , expresada en días) y factor de forma (d) que determina la ubicación del punto inflexión (ver Vrána *et al.* 2018; Svalgelj *et al.* 2019). La edad fue considerada con una precisión de 0,5 días, considerando el momento del día en que los pichones fueron medidos (mañana o tarde). A partir de esta curva de crecimiento poblacional pueden ser obtenidas curvas de crecimiento individuales y puede predecirse el tamaño estimado de los pichones a distintas edades. Para estimar el grado de desarrollo con respecto al tamaño adulto, se utilizaron como referencia medidas de pieles depositadas en la Colección Ornitológica del Museo de La Plata (solamente las confirmadas como *A. h. brasiliensis*). Los datos de masa corporal de adultos se tomaron de Voelker (2001).

Una vez obtenida la curva poblacional utilizando un modelo sin variables explicativas, se generaron diferentes modelos no lineales mixtos donde se incorporaron como efectos fijos variables que podrían influir directa o indirectamente sobre los parámetros de crecimiento (ver Tabla 6.1). Para esta instancia se utilizaron solamente las medidas de tarso y de masa corporal, ya que reflejan de forma confiable

las variaciones en el crecimiento (Svagej *et al.* 2019; Segura & Palacio 2021). Las variables explicativas se organizaron en las categorías de:

- Variables del hábitat: distancia mínima a los bordes de hábitat (camino y bosques en conjunto, en metros), carga ganadera del potrero donde se halló el nido (animales/ha).
- Variables climáticas: precipitaciones acumuladas en los 30 días previos a la eclosión, precipitaciones diarias promedio durante el período de crecimiento (período desde que el pichón nació hasta su última medida obtenida), temperatura promedio diaria en los 30 días previos a la eclosión, temperatura promedio diaria durante el crecimiento.
- Variables propias del nido: número de hermanos en el nido, asincronía de eclosión (codificada como 1 = pichón más joven que el resto y 0 = pichones nacidos un día antes, de igual edad entre sí).
- Variables temporales: año (variable categórica con tres niveles, correspondientes a cada temporada reproductiva), fecha dentro de la temporada (momento de inicio del nido, relativizado al primer día de la temporada).

Debido a la naturaleza exploratoria de este análisis, nuevamente se siguió una aproximación por pasos para reducir la cantidad de parámetros no informativos y simplificar la cantidad de variables y modelos a evaluar (Arnold 2010). Se crearon subsets de modelos con las variables dentro de cada categoría y se ordenaron según su valor de Akaike (AICc). Para crear el set final de modelos a evaluar, se conservaron solamente las variables presentes en el mejor modelo dentro de cada categoría (i.e., modelo con menor valor de AICc). No se consideraron como competitivos los modelos cuyo valor de AICc fuese mayor al del modelo nulo. El set final de modelos incluyó combinaciones de todas las variables seleccionadas en los pasos anteriores, y se evaluaron nuevamente según su valor de AICc. Debido a las complicaciones de promediar parámetros de los modelos no lineales (Burnham & Anderson 2002), en caso de que ningún modelo del set final destacara sobre los demás, se realizaron inferencias a partir de todo el set final y el peso de evidencia de cada variable (Arnold 2010). Para evaluar el efecto de las variables explicativas dentro del mejor modelo seleccionado, se analizó su signo y significancia para el efecto en A , K y t_i ,

considerando un $\alpha = 0,05$, mientras que el factor de forma d se puede considerar constante para la especie (Tuero *et al.* 2018), por lo que no se buscaron efectos de las variables sobre este parámetro.

Se analizó la correlación entre pares de variables de cada set de modelos utilizando el coeficiente de correlación de rangos de Spearman, considerando un valor máximo de $r = 0,7$ como límite para incluir ambas variables en los análisis (Dormann *et al.* 2013).

RESULTADOS

Los pichones de Cachirla Pálida tuvieron al nacer una masa corporal de $2,19 \pm 0,13$ g (rango = 1,5 – 3,3 g), un tarso de $6,75 \pm 0,12$ mm (rango = 5,6 – 7,7 mm), una cuerda del ala de $6,16 \pm 0,18$ mm (rango = 5,0 – 8,4 mm) y un culmen de $4,11 \pm 0,15$ mm (rango = 3,4 – 5,4 mm), basado en $N = 14$ pichones pertenecientes a 9 nidos, que pudieron ser medidos el día de su eclosión. Las estimaciones de los parámetros de crecimiento de todas las medidas para la población estudiada se detallan en la Tabla 6.2. A partir de los parámetros se estimó la curva de crecimiento para cada una de las medidas (Fig. 6.3).

Las medidas de referencia de adultos de Cachirla Pálida fueron 19,4 g para la masa corporal (Voelker 2001), $25 \pm 0,5$ mm para el tarso (rango = 18,5 – 26 mm; $N = 60$), $71 \pm 1,3$ mm para la cuerda del ala (rango = 62,5 – 77,5 mm; $N = 60$) y $10,6 \pm 0,08$ mm para el culmen (rango = 9,3 – 12,6 mm; $N = 60$). Según las predicciones, los pichones alcanzaron el 50 % del tamaño adulto a los 4,8 días para la masa corporal, a los 3,2 días para el tarso, a los 8,6 días para la cuerda del ala y a los 2,4 días para el culmen. Al abandonar el nido los pichones tuvieron en promedio un 92 % de la masa corporal del adulto, un 100 % del largo del tarso, un 58 % de la cuerda de ala y un 86 % del culmen.

Tabla 6.2- Estimaciones de parámetros de crecimiento de la Cachirla Pálida para largo de tarso, cuerda del ala, masa corporal y culmen resultantes de la ecuación de Richard. A = asíntota superior, t_i = punto de inflexión o punto de máximo crecimiento (reportado en días), K = tasa máxima de crecimiento relativo, y d = parámetro de forma de la curva. Análisis basado en 60 pichones de 21 nidos. Los valores se reportan como media \pm desvío estándar.

Medida	A	K	t_i	d
Masa corporal (g)	17,89 \pm 0,48	0,13 \pm 0,00	4,22 \pm 0,19	2,22 \pm 0,32
Tarso (mm)	25,11 \pm 0,33	0,10 \pm 0,00	3,81 \pm 0,20	3,06 \pm 0,36
Cuerda del ala (mm)	41,11 \pm 1,73	0,12 \pm 0,00	6,47 \pm 0,18	3,76 \pm 0,58
Culmen (mm)	9,13 \pm 0,32	0,07 \pm 0,00	2,91 \pm 0,68	4,13 \pm 1,47

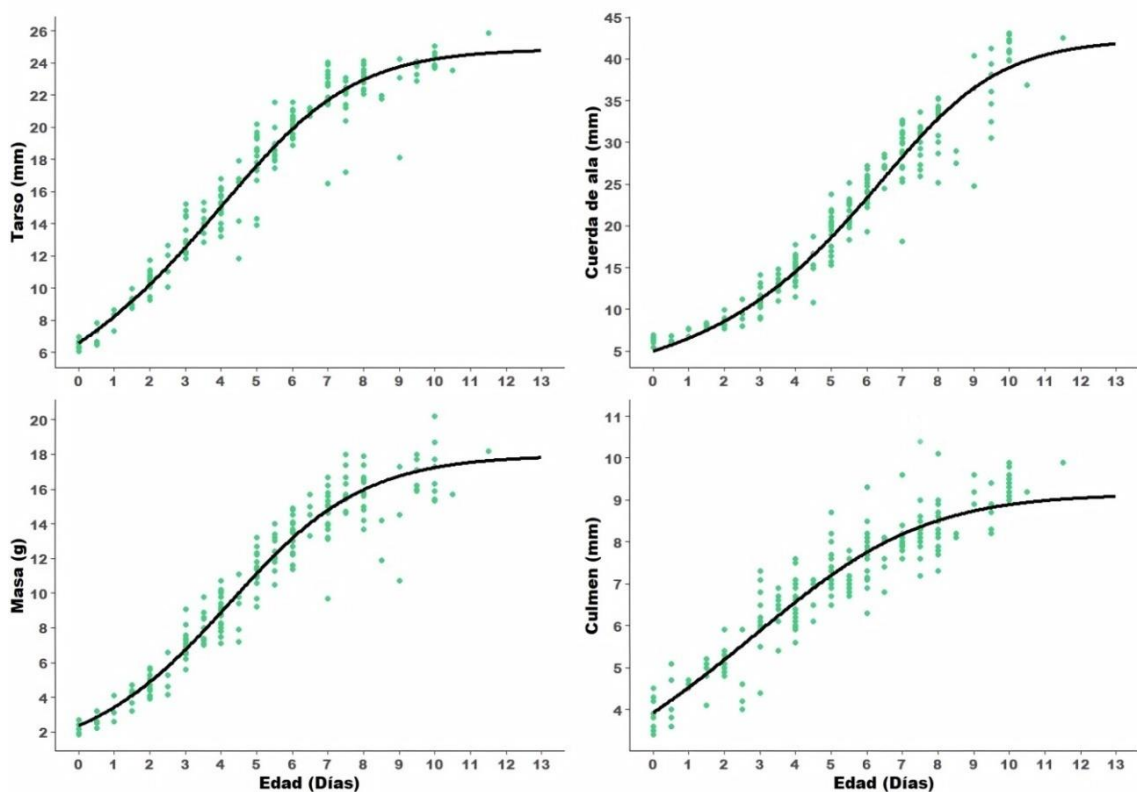


Figura 6.3- Curvas de crecimiento de pichones de Cachirla Pálida para largo del tarso (A), cuerda del ala (B), masa corporal (C) y culmen (D). Los puntos verdes representan las medidas reales obtenidas, y las líneas negras la curva poblacional obtenida mediante la ecuación de Richard (N = 60 pichones de 21 nidos).

Variables que afectaron el crecimiento del tarso

Los resultados de la selección de variables para explicar el crecimiento del tarso se resumen en la Tabla 6.3. Se encontró una fuerte correlación entre la temperatura diaria de los 30 días previos a la eclosión con la temperatura diaria promedio durante el crecimiento ($r = 0,85$; $P < 0,001$), por lo que sólo se utilizó la temperatura diaria durante el crecimiento.

Ninguna de las variables de la categoría de hábitat recibió mejor soporte que el modelo nulo, mientras que la temperatura promedio durante el crecimiento, la cantidad de pichones en el nido y el año fueron utilizadas como variables candidatas para construir el set de modelos final. Dentro de éstas, la temperatura promedio durante el crecimiento y el momento de inicio del nido en la temporada estuvieron muy correlacionadas ($r = 0,71$, $P < 0,001$), por lo que a fin de simplificar la cantidad de parámetros en el análisis sólo se utilizó la temperatura promedio durante el crecimiento.

Tabla 6.3- Selección de variables para el crecimiento para el tarso de pichones de Cachirla Pálida. *LogLik* = logaritmo de verosimilitud, *AICc* = Criterio de información de Akaike corregido para muestras reducidas, $\Delta AICc$ = diferencia en valor de *AICc* con el mejor modelo (de cada categoría), *w* = peso de Akaike. Bordes = distancias a los bordes de hábitat; Ganado = carga ganadera del potrero; T° = temperatura promedio diaria durante el crecimiento; PP_{prev} = precipitaciones durante los 20 días previos a la eclosión; *PP* = precipitaciones promedio diarias durante el crecimiento; Hermanos = número de pichones en el nido; *Asinc.* = pichón nacido un día después que el resto de hermanos en su nido; Año = temporada en la que fue encontrado el nido; Fecha = día de inicio del nido dentro de la temporada reproductiva.

Modelo	<i>logLik</i>	<i>AICc</i>	$\Delta AICc$	<i>w</i>
Variables de hábitat				
Bordes	-249,28	528,67	0,00	0,56
Ganado	-249,58	529,26	0,59	0,42
Bordes + ganado	-249,00	535,10	6,43	0,02
Variables climáticas				
T°	-236,92	503,94	0,00	0,66
T° + PP_{prev}	-234,20	505,51	1,58	0,30
T° + <i>PP</i>	-236,63	510,36	6,43	0,03

T° + Pp prev. + Pp	-233,78	511,89	7,95	0,01
Pp prev.	-245,83	521,75	17,82	0,00
Pp + Pp prev.	-244,07	525,24	21,30	0,00
Pp	-249,28	528,66	24,72	0,00
Variables del nido				
Hermanos	-243,07	516,24	0,00	0,58
Hermanos + Asinc.	-239,91	516,92	0,68	0,41
Asinc.	-247,12	524,35	8,11	0,01
Variables temporales				
Fecha + Temporada	-234,99	514,32	0,00	0,97
Temporada	-242,29	521,68	7,36	0,02
Fecha	-247,50	525,10	10,78	0,00

Nota: AICc modelo nulo = 522,97.

Dentro del set final de modelos explicando el crecimiento del tarso, la temperatura diaria promedio durante el crecimiento se impuso como la variable con mayor soporte, teniendo más del 99 % del peso de Akaike acumulado (Tabla 6.4). El mejor modelo incluyó sólo los efectos de la temperatura, mientras que la adición de las demás variables resultó en modelos con menor soporte (Tabla 6.4). La temperatura afectó negativamente a la asíntota ($A_{T^{\circ}} = -0,29$; $P < 0,001$) y la edad a la que ocurre el máximo crecimiento ($t_i T^{\circ} = -0,14$; $P < 0,001$), y positivamente a la tasa máxima de crecimiento relativo ($K_{T^{\circ}} = 0,004$; $P < 0,001$) (Figura 6.3).

Tabla 6.4- Set final de modelos explicando el crecimiento del tarso. Se incluye el modelo nulo como referencia.

Modelo	<i>logLik</i>	<i>AICc</i>	$\Delta AICc$	<i>w</i>
T°	-236,92	503,94	0,00	0,49
T° + Hermanos	-233,71	504,54	0,60	0,37
T° + Año	-231,16	506,65	2,72	0,13
T° + Hermanos + Año	-229,79	511,35	7,42	0,01
Hermanos	-243,07	516,24	12,30	0,00
Año	-242,29	521,68	17,74	0,00
Nulo	-249,84	522,97	19,04	0,00
Hermanos + Año	-239,32	522,98	19,04	0,00

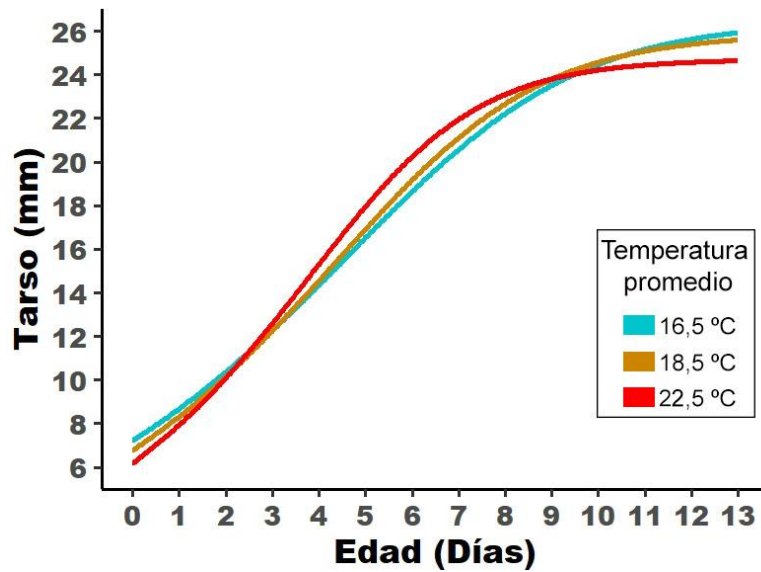


Figura 6.3- Predicciones del crecimiento del tarso de la Cachirla Pálida con distintos valores de temperatura promedio diaria.

Variables que afectaron el crecimiento de la masa corporal

Los resultados de la selección de variables explicando el crecimiento de la masa corporal se resumen en la Tabla 6.5. Ninguna de las variables de hábitat ni temporales recibió mejor soporte que el modelo nulo, por lo que fueron descartadas para construir el set final.

El set final incluyó sólo las variables de temperatura promedio diaria y asincronía de eclosión, ambas incluidas en el modelo con más soporte (Tabla 6.6). La temperatura afectó negativamente a la asíntota ($A_{T^{\circ}} = -0,27$; $P = 0,03$) y el tiempo en alcanzar la tasa máxima de crecimiento ($ti_{T^{\circ}} = -0,12$; $P < 0,001$), y positivamente a la tasa máxima de crecimiento relativo ($K_{T^{\circ}} = 0,006$; $P < 0,001$). El pichón más joven tuvo una menor asíntota ($A_{Asinc} = -1,11$; $P = 0,04$) y tardó menos en alcanzar la tasa de máximo crecimiento ($ti_{Asinc} = -0,31$; $P = 0,04$) que sus hermanos nacidos antes, aunque no varió significativamente con respecto al valor de su tasa máxima de crecimiento ($K_{Asinc} < 0,001$; $P = 0,89$) (Figura 6.4).

Tabla 6.5- Selección de variables para el crecimiento en masa corporal de pichones de Cachirla Pálida. $logLik$ = logaritmo de verosimilitud, $AICc$ = Criterio de información de Akaike corregido para muestras reducidas, $\Delta AICc$ = diferencia en valor de $AICc$ con el mejor modelo (de cada categoría), w = peso de Akaike. Bordes = distancia a los bordes de hábitat; Ganado = carga ganadera del potrero; T° = temperatura promedio diaria durante el crecimiento; PP_{prev} = precipitaciones durante los 20 días previos a la eclosión; PP = precipitaciones promedio diarias durante el crecimiento; Hermanos = número de pichones en el nido; $Asinc.$ = pichón nacido un día después que el resto de hermanos en su nido; Año = temporada en la que fue encontrado el nido; Fecha = día de inicio del nido dentro de la temporada reproductiva.

Modelo	$logLik$	$AICc$	$\Delta AICc$	w
Variables de hábitat				
Bordes	-274,31	578,72	0,00	0,40
Ganado	-274,47	579,03	0,31	0,34
Bordes + ganado	-271,26	579,63	0,90	0,26
Variables climáticas				
T°	-266,84	563,79	0,00	0,42
$T^{\circ} + Pp$	-263,45	564,00	0,21	0,38
$T^{\circ} + Pp + Pp_{prev.}$	-261,03	566,38	2,60	0,12

T° + Pp prev.	-264,97	567,04	3,26	0,08
Pp + Pp prev.	-270,21	577,52	13,74	0,00
Pp.	-274,01	578,12	14,34	0,00
Pp prev.	-275,22	580,55	16,76	0,00
Variables del nido				
Asinc.	-272,58	575,26	0,00	0,74
Asinc. + Hermanos	-270,36	577,83	2,57	0,20
Hermanos	-275,14	580,38	5,11	0,06
Variables temporales				
Fecha	-275,57	581,23	0,00	0,95
Temporada	-275,44	587,99	6,76	0,03
Fecha + Temporada	-272,63	589,59	8,36	0,01

Nota: AICc modelo nulo = 578,13.

Tabla 6.6- Set final de modelos explicando el crecimiento de la masa corporal de los pichones de Cachirla Pálida.

Modelo	logLik	AICc	$\Delta AICc$	w
T° + Asinc.	-262,17	561,45	0,00	0,76
T°	-266,84	563,79	2,33	0,24
Asinc.	-272,58	575,26	13,81	0,00
Nulo	-277,41	578,13	16,67	0,00

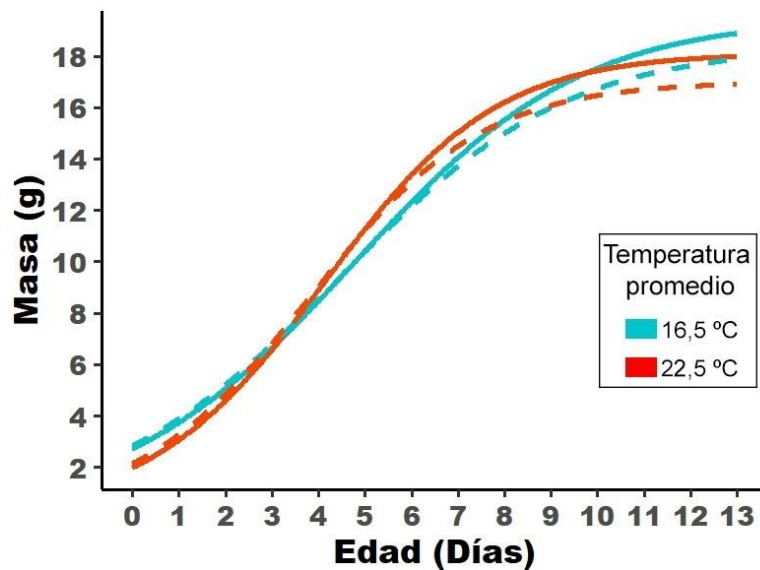


Figura 6.4- Predicciones del crecimiento de la masa corporal de la Cachirla Pálida según la temperatura promedio diaria y la asincronía de eclosión. Las líneas continuas representan los pichones nacidos el mismo día y las líneas de guiones representan al pichón nacido un día después que el resto de la nidada.

DISCUSIÓN

En este capítulo se presentan por primera vez datos detallados de las curvas de crecimiento para la Cachirla Pálida a partir de un monitoreo exhaustivo durante varias temporadas de muestreo. Entre los principales hallazgos se encontró que los pichones tuvieron en general un crecimiento rápido y corto periodo de permanencia dentro del nido, a la vez que los parámetros de crecimiento se vieron afectados por la temperatura diaria promedio durante el período de crecimiento y la asincronía de eclosión.

El crecimiento rápido de los pichones y su corta permanencia en el nido han sido descritos como adaptaciones a un riesgo de depredación elevado (Bosque & Bosque 1995; Cheng & Martin 2012; Remeš *et al.* 2020), lo cual concuerda en el sentido de las altas tasas de depredación encontradas en este estudio (ver Capítulos 3 y 5). Comparándola con especies de paseriformes que nidifican en bosques en el área de estudio (Segura & Reboreda 2012a; Segura *et al.* 2015; Gonzalez *et al.* 2019), la Cachirla Pálida presentó tasas de depredación más altas (ver Capítulos 3 y 5) y un crecimiento más rápido del tarso y la masa corporal, aunque no así de la cuerda del ala y culmen. El crecimiento del tarso de la Cachirla Pálida fue el más rápido,

alcanzando el tamaño adulto alrededor de los 10 días de edad, mientras las otras medidas todavía continúan su desarrollo hasta el momento de abandonar el nido. Esto contrasta con especies arborícolas, las cuales favorecen el crecimiento de las alas ya que intervienen más en su locomoción luego de abandonar el nido (Cheng & Martin 2012). Como las cachirlas son capaces de escapar del nido tempranamente y permanecer ocultas en la vegetación del suelo mientras siguen siendo alimentadas por los adultos (Capítulo 3, ver también Plotnick 1953), desarrollar el tarso rápidamente puede suponer una ventaja para escapar, favoreciendo la locomoción y supervivencia fuera del nido.

Las tasas de crecimiento del tarso y de la masa corporal se vieron afectadas por la temperatura, de manera que la tasa máxima de crecimiento fue mayor y ocurrió a edades más tempranas a medida que aumentaba la temperatura diaria promedio. Los aumentos de temperatura pueden actuar sobre el crecimiento directamente, en algunos casos acelerando el metabolismo de los pichones (Sauve *et al.* 2021). Adicionalmente, una mayor temperatura a los pocos días de la eclosión podría contribuir a reducir el tiempo que los adultos pasan en el nido controlando la temperatura corporal de los pichones jóvenes (Rodríguez & Barba 2016), lo que les proporcionaría mayor tiempo disponible para la búsqueda de alimento. Otro factor (no medido en este trabajo de tesis) que podría provocar esta influencia positiva de la temperatura es que, en los días calurosos, la abundancia y disponibilidad de artrópodos suelen ser mayores (Sicurella *et al.* 2015; Sauve *et al.* 2021). Mayor disponibilidad de alimento y menor necesidad de los adultos de pasar tiempo en el nido podrían aumentar en gran medida la tasa de entregas y favorecer el crecimiento.

Contrariamente, la temperatura afectó negativamente la asíntota del tarso y de la masa corporal, resultando en un menor tamaño al momento de abandonar el nido. En especies que nidifican en regiones donde las temperaturas están más cerca del extremo superior de un rango óptimo para su crecimiento, el efecto de un aumento de la temperatura suele ser negativo debido a que superar el valor máximo de ese rango provoca mayores costos de termorregulación (Cunningham *et al.* 2013; Sauve *et al.* 2021). En este sentido, Węgrzyn (2013) sugirió que en la etapa donde los pichones deben desarrollar completamente la homeotermia antes de abandonar el nido (i.e., cuando están emplumados hacia el final de la etapa de pichones), este proceso es considerablemente más costoso energéticamente que el propio crecimiento de las partes del cuerpo. Entonces, frente a una temperatura mayor a la óptima, los pichones ya emplumados podrían estar destinando el consumo de energía hacia mantener la homeotermia a costa de disminuir la masa y tamaño corporal.

La influencia de la temperatura fue compleja y es posible que se deba a un conjunto de mecanismos actuando en diferentes sentidos, a los que hay que sumar también factores no estudiados en esta tesis, como por ejemplo las condiciones particulares en el microclima del nido y su influencia en el comportamiento de incubación y búsqueda de alimento de los adultos (Mainwaring & Hartley 2016). Además, se suman otras cuestiones asociadas a la calidad genética de cada pichón (Segura & Mahler 2019). El crecimiento más rápido (representado por los parámetros K y t_i) supone una ventaja debido a la posibilidad de al menos parte de los pichones de abandonar el nido prematuramente antes de completar su desarrollo (ver Capítulo 3), especialmente considerando el alto riesgo de depredación que tiene la Cachirla Pálida. Alcanzar el máximo tamaño posible de algunas partes cuanto antes puede ser crítico bajo altas tasas de depredación (ver arriba). Un tarso funcional, por ejemplo, aunque no tenga el tamaño adulto, puede proveer una vía de escape más temprana si su crecimiento fue más rápido durante los primeros días. Sin embargo, el crecimiento acelerado tuvo como contrapartida un menor tamaño asintótico tanto para el tarso como para la masa. Como el estado final de crecimiento de los pichones puede influir en sus chances de contribuir a la población (Cheng & Martin 2012), esta tendencia negativa no es menor e invita a continuar con estudios de supervivencia fuera del nido.

Dada la correlación entre las temperaturas y el momento de la temporada, otros factores temporales no relacionados a la temperatura podrían estar influyendo. Entre ellas, la disponibilidad de alimento puede variar debido a que la abundancia de algunos artrópodos varía estacionalmente (Cheng *et al.* 2021). Una explicación alternativa es que, debido a sucesivos intentos reproductivos, las condiciones corporales de los adultos suelen ser peores hacia el final de la temporada y disminuir su efectividad en la búsqueda de alimento (Ricklefs 1974; Moe *et al.* 2002). Adicionalmente, también es posible que las parejas más experimentadas hayan sido exitosas y hacia el final de la temporada los nidos activos sean en su mayoría de parejas más inexpertas (Morbey & Ydenberg 2000). De esta manera, los pichones que son criados hacia el final de la temporada reproductiva podrían presentar un crecimiento reducido por el efecto combinado de la condición corporal de los padres y la poca eficiencia de los adultos buscando alimento.

Por último, la asincronía de eclosión modificó el crecimiento del pichón más joven de cada nido, que presentó menores valores asintóticos de masa corporal que el resto de sus hermanos. Si bien la asincronía de eclosión normalmente deriva en al menos un pichón en peor estado nutricional con altas chances de morir (Ricklefs 1976; Merklings *et al.* 2014; Segura & Palacio 2021), la mortalidad de pichones en la Cachirla

Pálida fue muy baja (ver Capítulo 3) y los pichones más jóvenes de cada nidada no murieron de inanición en ninguno de estos casos (*obs. personal*). Es posible que el alimento disponible en el sitio de estudio sea suficiente para garantizar el crecimiento simultáneo de todos los pichones y que la asincronía funcione como un recurso para contar con un volantón extra en momentos de buena abundancia de alimento (Magrath 1990). Sin embargo, este último pichón tiene menor tamaño que los hermanos al momento de abandonar el nido, lo que probablemente se traduzca en menores chances de supervivencia durante el periodo inmediatamente posterior al volantoneo (Adams *et al.* 2006). Conocer la supervivencia posterior al volantoneo de la Cachirla Pálida será un factor muy importante para terminar de entender la dinámica poblacional de la especie, en especial considerando su bajo éxito reproductivo.

En general, todos los modelos de crecimiento señalaron a la temperatura como una variable importante. Si bien su influencia fue diferente según la etapa del crecimiento del pichón, la sensibilidad al clima cobra particular relevancia en el contexto actual de cambio climático (Cox *et al.* 2019; Sauve *et al.* 2021), no sólo para la Cachirla Pálida sino también para otros paseriformes insectívoros que utilicen los mismos recursos. Futuros estudios de este tipo que incluyan más temporadas reproductivas y otras aves que utilicen diferentes tipos alimento constituirán un gran aporte para entender las implicancias de los cambios de temperatura en sus hábitats.

CAPÍTULO 7 – DISCUSIÓN Y CONSIDERACIONES FINALES

Este trabajo de tesis doctoral fue motivado por la idea de investigar la biología reproductiva de la Cachirla Pálida, una especie poco conocida y muy poco estudiada que nidifica sobre el suelo en pastizales de Sudamérica. De esta motivación inicial surgieron las preguntas de las principales hipótesis referidas al efecto de las características del hábitat sobre su reproducción. Los primeros objetivos fueron estimar los parámetros básicos de nidificación de la especie, determinar el tamaño de los territorios de cría y evaluar las características del hábitat que seleccionan para establecer sus nidos. Simultáneamente, un segundo bloque de objetivos incluyó evaluar la influencia de características del hábitat sobre el éxito reproductivo de la especie y sobre el crecimiento de sus pichones. Si bien hasta el momento la mayoría de información sobre la Cachirla Pálida se basaba en observaciones anecdóticas, se partió de un conjunto de hipótesis y predicciones derivadas del conocimiento general de paseriformes de pastizal que nidifican sobre el suelo. El estudio se llevó a cabo en un pastizal de la Pampa Deprimida utilizado para ganadería extensiva, al igual que la mayoría de los pastizales de esta sección de la región Pampeana (Matteucci 2012). Este estudio es el primero en realizar un monitoreo exhaustivo de una muestra grande de nidos de un motacílido en Sudamérica y en evaluar la influencia de características del hábitat sobre su éxito reproductivo.

Considerando el estado general de poco conocimiento sobre las cachirlas de Argentina, no hay muchos datos con los que comparar los parámetros básicos de su biología reproductiva. La duración de la temporada reproductiva fue acorde a lo reportado para otros paseriformes en el área de estudio, abarcando cerca de cinco meses entre primavera y verano (Segura *et al.* 2015; Gonzalez *et al.* 2019; Gonzalez 2020; Colombo *et al.* 2021). Dada la dificultad de localización de los nidos, no se descarta que hubiera nidos más tempranos y más tardíos que los encontrados en este estudio, no encontrados debido a la menor densidad de parejas activas al principio y al fin de las temporadas. Tener temporadas reproductivas tan extensas coincide con las estrategias reproductivas más comunes de las aves neotropicales en relación a especies emparentadas del hemisferio norte, cuyas temporadas son más cortas. Entre

los datos novedosos, se registraron por primera vez puestas de cinco huevos, mayor que lo conocido para todas las cachirlas en territorio argentino (hasta cuatro huevos; De La Peña 2013). Como el tamaño de puesta puede verse moldeado por limitaciones del ambiente (Hořák *et al.* 2015), sus variaciones podrían esconder datos sobre el estado de la población reproductiva y del ambiente en donde nidifican.

Entre otros aspectos generales de la biología reproductiva, son particularmente interesantes las ausencias de parasitismo de cría y de larvas ectoparásitas de moscas del género *Philornis*. En diversas especies que nidifican en bosques dentro de la región de este estudio se encontró gran prevalencia de parasitismo de cría por Tordo Renegrado (Mermoz & Reboresda 1998; Fiorini *et al.* 2009; Segura & Reboresda 2012b; Gonzalez 2020). Las cachirlas del hemisferio norte son buenos hospedadores para los cucúlidos (Davies 2010), y otras cachirlas en Argentina cuentan con registros de parasitismo (De La Peña 2013). Dada la asociación de los Tordos con el ganado (Chace *et al.* 2005), era esperable encontrar casos de parasitismo de cría, lo que abre la puerta a estudiar cómo la Cachirla Pálida evita su parasitismo, o por qué el Tordo Renegrado no la selecciona como hospedador. También en aves de bosques en la misma región se encontró una amplia presencia de larvas de *Philornis* sp. parasitando pichones de muchas especies de nidos abiertos (Rabuffetti & Reboresda 2007; Gonzalez 2020; Segura & Palacio 2021) y de cavidades (Jauregui 2020), por lo que se esperaba encontrar casos de infección por este parásito. Estas moscas pueden tener graves efectos sobre el crecimiento de los pichones (Rabuffetti & Reboresda 2007; Gonzalez *et al.* 2021; Segura & Palacio 2021) y muy pocas especies de aves poseen defensas contra ellas (Ursino *et al.* 2019). Por qué no afectaron a ninguno de los nidos de Cachirla Pálida ni a otras aves de pastizal (*obs. personal*) abre nuevos interrogantes sobre la ecología de este parásito. Posiblemente estas moscas estén asociadas a ambientes boscosos o arbustivos, y los pastizales abiertos representen una barrera para desplazarse.

Con respecto a la selección de los sitios de nidificación, la Cachirla Pálida evitó los bordes del pastizal y eligió sitios con densidad de vegetación baja a intermedia, con alto ocultamiento visual superior. Esto confirmaría a la especie como una habitante de pastizales cortos abiertos, que si bien era mencionado en algunos avistamientos (Raimilla *et al.* 2012; Tyler *et al.* 2020), no había prácticamente información disponible sobre la ubicación de sus nidos. Otra consideración en este aspecto es que la densidad de nidos encontrada fue baja en relación al área total de búsqueda, lo que invita a reflexionar sobre los requerimientos de hábitat de la especie. Por otra parte, cabe destacar que la mayoría de los nidos estuvieron ubicados en

flechillares, los cuáles son los ambientes más modificados en la región debido a la expansión agrícola (Cabrera 1971), resaltando su valor de conservación.

Los análisis de supervivencia de nidos arrojaron dos bloques de resultados. En primer lugar, se destaca un bajo éxito reproductivo estimado a partir de la TSD (~7,4 %). Si bien es esperable que un ave que nidifica en el suelo tenga tasas de éxito bajas (Martin 1993a), este valor es bajo aún entre otras aves que nidifican en el suelo, en especial con otras cachirlas (ver Capítulo 5). Aunque se desconoce el éxito reproductivo necesario para mantener una población estable para una especie de estas características, este número alerta sobre el estado de las poblaciones de Cachirla Pálida en estos pastizales, que, si bien son considerados “naturales”, presentan una larga y sostenida historia de modificación antrópica. El éxito bajo podría ser una consecuencia de no estar en su hábitat ideal, el cual es hasta ahora desconocido. Futuros estudios sobre el éxito reproductivo en áreas protegidas, con menor intervención, podrían ayudar a dilucidar cuáles son los ambientes óptimos de nidificación para la Cachirla Pálida. Aun así, aunque estos extensos pastizales ganaderos pueden (en apariencia) no ser sitios óptimos para la especie, se remarca su importancia como una importante superficie disponible para su nidificación, y se recomienda aumentar el esfuerzo en manejo y protección de estos pastizales nativos en la región.

En segundo lugar, la supervivencia de nidos se vio afectada negativamente por la distancia a los parches de bosque, contrariamente a la hipótesis del “efecto borde”, que predice que los nidos cerca de los bordes del hábitat de una especie tienen menor supervivencia que los más alejados (Lahti 2001). Esta hipótesis ha sido puesta a prueba exitosamente principalmente en bosques fragmentados del hemisferio norte, mientras que en pastizales ha arrojado resultados mixtos (Lahti 2001; Renfrew *et al.* 2005; Jones & White 2012). Como los patrones no son generalizables en pastizales, algunos estudios han remarcado la importancia de conocer con precisión la identidad de depredadores de nidos en cada sistema para entenderlos (por ejemplo, Cox *et al.* 2012; Ribic *et al.* 2012). Es posible que los principales depredadores de nidos de Cachirla Pálida no dependan de los bordes y sean más abundantes o activos en el interior del pastizal. Durante el período de estudio sólo pudieron ser observados directamente casos de depredación por ofidios (*Phylodrias patagoniensis*). Sin embargo, dado el grado de exposición que tienen los nidos de Cachirla Pálida (sobre el suelo, entre vegetación baja y poco densa, valiéndose principalmente del ocultamiento), la diversidad de depredadores potenciales es muy grande. Estudios preliminares con cámaras y nidos artificiales identificaron casos de depredación por

Gavilán planeador (*Circus buffoni*) y Lagarto Overo (*Salvator merianae*). Continuar incrementando este tipo de registros ayudará a identificar los principales depredadores, lo que sería útil para comprender los patrones encontrados y, por otro lado, diseñar posibles métodos de protección de nidos y probar su eficacia para aumentar el éxito reproductivo de las cachirlas.

También se encontró que la edad del nido influyó sobre la TSD, mostrando que ésta fue alta en los primeros días, menor durante la eclosión, y luego aumentó hasta el final del ciclo reproductivo. Muchos autores sugieren que la TSD disminuye con la edad del nido porque el aumento de la actividad de los adultos durante la etapa de pichones (i.e., entregas de alimento) provee pistas a los depredadores y aumenta las chances de ser encontrado (Grant & Shaffer 2012). Sin embargo, no hay consenso sobre por qué podría aumentar a partir de la eclosión, particularmente en una especie que no cuenta con comportamientos agonísticos para defender activamente el nido. Nuevamente, este patrón podría ser entendido mejor conociendo los depredadores de nidos y cómo los adultos y pichones de Cachirla Pálida alteran su comportamiento durante las distintas fases del ciclo de nidificación. Si bien la edad del nido *per se* no es indicativa del estado del ambiente, conocer el comportamiento de adultos y pichones a lo largo del ciclo reproductivo podría arrojar algunas pistas sobre sus depredadores (por ejemplo, si son principalmente depredadores que se guían por la vista o por el olfato) y sus estrategias de defensa.

Un punto que merece consideración es la poca relevancia del ganado para la supervivencia de nidos. Los efectos de la ganadería sobre el éxito reproductivo de las aves son muy variables según los sitios, la carga ganadera y la especie de estudio (Fondell & Ball 2004; Bleho *et al.* 2014). Los efectos del ganado sobre la reproducción son difíciles de detectar porque, por un lado, afecta a las aves principalmente de manera indirecta a través de la modificación del pastizal (Fondell & Ball 2004; Sharps *et al.* 2015) y, por otro lado, en el sitio de estudio de esta tesis no hubo una gran variación en la carga ganadera en toda el área de búsqueda de nidos. El pastoreo del ganado en la estancia es en cierta forma rotativo, pero se modula principalmente según las necesidades alimenticias del ganado en el momento dado, y puede mantenerse constante durante los meses de duración de la temporada reproductiva. Si bien la carga ganadera en la mayoría de los potreros es baja, no hay que minimizar el efecto que este manejo del suelo pueda tener sobre la nidificación de las aves que nidifican en él. Esto se complementarían con estudios sobre las cachirlas en otros sitios con manejos alternativos de la carga ganadera, con los que se puedan comparar los resultados de éxito reproductivo de este estudio. Lamentablemente en el sitio de

estudio donde se desarrolló esta tesis, no fue posible conseguir que los propietarios accedieran a una manipulación de la carga ganadera en algunos potreros, por lo que este interesante aspecto sigue sin resolverse.

Entre otras variables a priori importantes que no influyeron sobre la TSD se encuentra el ocultamiento del nido, el cual se esperaba que tuviera una influencia considerable dado que el ocultamiento es la principal defensa de las cachirlas durante la nidificación. Como se discutió en el Capítulo 5, la visibilidad de los alrededores desde el nido podría ser un factor importante para detectar depredadores a tiempo y realizar despliegues de distracción para desviar la atención sobre el nido (Götmark *et al.* 1995; Flaspohler *et al.* 2000). Sin embargo, hay que considerar también la posibilidad de que el ocultamiento deba medirse a una escala menor de la considerada en este estudio, o que una parte importante del ocultamiento dependa del plumaje críptico, por lo que no se reflejaría completamente en las medidas tomadas. Por otra parte, el camuflaje de los olores puede tener importancia para la supervivencia (Fogarty *et al.* 2017), lo que restaría importancia a los efectos del ocultamiento visual sobre la supervivencia en el caso de que los principales depredadores de nidos se guiaran por el olfato. Otro aspecto relacionado a la poca influencia de las variables de vegetación es que, al ser obtenidas en un momento posterior al ciclo de nidificación, podrían haberse producido variaciones en las mismas que no están reflejadas en los datos, ya que no se midieron durante todo el periodo en que cada nido estuvo expuesto (Mcconnell *et al.* 2017). Sin embargo, fueron pocos los nidos cuyo intervalo de monitoreo fue lo suficientemente largo para sufrir importantes cambios en la vegetación a su alrededor. Además, se priorizó minimizar el disturbio mientras el nido estuviera activo, debido a no contar con información previa sobre la sensibilidad de la especie al monitoreo (ver más adelante).

Al analizar el crecimiento de los pichones, la temperatura diaria promedio se mostró como un factor importante, favoreciendo las tasas de crecimiento rápidas a costa de un menor tamaño asintótico al abandonar el nido. Debido a que la temperatura ambiente no refleja exactamente las condiciones del microclima de cada nido (Mainwaring & Hartley 2016), hay que tomar estos resultados con cautela. Por un lado, no se puede atribuir el patrón encontrado exclusivamente a una influencia directa de la temperatura sobre el metabolismo de los pichones. En este sentido, es esperable que la temperatura influya en mayor medida la disponibilidad de alimento o el comportamiento de búsqueda y entrega de los adultos (Sauve *et al.* 2021). Por otro lado, como la principal variación de la temperatura durante el período de estudio fue un aumento lineal a lo largo de la temporada, podrían contribuir a este patrón

encontrado otros factores temporales no necesariamente relacionados a la temperatura. Dado que cambios estacionales en la temperatura ambiente pueden alterar la disponibilidad de los ítems alimenticios, principalmente artrópodos (Burger *et al.* 2012), conocer la identidad e importancia de los ítems podría terminar de aclarar cómo actúa la temperatura sobre el crecimiento de los pichones. Esto abre una posible línea de investigación sobre el tipo de ítems alimenticios que la Cachirla Pálida entrega a sus pichones, y la relación entre la experiencia de los adultos como reproductores y las tasas de entrega de alimento. Como los pastizales presentan una gran dependencia del clima (Gibson 2009), la influencia de la temperatura invitan a continuar investigando cómo las condiciones climáticas afectan a las aves de estos ambientes, especialmente considerando el proceso actual de acelerado cambio climático mundial (Sauve *et al.* 2021).

La influencia de la temperatura no fue constante según la etapa de crecimiento del pichón (favoreciendo su crecimiento rápido en los primeros días, pero reduciendo su tamaño asintótico en la etapa final), por lo que las consecuencias a largo plazo no son fáciles de predecir. En un sentido, crecer más rápido durante los primeros días de vida podría ayudar a más pichones a sobrevivir a una etapa particularmente sensible a las condiciones ambientales (Jovani & Tella 2004; Arlettaz *et al.* 2010), o posibilitar su escape prematuro del nido ante la presencia de depredadores. Sin embargo, el estado corporal del pichón antes de abandonar el nido puede influir seriamente en sus chances de supervivencia como volantón (Cheng & Martin 2012) o en su fecundidad como adulto (Lindström 1999). Estos resultados se podrían complementar con estudios de supervivencia de juveniles fuera del nido, para dilucidar cuál de los dos factores (crecer rápido o abandonar el nido en mejores condiciones físicas) es más importante para la incorporación de nuevos individuos sanos a la población. Este último punto es particularmente relevante dado el bajo éxito reproductivo hallado para la Cachirla Pálida.

Otro aspecto para considerar sobre el desarrollo del trabajo de campo de esta tesis doctoral es el posible sesgo provocado por el monitoreo. En primer lugar, desde la concepción del plan de tesis una de las principales preocupaciones fue el impacto que pudiera tener el monitoreo sobre la supervivencia de los nidos y pichones. Además de las cuestiones éticas del disturbio ocasionado por el monitoreo, las visitas a los nidos podrían sesgar los resultados del estudio con respecto a una situación sin disturbio. Por un lado, el estrés provocado a los adultos durante la manipulación de la nidada podría inducir el abandono (Winter *et al.* 2003). Además de estos casos puntuales, el estimador de TSD poblacional no está exento de sesgos asociados al

mismo monitoreo. Gibson et al. (2015), por ejemplo, concluyeron que el efecto del investigador reduce el estimador de TSD, aunque sin necesariamente modificar las chances de éxito de los nidos, sino reduciendo el tiempo total de exposición de toda la muestra. Con respecto al impacto de las visitas, algunos estudios consideran la duración de cada una como una variable en modelos de TSD, o comparan nidos “control” (monitoreados con menor frecuencia) con nidos monitoreados regularmente (por ejemplo, Casas *et al.* 2015). En este sentido, la Cachirla Pálida presenta ciertas complicaciones:

- El período de nidificación de la especie es muy corto, disponiendo de poco tiempo para hacer controles con visitas espaciadas.
- Prácticamente la totalidad de los nidos en etapa de huevos no pueden ser encontrados sin molestar al adulto incubando, lo que ya tiene implícito un disturbio.
- Todas las visitas realizadas fueron de corta duración (hasta ~5 min como máximo), haciendo imposible la creación de una variable con suficiente rango (por ejemplo, Casas *et al.* (2015), encontraron efectos negativos solamente con visitas superiores a 15 minutos).

Como precauciones frente al disturbio, en este estudio se utilizaron marcas muy poco conspicuas y alejadas de los nidos (ver Capítulo 2), que no podrían ser reconocidas por depredadores a excepción de algunos con grandes capacidades cognitivas (Jacobson *et al.* 2011), no presentes en el sitio de estudio. El tiempo de las visitas se minimizó en todos los casos posibles (desde menos de un minuto cuando no se realizaron mediciones de huevos o pichones, hasta ~5 min cuando se realizaron). El autor de esta tesis es confidente de las estrategias de muestreo utilizadas contaron con todos los recaudos posibles, el impacto sobre la supervivencia fue mínimo y no invalida los resultados. Aun así, no se puede descartar el impacto implícito que produce el mero hecho de la observación de las aves como sujeto de estudio (Lenington 1979). Para futuros estudios se sugiere evitar al máximo posible la manipulación de huevos en etapas sensibles (puesta de huevos e incubación temprana) e intentar limitar el monitoreo de al menos una sub-muestra de nidos para probar su utilidad como control.

Como conclusión, se logró estudiar la biología reproductiva de un ave de pastizal poco conocida que nidifica sobre el suelo en la región Pampeana y se buscó relacionar variables ambientales con distintos parámetros reproductivos. Los resultados de este estudio representan por un lado un importante y necesario aporte al

conocimiento de la fauna nativa de esta región. Por otra parte, sientan un precedente para futuros estudios sobre la influencia de características del hábitat en la comunidad de aves de estos pastizales, que se encuentran claramente en falta (Pretelli *et al.* 2015), y para nuevas ramas de investigación sobre los interrogantes surgidos de los resultados. Entre ellos, el bajo éxito reproductivo de la Cachirla Pálida puede servir como antecedente para poner a prueba sistemas alternativos de rotación del ganado dentro de estos campos y comparar el éxito entre los distintos tratamientos. También sientan una buena base para poner a prueba sistemas de protección contra depredadores de nidos, útiles para las cachirlas y para otras especies con similar modo de nidificación típicas de la Pampa Deprimida. Posteriormente, los resultados podrían ser de gran utilidad para delinear planes de manejo de los pastizales. Debido al continuo estado de modificación de los pastizales en toda la región (Herrera *et al.* 2009; Medan *et al.* 2011) y a que sus aves responden de manera muy diversa a la modificación ambiental (Fillooy & Bellocq 2007), es importante ampliar el conocimiento sobre las especies que son consideradas comunes pero no disponen de muchos datos ecológicos o poblacionales, ya que pueden proveer pistas muy importantes para la conservación de sus hábitats de nidificación.

ANEXOS

Tabla anexa 1- Comparación de los valores de éxito reproductivo aparente y tasas de supervivencia diaria de nidos (TSD) de la Cachirla Pálida (*Anthus hellmayri*) con otras especies de motacílidos del mundo y con especies de pastizal y bosques en el mismo sitio de estudio. Eu = Europa, NA = Norteamérica, SA = Sudamérica, (PI) = Punta Indio (sitio de estudio de esta tesis). N = número de nidos utilizados.

Especie	Familia	Ambiente	Región	Éxito aparente	TSD	N	Referencia
<i>A. hellmayri</i>	Motacillidae	Pastizal	SA (PI)	27,8 %	0,911	93	[1]
<i>A. pratensis</i>	Motacillidae	Pastizal	Eu	43 %	ND	380	[2]
		Pastizal	Eu	71 %	0,973	189	[3]
<i>A. spinoletta</i>	Motacillidae	Pastizal	Eu	66,3 %	ND	325	[4]
<i>A. campestris</i>	Motacillidae	Pastizal	Eu	34,5 %	0,939	113	[5]
<i>A. spragueii</i>	Motacillidae	Pastizal	NA	34,9 %	0,942	186	[6]
<i>A. lutescens</i>	Motacillidae	Pastizal	SA	68 %	0,995	28	[7]
<i>Ammodramus humeralis</i>	Passerellidae	Pastizal	SA (PI)	20,6 %	0,910	33	[8]
<i>Nothura maculosa</i>	Tinamidae	Pastizal	SA (PI)	20 %	0,874	80	[9]
<i>Paroaria coronata</i>	Thraupidae	Bosque	SA (PI)	26 %	0,935	367	[10,11]
<i>Rauenia bonariensis</i>	Thraupidae	Bosque	SA (PI)	29,1 %	0,938	55	[12]
<i>Poliotila dumicola</i>	Poliotilidae	Bosque	SA (PI)	26,6 %	0,950	207	[12]
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	Tyrannidae	Bosque	SA (PI)	30,1 %	0,963	302	[12]
<i>Elaenia parvirostris</i>	Tyrannidae	Bosque	SA (PI)	37,4 %	0,970	99	[12]

[1] este estudio, [2] Coulson 1956, [3] Halupka 1998, [4] Rauter *et al.* 2002, [5] Calero-Riestra *et al.* 2013, [6] Davis 2008, [7] Freitas & Francisco 2012, [8] Colombo *et al.* 2021, [9] Colombo & Segura 2021, [10] Segura & Reboresda 2012, [11] Segura *et al.* 2015, [12] Gonzalez 2020.

Tabla anexa 2- Coeficiente de correlación de Spearman (r) entre las variables de vegetación utilizadas para analizar la selección de sitios de nidificación de la Cachirla Pálida a una escala de “territorio de cría” (Capítulo 2). En rojo los valores iguales o mayores a 0,7. Mata = altura de la mata soporte del nido, IOV h = Índice de Obstrucción Visual horizontal, IOV sup. = Índice de Obstrucción Visual superior, % Cobertura = porcentaje de suelo cubierto, Leñosas = cantidad de vegetación leñosa (Leñosas)

	Mata	IOVh	IOVh mín.	IOVh máx.	IOV sup.	% Cobertura	Leñosas
Dist. percha	0,02	0,02	0,06	0,03	-0,05	-0,04	-0,04
Mata		0,02	0,06	0,04	-0,22	-0,10	0,15
IOV h			0,80	0,94	0,60	0,33	0,13
IOV h mín.				0,70	0,43	0,20	0,11
IOV h máx.					0,55	0,31	0,11
IOV sup.						0,32	-0,05
% Cobertura							0,00

Tabla anexa 3- Coeficiente de correlación de Spearman (r) entre variables de “Macro-hábitat” (celdas naranjas), “Micro-hábitat” (celdas amarillas) y temporales (celdas verdes) utilizadas para construir modelos de TSD de la Cachirla Pálida (Capítulo 5). Cordón Parches, Alambrados y Rutas = distancia a los bordes (de Cordón de bosque, Parches de bosque aislados, Alambrados y Rutas respectivamente), Ganado = carga ganadera máxima del potrero durante la exposición del nido, IOV h = Índice de Obstrucción Visual horizontal, IOV sup. = Índice de Obstrucción Visual superior, Mata = altura de la mata soporte del nido, Percha = distancia a la percha más cercana, Fecha = día de inicio de la puesta tomado desde el inicio de cada temporada reproductiva (20 de septiembre)

	Parches	Alambrados	Rutas	Ganado	IOV h	IOV sup.	Mata	Percha	Fecha
Cordón	-0,44	0,14	-0,14	-0,38	0,30	0,14	0,20	-0,11	-0,12
Parches		-0,05	-0,14	0,60	-0,06	0,05	0,05	0,27	0,10
Alambrados			0,03	-0,05	0,15	0,05	-0,09	0,11	-0,10
Rutas				-0,03	0,00	-0,05	-0,03	-0,12	0,15
Ganado					-0,02	0,05	0,00	0,10	0,24
IOVh						0,08	0,45	-0,09	-0,18
IOV sup.							0,05	-0,03	-0,02
Mata								-0,04	-0,22
Percha									0,02

Tabla anexa 4- Coeficiente de correlación de Spearman (r) entre variables del hábitat (celdas naranjas), climáticas (celdas celestes) y temporales (celdas verdes) utilizadas para construir modelos de crecimiento de pichones para el tarso y la masa corporal (Capítulo 6). En rojo los valores iguales o mayores a 0,7. Bordes = distancias a los bordes de hábitat; Ganado = carga ganadera máxima del potrero; T° = temperatura promedio diaria durante el crecimiento; PP_{prev} = precipitaciones durante los 20 días previos a la eclosión; PP = precipitaciones promedio diarias durante el crecimiento; Hermanos = número de pichones en el nido; Fecha = día de inicio del nido dentro de la temporada reproductiva.

	Ganado	PP Prev.	PP	T° prev.	T°	Fecha
Bordes	-0,10	-0,30	-0,05	-0,13	0,08	-0,20
Ganado		0,12	-0,04	0,21	0,04	0,30
Pp Prev.			-0,10	-0,32	-0,27	-0,05
Pp				0,05	0,07	0,09
T° prev.					0,85	0,87
T°						0,71

REFERENCIAS

- Adams AAY, SK Skagen & JA Savidge. 2006.** Modeling post-fledging survival of Lark Buntings in response to ecological and biological factors. *Ecology* 87(1): 178-188. <<https://doi.org/10.1890/04-1922>>.
- Agra M, D Bilenca & M Codesido. 2015.** Responses of birds to planting of *Lotus tenuis* pasture in the Flooding Pampas, Argentina. *Emu - Austral Ornithology* 115(3): 270-276. <<https://doi.org/10.1071/MU14075>>.
- Aldabe J, GA Bencke, P Grilli, A Medina & Sforza L. 2020.** Evaluación del estado de las aves en predios de la Alianza. Alianza del Pastizal – BirdLife international, informe especial.
- Allen M, J Burger & J Lockwood. 2019.** Evaluation of unharvested refugia for grassland bird conservation within active hayfields. *Avian Conservation and Ecology* 14(2): 15. <<https://doi.org/10.5751/ACE-01457-140215>>.
- Anderson DR, KP Burnham & WL Thompson. 2000.** Null hypothesis testing: problems, prevalence, and an alternative. *The Journal of Wildlife Management* 64(4): 912-923. <<https://doi.org/10.2307/3803199>>.
- Arlettaz R, M Schaad, T Reichlin & M Schaub. 2010.** Impact of weather and climate variation on Hoopoe reproductive ecology and population growth. *Journal of Ornithology* 151: 889-899. <<https://doi.org/10.1007/s10336-010-0527-7>>.
- Arnold TW. 2010.** Uninformative parameters and model selection using Akaike's Information Criterion. *The Journal of Wildlife Management* 74(6): 1175-1178. <<https://doi.org/10.1111/j.1937-2817.2010.tb01236.x>>.
- Arturi MF & JF Goya. 2004.** Estructura, dinámica y manejo de los talares del NE de Buenos Aires. In: Arturi MF, Frangi JL, & Goya JF (eds). *Ecología y Manejo de los bosques de Argentina*, pp. 1-23. Editorial de la UNLP, La Plata.
- Arvidsson B, C Askenmo & R Neergaard. 1997.** Food supply for settling male rock pipits affects territory size. *Animal Behaviour* 54(1): 67-72. <<https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0442>>.
- Athor J ed. 2009.** Parque Costero del Sur - Naturaleza, conservación y patrimonio cultural. 528 pp. Fundación de Historia Natural «Félix de Azara», Buenos Aires.
- Azpiroz AB, JP Isacch, RA Dias, AS Di Giacomo, CS Fontana & CM Palarea. 2012.** Ecology and conservation of grassland birds in southeastern South America: a review. *Journal of Field Ornithology* 83(3): 217-246. <<https://doi.org/10.1111/j.1557-9263.2012.00372.x>>.
- Bakker KK. 2003.** A synthesis of the effect of woody vegetation on grassland nesting birds. *Proceedings of the South Dakota Academy of Science* 82: 119-141.
- Baldi G, JP Guerschman & JM Paruelo. 2006.** Characterizing fragmentation in temperate South America grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 116(3-4): 197-208. <<https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.02.009>>.

- Barnett KL & SL Facey. 2016.** Grasslands, invertebrates, and precipitation: a review of the effects of climate change. *Frontiers in Plant Science* 7: 1196. <<https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01196>>.
- Bebbington K, SA Kingma, EA Fairfield, LG Spurgin, J Komdeur & DS Richardson. 2017.** Consequences of sibling rivalry vary across life in a passerine bird. *Behavioral Ecology* 28(2): 407-418. <<https://doi.org/10.1093/beheco/arw167>>.
- Benson TJ, SJ Chiavacci & MP Ward. 2013.** Patch size and edge proximity are useful predictors of brood parasitism but not nest survival of grassland birds. *Ecological Applications* 23(4): 879-887.
- Berhongaray G, R Alvarez, J De Paepe, C Caride & R Cantet. 2013.** Land use effects on soil carbon in the Argentine Pampas. *Geoderma* 192: 97-110. <<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2012.07.016>>.
- Berkunsky I, LN Segura, RM Aramburú, RA Ruggera, WS Svagelj & JC Reboreda. 2016.** Nest survival and predation in Blue-Fronted Parrots *Amazona aestiva*: effects of nesting behaviour and cavity characteristics. *Ardea* 104(2): 143-151. <<https://doi.org/10.5253/arde.v104i2.a6>>.
- BirdLife International. 2018.** IUCN Red List of Threatened Species: *Anthus hellmayri*. IUCN Red List of Threatened Species. <<https://www.iucnredlist.org/en>> (last accessed 30 sep 2020).
- Bleho BI, N Koper & CS Machtans. 2014.** Direct effects of cattle on grassland birds in Canada. *Conservation Biology* 28(3): 724-734. <<https://doi.org/10.1111/cobi.12259>>.
- Bollinger EK & TA Gavin. 2004.** Responses of nesting Bobolinks (*Dolichonyx oryzivorus*) to habitat edges. *The Auk* 121(3): 767-776.
- Bosque C & MT Bosque. 1995.** Nest predation as a selective factor in the evolution of developmental rates in altricial birds. *The American Naturalist* 145(2): 234-260. <<https://doi.org/10.1086/285738>>.
- Both C & ME Visser. 2000.** Breeding territory size affects fitness: an experimental study on competition at the individual level. *Journal of Animal Ecology* 69(6): 1021-1030. <<https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2000.00458.x>>.
- Bueno-Enciso J, ES Ferrer, R Barrientos, E Serrano-Davies & JJ Sanz. 2016.** Habitat fragmentation influences nestling growth in Mediterranean blue and great tits. *Acta Oecologica* 70: 129-137. <<https://doi.org/10.1016/j.actao.2015.12.008>>.
- Burger C, E Belskii, T Eeva, T Laaksonen, M Mägi, R Mänd, A Qvarnström, T Slagsvold, T Veen, ME Visser, KL Wiebe, C Wiley, J Wright & C Both. 2012.** Climate change, breeding date and nestling diet: how temperature differentially affects seasonal changes in pied flycatcher diet depending on habitat variation. *Journal of Animal Ecology* 81(4): 926-936. <<https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.01968.x>>.

- Burhans DE & FR Thompson. 1998.** Effects of time and nest-site characteristics on concealment of songbird nests. *The Condor* 100(4): 663-672. <<https://doi.org/10.2307/1369747>>.
- Burnham KP & DR Anderson. 2002.** Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. 2nd ed. 488 pp. Springer, New York.
- Burnham KP & DR Anderson. 2004.** Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research* 33(2): 261-304. <<https://doi.org/10.1177/0049124104268644>>.
- Burnham KP, DR Anderson & KP Huyvaert. 2011.** AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65(1): 23-35. <<https://doi.org/10.1007/s00265-010-1029-6>>.
- Cabrera AL. 1971.** Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 16(1-2): 1-50.
- Calero-Riestra M, JT García, J Herranz & F Suárez. 2013.** Breeding output and nest predation patterns in steppe-associated Mediterranean birds: the case of the Tawny Pipit *Anthus campestris*. *Journal of Ornithology* 154(1): 289-298. <<https://doi.org/10.1007/s10336-012-0893-4>>.
- Callan LM, FA La Sorte, TE Martin & VG Rohwer. 2019.** Higher nest predation favors rapid fledging at the cost of plumage quality in nestling birds. *The American Naturalist* 193(5): 717-724. <<https://doi.org/10.1086/702856>>.
- Cardoni DA, JP Isacch & O Iribarne. 2012.** Effects of cattle grazing and fire on the abundance, habitat selection, and nesting success of the Bay-capped Wren-Spintail (*Spartonoica maluroides*) in coastal saltmarshes of the Pampas Region. *The Condor* 114(4): 803-811. <<https://doi.org/10.1525/cond.2012.110186>>.
- Casañas HE. 1997.** Sobre la presencia de la cachirla pálida *Anthus hellmayri* en la provincia de Córdoba, Argentina. *El Hornero* 14(4): 270-273.
- Casas F, A Benítez-López, JT García, CA Martín, J Viñuela & F Mougeot. 2015.** Assessing the short-term effects of capture, handling and tagging of sandgrouse. *Ibis* 157(1): 115-124. <<https://doi.org/10.1111/ibi.12222>>.
- Chace JF, C Farmer, R Winfree, DR Curson, WE Jensen, CB Goguen & SK Robinson. 2005.** Cowbird (*Molothrus* spp.) ecology: a review of factors influencing distribution and abundance of cowbirds across spatial scales. *Ornithological Monographs* (57): 45-70. <<https://doi.org/10.2307/40166814>>.
- Chalfoun AD, FR Thompson & MJ Ratnaswamy. 2002.** Nest predators and fragmentation: a review and meta-analysis. *Conservation Biology* 16(2): 306-318. <<https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00308.x>>.
- Cheng J, FY Li, X Liu, X Wang, D Zhao, X Feng & T Baoyin. 2021.** Seasonal patterns of the abundance of ground-dwelling arthropod guilds and their responses to livestock grazing in a semi-arid steppe. *Pedobiologia* 85-86: 150711. <<https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2021.150711>>.

- Cheng Y-R & TE Martin. 2012.** Nest predation risk and growth strategies of passerine species: grow fast or develop traits to escape risk? *The American Naturalist* 180(3): 285-295. <<https://doi.org/10.1086/667214>>.
- Cleland EE, NR Chiariello, SR Loarie, HA Mooney & CB Field. 2006.** Diverse responses of phenology to global changes in a grassland ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103(37): 13740-13744. <<https://doi.org/10.1073/pnas.0600815103>>.
- Codesido M & D Bilenca. 2011.** Los pastizales y el servicio de soporte de la biodiversidad: respuesta de la riqueza de aves terrestres a los usos de la tierra en la provincia de Buenos Aires. In: Laterra P, Jobbargy Gampel E, & Paruelo JM (eds). *Valoración de Servicios Ecosistémicos. Conceptos, Herramientas y Aplicaciones para el Ordenamiento Territorial*, pp. 511-526. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Argentina.
- Codesido M & D Bilenca. 2021.** Avian assemblages associated with different grasslands managements in cattle production systems in the pampas of Argentina. *Perspectives in Ecology and Conservation* 19(4): 464-474. <<https://doi.org/10.1016/j.pecon.2021.07.003>>.
- Codesido M, C González-Fischer & D Bilenca. 2012.** Agricultural land-use, avian nesting and rarity in the Pampas of central Argentina. *Emu* 112(1): 46-54. <<https://doi.org/10.1071/MU11049>>.
- Codesido M, CM González-Fischer & DN Bilenca. 2013.** Landbird Assemblages in Different Agricultural Landscapes: A Case Study in the Pampas of Central Argentina. *The Condor* 115(1): 8-16. <<https://doi.org/10.1525/cond.2012.120011>>.
- Colombelli-Négrel D & S Kleindorfer. 2009.** Nest height, nest concealment, and predator type predict nest predation in superb fairy-wrens (*Malurus cyaneus*). *Ecological Research* 24(4): 921-928. <<https://doi.org/10.1007/s11284-008-0569-y>>.
- Colombo MA, A Jauregui, E Gonzalez & LN Segura. 2021.** Nesting biology and nest survival of the Grassland Sparrow (*Ammodramus humeralis*) in grazed grasslands of central-eastern Argentina. *Neotropical Biodiversity* 7: 67-74.
- Colombo MA & LN Segura. 2021.** Forest edges negatively influence daily nest survival rates of a grassland Tinamou, the Spotted Nothura (*Nothura maculosa*). *Canadian Journal of Zoology* 99: 573-579. <<https://doi.org/10.1139/cjz-2020-0210>>.
- Conrey RY, SK Skagen, AA Yackel Adams & AO Panjabi. 2016.** Extremes of heat, drought and precipitation depress reproductive performance in shortgrass prairie passerines. *Ibis* 158(3): 614-629. <<https://doi.org/10.1111/ibi.12373>>.
- Coulson JC. 1956.** Mortality and egg production of the Meadow Pipit with special reference to altitude. *Bird Study* 3(2): 119-132. <<https://doi.org/10.1080/00063655609475842>>.
- Cox AR, RJ Robertson, ÁZ Lendvai, K Everitt & F Bonier. 2019.** Rainy springs linked to poor nestling growth in a declining avian aerial insectivore

(*Tachycineta bicolor*). Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 286(1898): 20190018. <<https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0018>>.

Cox WA, FR Thompson & J Faaborg. 2012. Landscape forest cover and edge effects on songbird nest predation vary by nest predator. Landscape Ecology 27(5): 659-669. <<https://doi.org/10.1007/s10980-012-9711-x>>.

Cozzani N & S Zalba. 2012. Depredadores de nidos en pastizales del Parque Provincial Ernesto Tornquist (Provincia de Buenos Aires, Argentina), su importancia relativa bajo distintas intensidades de pastoreo. El Hornero 27(2): 137-148.

Cozzani N & SM Zalba. 2009. Estructura de la vegetación y selección de hábitats reproductivos en aves del pastizal pampeano. Ecología Austral 19: 35-44.

Crego RD & EIN Macri. 2009. Una técnica para la estimación de la densidad y el monitoreo de poblaciones de Inambú Común (*Nothura maculosa*) en ambientes de pastizal. El Hornero 24(1): 31-35.

Cunningham SJ, RO Martin, CL Hojem & PAR Hockey. 2013. Temperatures in excess of critical thresholds threaten nestling growth and survival in a rapidly-warming arid savanna: a study of Common Fiscals. PLOS ONE 8(9): e74613. <<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0074613>>.

Davies KW, CS Boyd, JD Bates, A Hulet, KW Davies, CS Boyd, JD Bates & A Hulet. 2016. Winter grazing can reduce wildfire size, intensity and behaviour in a shrub-grassland. International Journal of Wildland Fire 25(2): 191-199. <<https://doi.org/10.1071/WF15055>>.

Davies N. 2010. Cuckoos, cowbirds and other cheats. 331 pp. A&C Black, London.

Davis SK. 2005. Nest-site selection patterns and the influence of vegetation on nest survival of mixed-grass prairie passerines. The Condor 107(3): 605-616.

Davis SK. 2018. Sprague's Pipit breeding biology and reproductive success in planted and native grasslands. Journal of Avian Biology 49(4): e01547. <<https://doi.org/10.1111/jav.01547>>.

De La Peña MR. 2013. Nidos y reproducción de las aves argentinas. 593 pp. Ediciones Biológica, Santa Fe.

Delhey K, M Carrizo, L Verniere, B Mahler & A Peters. 2010. Seasonal variation in reproductive output of a Neotropical temperate Suboscine, the Firewood-Gatherer (*Anumbius annumbi*). The Auk 127(1): 222-231. <<https://doi.org/10.1525/auk.2009.09050>>.

Dennis P, J Skartveit, DI McCracken, RJ Pakeman, K Beaton, A Kunaver & DM Evans. 2008. The effects of livestock grazing on foliar arthropods associated with bird diet in upland grasslands of Scotland. Journal of Applied Ecology 45(1): 279-287. <<https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01378.x>>.

Devries JH, RG Clark & LM Armstrong. 2018. Dynamics of habitat selection in birds: adaptive response to nest predation depends on multiple factors. Oecologia 187(1): 305-318. <<https://doi.org/10.1007/s00442-018-4134-2>>.

- Di Giacomo AS, PD Vickery, H Casañas, OA Spitznagel, C Ostrosky, S Krapovickas & AJ Bosso. 2010.** Landscape associations of globally threatened grassland birds in the Aguapey river Important Bird Area, Corrientes, Argentina. *Bird Conservation International* 20(1): 62-73. <<https://doi.org/10.1017/S0959270909990177>>.
- Dinsmore SJ, GC White & FL Knopf. 2002.** Advanced techniques for modeling avian nest survival. *Ecology* 83(12): 3476-3488. <[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[3476:ATFMAN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[3476:ATFMAN]2.0.CO;2)>.
- Doligez B & J Clobert. 2003.** Clutch size reduction as a response to increased nest predation rate in the Collared Flycatcher. *Ecology* 84(10): 2582-2588. <<https://doi.org/10.1890/02-3116>>.
- Dormann CF, J Elith, S Bacher, C Buchmann, G Carl, G Carré, JRG Marquéz, B Gruber, B Lafourcade, PJ Leitão, T Münkemüller, C McClean, PE Osborne, B Reineking, B Schröder, AK Skidmore, D Zurell & S Lautenbach. 2013.** Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36(1): 27-46. <<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>>.
- Doumecq M, N Petrucci & P Stampella. 2020.** Cuando los saberes no dialogan. Prácticas en conflicto en el Parque Costero Sur (Buenos Aires). *Bonplandia* 29(1): 57-70. <<https://doi.org/10.30972/bon.2914109>>.
- Eeva T, M Ryömä & J Riihimäki. 2005.** Pollution-related changes in diets of two insectivorous passerines. *Oecologia* 145(4): 629-639. <<https://doi.org/10.1007/s00442-005-0145-x>>.
- Egoh BN, B Reyers, M Rouget & DM Richardson. 2011.** Identifying priority areas for ecosystem service management in South African grasslands. *Journal of Environmental Management* 92(6): 1642-1650. <<https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2011.01.019>>.
- Ellison KS, CA Ribic, DW Sample, MJ Fawcett & JD Dadisman. 2013.** Impacts of tree rows on grassland birds and potential nest predators: a removal experiment. *PLoS ONE* 8(4): e59151. <<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0059151>>.
- Evans DM, N Villar, NA Littlewood, RJ Pakeman, SA Evans, P Dennis, J Skartveit & SM Redpath. 2015.** The cascading impacts of livestock grazing in upland ecosystems: a 10-year experiment. *Ecosphere* 6(3): art42. <<https://doi.org/10.1890/ES14-00316.1>>.
- Fernandez RD, SJ Ceballos, A Malizia & R Aragón. 2017.** *Gleditsia triacanthos* (Fabaceae) in Argentina: a review of its invasion. *Australian Journal of Botany* 65(3): 203-213. <<https://doi.org/10.1071/BT16147>>.
- Ferrari DM, OR Pozzolo & HJ Ferrari. 2009.** CobCal. Software para medir cobertura vegetal. ICP, EEA Concepción del Uruguay.
- Filloy J & MI Bellocq. 2007.** Patterns of bird abundance along the agricultural gradient of the Pampean region. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 120(2): 291-298. <<https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.09.013>>.

- Fiorini V, JC Reboreda & D Tuero. 2009.** Host behaviour and nest-site characteristics affect the likelihood of brood parasitism by shiny cowbirds on Chalk-browed Mockingbirds. *Behaviour* 146(10): 1387-1403. <<https://doi.org/10.1163/156853909X433338>>.
- Fisher RJ & SK Davis. 2010.** From Wiens to Robel: a review of grassland-bird habitat selection. *Journal of Wildlife Management* 74(2): 265-273. <<https://doi.org/10.2193/2009-020>>.
- Fisher RJ & SK Davis. 2011.** Habitat use by Sprague's Pipits (*Anthus spragueii*) in native pastures and planted, non-native hay fields. *The Auk* 128(2): 273-282. <<https://doi.org/10.1525/auk.2011.10148>>.
- Flaspohler DJ, SA Temple & RN Rosenfield. 2000.** Relationship between nest success and concealment in two ground-nesting passerines. *Journal of Field Ornithology* 71(4): 736-747. <<https://doi.org/10.1648/0273-8570-71.4.736>>.
- Fletcher RJ Jr., L Ries, J Battin & AD Chalfoun. 2007.** The role of habitat area and edge in fragmented landscapes: definitively distinct or inevitably intertwined? *Canadian Journal of Zoology* 85(10): 1017-1030. <<https://doi.org/10.1139/Z07-100>>.
- Fletcher RJ Jr. & RR Koford. 2003.** Spatial responses of Bobolinks (*Dolichonyx oryzivorus*) near different types of edges in northern Iowa. *The Auk* 120(3): 799-810. <<https://doi.org/10.1093/auk/120.3.799>>.
- Flockhart DTT, G Mitchell, R Krikun & E Bayne. 2016.** Factors driving territory size and breeding success in a threatened migratory songbird, the Canada Warbler. *Avian Conservation and Ecology* 11(2): 4. <<https://doi.org/10.5751/ACE-00876-110204>>.
- Fogarty DT, RD Elmore, SD Fuhlendorf & SR Loss. 2017.** Influence of olfactory and visual cover on nest site selection and nest success for grassland-nesting birds. *Ecology and Evolution* 7(16): 6247-6258. <<https://doi.org/10.1002/ece3.3195>>.
- Fondell TF & IJ Ball. 2004.** Density and success of bird nests relative to grazing on western Montana grasslands. *Biological Conservation* 117(2): 203-213. <[https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00293-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00293-3)>.
- Freitas MS & MR Francisco. 2012.** Reproductive Life History Traits of the Yellowish Pipit (*Anthus lutescens*). *Wilson Journal of Ornithology* 124(1): 119-126. <<https://doi.org/10.1676/11-038.1>>.
- Frey-Roos F, PA Brodmann & H-U Reyer. 1995.** Relationships between food resources, foraging patterns, and reproductive success in the Water Pipit, *Anthus sp. spinoletta*. *Behavioral Ecology* 6(3): 287-295. <<https://doi.org/10.1093/beheco/6.3.287>>.
- Gang C, W Zhou, Y Chen, Z Wang, Z Sun, J Li, J Qi & I Odeh. 2014.** Quantitative assessment of the contributions of climate change and human activities on global grassland degradation. *Environmental Earth Sciences* 72(11): 4273-4282. <<https://doi.org/10.1007/s12665-014-3322-6>>.
- Ghersa CM, E de la Fuente, S Suarez & RJC Leon. 2002.** Woody species invasion in the Rolling Pampa grasslands, Argentina. *Agriculture, Ecosystems &*

- Environment 88(3): 271-278. <[https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(01\)00209-2](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00209-2)>.
- Gibb J. 1956.** Food, feeding habits and territory of the Rock Pipit *Anthus Spinoletta*. Ibis 98(3): 506-530. <<https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1956.tb01437.x>>.
- Gibson DJ. 2009.** Grasses and grassland ecology. 305 pp. Oxford University Press, New York.
- Gillis H, B Gauffre, R Huot & V Bretagnolle. 2012.** Vegetation height and egg coloration differentially affect predation rate and overheating risk: an experimental test mimicking a ground-nesting bird. Canadian Journal of Zoology 90(6): 694-703. <<https://doi.org/10.1139/z2012-035>>.
- Gilroy JJ & WJ Sutherland. 2007.** Beyond ecological traps: perceptual errors and undervalued resources. Trends in Ecology & Evolution 22(7): 351-356. <<https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.03.014>>.
- Giocomo J, E Moss, D Buehler & W Minser. 2008.** Nesting biology of grassland birds at Fort Campbell, Kentucky and Tennessee. Wilson Journal of Ornithology 120(1): 111-119. <<https://doi.org/10.1676/06-022.1>>.
- Gonzalez E. 2020.** Efecto de las características físicas del hábitat sobre el éxito reproductivo de cuatro especies de aves que utilizan los talares bonaerenses como sitio de nidificación. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, 211 pp.
- Gonzalez E, A Jauregui & L Segura. 2021.** Parasitic flies (*Philornis* spp.) and offspring prospects in three passerines in a southern temperate forest of Argentina. Ardeola *En prensa*.
- Gonzalez E, A Jauregui & LN Segura. 2019.** Breeding biology of the Yellow-browed Tyrant (*Satrapa icterophrys*) in south temperate forests of central Argentina. The Wilson Journal of Ornithology 131(3): 534-542. <<https://doi.org/10.1676/18-140>>.
- Götmark F, D Blomqvist, OC Johansson & J Bergkvist. 1995.** Nest site selection: a trade-off between concealment and view of the surroundings? Journal of Avian Biology 26(4): 305. <<https://doi.org/10.2307/3677045>>.
- Grande JM, PM Orozco-Valor, MS Liébana & JH Sarasola. 2018.** Birds of prey in agricultural landscapes: the role of agriculture expansion and intensification. In: Sarasola JH, Grande JM, & Negro JJ (eds). Birds of Prey, pp. 197-228. Springer International Publishing, Cham.
- Grant T & T Shaffer. 2012.** Time-specific patterns of nest survival for ducks and passerines breeding in North Dakota. The Auk 129(2): 319-328. <<https://doi.org/10.1525/auk.2012.11064>>.
- Grant TA, EM Madden, TL Shaffer, PJ Pietz, GB Berkey & NJ Kadrmas. 2006.** Nest survival of Clay-Colored and Vesper Sparrows in relation to woodland edge in mixed-grass prairies. The Journal of Wildlife Management 70(3): 691-701. <[https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2006\)70\[691:NSOCAV\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2006)70[691:NSOCAV]2.0.CO;2)>.

- Grant TA, TL Shaffer, EM Madden & PJ Pietz. 2005.** Time-specific variation in passerine nest survival: new insights into old questions. *The Auk* 122(2): 661-672.
- Griebel IA, GD Fairhurst, TA Marchant & RG Clark. 2018.** Effects of parental and nest-site characteristics on nestling quality in the Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*). *Canadian Journal of Zoology*. <<https://doi.org/10.1139/cjz-2018-0109>>.
- Grueber CE, S Nakagawa, RJ Laws & IG Jamieson. 2011.** Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology* 24(4): 699-711. <<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02210.x>>.
- Guilherme JL, RJ Burnside, NJ Collar & PM Dolman. 2018.** Consistent nest-site selection across habitats increases fitness in Asian Houbara. *The Auk* 135(2): 192-205. <<https://doi.org/10.1642/AUK-17-156.1>>.
- Habel JC, J Dengler, M Janišová, P Török, C Wellstein & M Wiezik. 2013.** European grassland ecosystems: threatened hotspots of biodiversity. *Biodiversity and Conservation* 22(10): 2131-2138. <<https://doi.org/10.1007/s10531-013-0537-x>>.
- Halupka K. 1998.** Nest predation in Meadow Pipits *Anthus pratensis* nesting in natural conditions. *Ornis Fennica* 75: 139-143.
- Hansell M. 2000.** *Bird Nests and Construction Behaviour*. 302 pp. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hendricks P. 2003.** Spring snow conditions, laying date, and clutch size in an alpine population of American Pipits. *Journal of Field Ornithology* 74(4): 423-429. <<https://doi.org/10.1648/0273-8570-74.4.423>>.
- Herkert JR, DL Reinking, DA Wiedenfeld, M Winter, JL Zimmerman, WE Jensen, EJ Finck, RR Koford, DH Wolfe, SK Sherrod, MA Jenkins, J Faaborg & SK Robinson. 2003.** Effects of prairie fragmentation on the nest success of breeding birds in the midcontinental United States. *Conservation Biology* 17(2): 587-594.
- Herrera LP, P Laterra, NO Maceira, KD Zelaya & GA Martínez. 2009.** Fragmentation status of tall-tussock grassland relicts in the Flooding Pampa, Argentina. *Rangeland Ecology & Management* 62(1): 73-82. <<https://doi.org/10.2111/08-015>>.
- Hickman KR, GH Farley, R Channell & JE Steier. 2006.** Effects of old world bluestem (*Bothriochloa ischaemum*) on food availability and avian community composition within the mixed-grass prairie. *The Southwestern Naturalist* 51(4): 524-530. <[https://doi.org/10.1894/0038-4909\(2006\)51\[524:EOWBB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1894/0038-4909(2006)51[524:EOWBB]2.0.CO;2)>.
- Hoi-Leitner M, M Romero-Pujante, H Hoi & A Pavlova. 2001.** Food availability and immune capacity in Serin (*Serinus serinus*) nestlings. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49(5): 333-339. <<https://doi.org/10.1007/s002650000310>>.
- Hořák D, A Tószögyová & D Storch. 2015.** Relative food limitation drives geographical clutch size variation in South African passerines: a large-scale test

of Ashmole's seasonality hypothesis. *Global Ecology and Biogeography* 24(4): 437-447. <<https://doi.org/10.1111/geb.12261>>.

Hovick TJ, JR Miller, SJ Dinsmore, DM Engle, DM Debinski & SD Fuhlendorf. 2012. Effects of fire and grazing on grasshopper sparrow nest survival. *The Journal of Wildlife Management* 76(1): 19-27. <<https://doi.org/10.1002/jwmg.243>>.

Howe FP, RL Knight, LC McEwen & TL George. 1996. Direct and indirect effects of insecticide applications on growth and survival of nestling passerines. *Ecological Applications* 6(4): 1314-1324. <<https://doi.org/10.2307/2269609>>.

Hoyt DF. 1979. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *The Auk* 96: 73-77.

Hummel AE & RA Rodríguez. 2005. Parque Costero del Sur. In: Di Giacomo AS, De Francesco MV, & Coconier EG (eds). *Áreas importantes para la conservación de las aves en la Argentina. Sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad.*, pp. 44-46. Aves Argentinas, Buenos Aires.

Hummel AE, RA Rodríguez, EG Coconier & Y Barasch. 2009. El Parque Costero del Sur como área importante para la conservación de las aves. In: Athor J (ed). *Parque Costero del Sur - Naturaleza, conservación y patrimonio cultural*, pp. 82-87. Fundación Félix de Azara, Buenos Aires.

Humphreys RK & GD Ruxton. 2020. Avian distraction displays: a review. *Ibis* 162(4): 1125-1145. <<https://doi.org/10.1111/ibi.12814>>.

Ibáñez-Álamo JD, RD Magrath, JC Oteyza, AD Chalfoun, TM Haff, KA Schmidt, RL Thomson & TE Martin. 2015. Nest predation research: recent findings and future perspectives. *Journal of Ornithology* 156(1): 247-262. <<https://doi.org/10.1007/s10336-015-1207-4>>.

Isacch JP & DA Cardoni. 2011. Different grazing strategies are necessary to conserve endangered grassland birds in short and tall salty grasslands of the Flooding Pampas. *The Condor* 113(4): 724-734. <<https://doi.org/10.1525/cond.2011.100123>>.

Isacch JP, NO Maceira, MS Bo, MR Demaría & S Peluc. 2005. Bird-habitat relationship in semi-arid natural grasslands and exotic pastures in the west pampas of Argentina. *Journal of Arid Environments* 62(2): 267-283. <<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2004.11.008>>.

Isacch JP & MM Martínez. 2001. Estacionalidad y relaciones con la estructura del hábitat de la comunidad de aves de pastizales de paja colorada (*Paspalum quadrifarium*) manejados con fuego en la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ornitología Neotropical* 12: 345-354.

Jacobo E & A Rodríguez. 2012. Manejo de pastizales naturales para una ganadería sustentable en la Pampa Deprimida. Primera Edición. Fundación Vida Silvestre Argentina/Aves Argentinas, Buenos Aires.

Jacobson MD, ET Tsakiris, AM Long & WE Jensen. 2011. No evidence for observer effects on Lark Sparrow nest survival. *Journal of Field Ornithology* 82(2): 184-192. <<https://doi.org/10.1111/j.1557-9263.2011.00321.x>>.

- Jauregui A. 2020.** Selección de sitios de nidificación, competencia por cavidades y efecto del hábitat en el éxito reproductivo de *Colaptes campestris* (Carpintero Campestre) y *Colaptes melanochloros* (Carpintero Real) (Aves: Picidae) en talares bonaerenses. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, 151 pp.
- Jehle G, AA Yackel Adams, JA Savidge & SK Skagen. 2004.** Nest survival estimation: a review of alternatives to the Mayfield estimator. *The Condor* 106(3): 472-484. <<https://doi.org/10.1650/7411>>.
- Jensen HP, D Rollins & RL Gillen. 1990.** Effects of cattle stock density on trampling loss of simulated ground nests. *Wildlife Society Bulletin* 18(1): 71-74.
- Jensen WE & EJ Finck. 2004.** Edge effects on nesting Dickcissels (*Spiza americana*) in relation to edge type of remnant tallgrass prairie in Kansas. *The American Midland Naturalist* 151(1): 192-199. <[https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2004\)151\[0192:EEONDS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2004)151[0192:EEONDS]2.0.CO;2)>.
- Johnson RG & SA Temple. 1990.** Nest predation and brood parasitism of tallgrass prairie birds. *The Journal of Wildlife Management* 54(1): 106-111. <<https://doi.org/10.2307/3808909>>.
- Jones SL. 2011.** Territory size in mixed-grass prairie songbirds. *The Canadian Field Naturalist* 125(1): 12-15. <<https://doi.org/10.22621/cfn.v125i1.1115>>.
- Jones SL & JS Dieni. 2007.** The relationship between predation and nest concealment in mixed-grass prairie passerines: an analysis using program MARK. *Studies in Avian Biology* 34: 117-123.
- Jones SL, JS Dieni & PJ Gouse. 2010.** Reproductive biology of a grassland songbird community in northcentral Montana. *The Wilson Journal of Ornithology* 122(3): 455-464. <<https://doi.org/10.1676/08-171.1>>.
- Jones SL & GC White. 2012.** The effect of habitat edges on nest survival of Sprague's Pipits. *The Wilson Journal of Ornithology* 124(2): 310-315. <<https://doi.org/10.1676/11-151.1>>.
- Jovani R & JL Tella. 2004.** Age-related environmental sensitivity and weather mediated nestling mortality in white storks *Ciconia ciconia*. *Ecography* 27(5): 611-618. <<https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2004.03925.x>>.
- Juárez R, E Chacón-Madriral & L Sandoval. 2020.** Urbanization has opposite effects on the territory size of two passerine birds. *Avian Research* 11(1): 11. <<https://doi.org/10.1186/s40657-020-00198-6>>.
- Kang L, X Han, Z Zhang & OJ Sun. 2007.** Grassland ecosystems in China: review of current knowledge and research advancement. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362(1482): 997-1008. <<https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2029>>.
- Keating KA & S Cherry. 2004.** Use and interpretation of logistic regression in habitat-selection studies. *Journal of Wildlife Management* 68(4): 774-789. <[https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2004\)068\[0774:UAIOLR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2004)068[0774:UAIOLR]2.0.CO;2)>.
- Keyel AC, AM Strong, NG Perlut & JM Reed. 2013.** Evaluating the roles of visual openness and edge effects on nest-site selection and reproductive success in

- grassland birds. *The Auk* 130(1): 161-170.
<<https://doi.org/10.1525/auk.2012.12039>>.
- Kilgo JC. 2005.** Harvest-related edge effects on prey availability and foraging of Hooded Warblers in a bottomland hardwood forest. *The Condor* 107(3): 627-636. <<https://doi.org/10.1093/condor/107.3.627>>.
- Klomp H. 1970.** The determination of clutch-size in birds: a review. *Ardea* 55: 1-124. <<https://doi.org/10.5253/arde.v58.p1>>.
- Klug PE, SL Jackrel & KA With. 2010.** Linking snake habitat use to nest predation risk in grassland birds: the dangers of shrub cover. *Oecologia* 162(3): 803-813. <<https://doi.org/10.1007/s00442-009-1549-9>>.
- Knopf FL. 1994.** Avian assemblages on altered grasslands. *Studies in Avian Biology* 15: 247-257.
- Kosicki JZ & P Indykiewicz. 2011.** Effects of breeding date and weather on nestling development in White Storks *Ciconia ciconia*. *Bird Study* 58(2): 178-185. <<https://doi.org/10.1080/00063657.2011.554531>>.
- Kozma JM & AJ Kroll. 2010.** Nest survival of Western Bluebirds using tree cavities in managed Ponderosa Pine forests of Central Washington. *The Condor* 112(1): 87-95. <<https://doi.org/10.1525/cond.2010.090153>>.
- Kumstátová T, T Brinke, S Tomková, R Fuchs & A Petrušek. 2004.** Habitat preferences of Tree Pipit (*Anthus trivialis*) and Meadow Pipit (*A. pratensis*) at sympatric and allopatric localities. *Journal of Ornithology* 145(4): 334-342. <<https://doi.org/10.1007/s10336-004-0048-3>>.
- Lahti DC. 2001.** The «edge effect on nest predation» hypothesis after twenty years. *Biological Conservation* 99: 365-374.
- Lenington S. 1979.** Predators and Blackbirds: The «Uncertainty Principle» in field biology. *The Auk* 96(1): 190-192.
- Lima SL. 2009.** Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological Reviews* 84(3): 485-513. <<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00085.x>>.
- Lindström J. 1999.** Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution* 14(9): 343-348. <[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01639-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01639-0)>.
- Lister BC & A Garcia. 2018.** Climate-driven declines in arthropod abundance restructure a rainforest food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115(44): E10397-E10406. <<https://doi.org/10.1073/pnas.1722477115>>.
- Lloyd JD & TE Martin. 2005.** Reproductive success of Chestnut-collared Longspurs in native and exotic grassland. *The Condor*: 363-374.
- Lopes LE & MF de Vasconcelos. 2011.** On the wide occurrence of the Hellmayr's pipit *Anthus hellmayri* in the Espinhaço Range, southeastern Brazil. *Interciencia* 36(10): 743-745.

- Lowther PE. 2018.** Lists of victims and hosts of the parasitic cowbirds. The Field Museum, Chicago, IL.
- Lyons TP, JR Miller, DM Debinski & DM Engle. 2015.** Predator identity influences the effect of habitat management on nest predation. *Ecological Applications* 25(6): 1596-1605. <<https://doi.org/10.1890/14-1641.1>>.
- Magaña M, JC Alonso, CA Martín, LM Bautista & B Martín. 2010.** Nest-site selection by Great Bustards *Otis tarda* suggests a trade-off between concealment and visibility: Nesting habitat selection by Great Bustards. *Ibis* 152(1): 77-89. <<https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2009.00976.x>>.
- Magrath RD. 1990.** Hatching asynchrony in altricial birds. *Biological Reviews* 65(4): 587-622. <<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1990.tb01239.x>>.
- Mainwaring MC & IR Hartley. 2016.** Local weather conditions have complex effects on the growth of Blue Tit nestlings. *Journal of Thermal Biology* 60: 12-19. <<https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2016.05.005>>.
- Marques-Santos F & NJ Dingemanse. 2020.** Weather effects on nestling survival of Great Tits vary according to the developmental stage. *Journal of Avian Biology* 51: e02421. <<https://doi.org/10.1111/jav.02421>>.
- Martin TE. 1993a.** Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the dogmas. *The American Naturalist* 141(6): 897-913.
- Martin TE. 1993b.** Nest Predation and Nest Sites. *BioScience* 43(8): 523-532. <<https://doi.org/10.2307/1311947>>.
- Martin TE. 1996.** Life History Evolution in Tropical and South Temperate Birds: What Do We Really Know? *Journal of Avian Biology* 27(4): 263-272. <<https://doi.org/10.2307/3677257>>.
- Martin TE. 2000.** Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science* 287(5457): 1482-1485. <<https://doi.org/10.1126/science.287.5457.1482>>.
- Martin TE. 2004.** Avian life-history evolution has an eminent past: does it have a bright future? *The Auk* 121(2): 289-301. <<https://doi.org/10.1093/auk/121.2.289>>.
- Martin TE. 2015.** Age-related mortality explains life history strategies of tropical and temperate songbirds. *Science* 349(6251): 966-970. <<https://doi.org/10.1126/science.aad1173>>.
- Martin TE, J Scott & C Menge. 2000.** Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267(1459): 2287-2293. <<https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1281>>.
- Matteucci SD. 2012.** Ecorregión Pampa. In: Morello J, Matteucci SD, Rodríguez AF, & Silva ME (eds). *Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos*, pp. 391-446. Facultad de Arquitectura, Diseño y Urbanismo, GEPAMA Grupo de Ecología del Paisaje y Medio Ambiente, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.

- Mayfield HF. 1975.** Suggestions for calculating nest success. *The Wilson Bulletin* 87(4): 456-466.
- McConnell M, A Monroe, L Burger & J Martin. 2017.** Timing of nest vegetation measurement may obscure adaptive significance of nest-site characteristics: A simulation study. *Ecology and Evolution* 7: 1-12.
<<https://doi.org/10.1002/ece3.2767>>.
- Medan D, JP Torretta, K Hodara, EB de la Fuente & NH Montaldo. 2011.** Effects of agriculture expansion and intensification on the vertebrate and invertebrate diversity in the Pampas of Argentina. *Biodiversity and Conservation* 20(13): 3077-3100. <<https://doi.org/10.1007/s10531-011-0118-9>>.
- Medina I & NE Langmore. 2019.** Host density predicts the probability of parasitism by avian brood parasites. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 374: 20180204. <<https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0204>>.
- Menezes JCT & MÂ Marini. 2017.** Predators of bird nests in the Neotropics: a review. *Journal of Field Ornithology* 88(2): 99-114.
<<https://doi.org/10.1111/jfo.12203>>.
- Merkling T, L Agdere, E Albert, R Durieux, SA Hatch, E Danchin & P Blanchard. 2014.** Is natural hatching asynchrony optimal? An experimental investigation of sibling competition patterns in a facultatively siblicidal seabird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 68(2): 309-319. <<https://doi.org/10.1007/s00265-013-1646-y>>.
- Mermoz ME & JC Reboreda. 1998.** Nesting success In Brown-and-yellow Marshbirds: effects of timing, nest site, and brood parasitism. *The Auk* 115(4): 871-878.
- Mezquida ET & L Marone. 2001.** Factors affecting nesting success of a bird assembly in the central Monte Desert, Argentina. *Journal of Avian Biology* 32(4): 287-296.
<<https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2001.320401.x>>.
- Miñarro F & D Bilenca. 2008.** The conservation status of temperate grasslands in Central Argentina. *Fundación Vida Silvestre Argentina*.
- Moe B, I Langseth, M Fyhn, GW Gabrielsen & C Bech. 2002.** Changes in body condition in breeding Kittiwakes *Rissa tridactyla*. *Journal of Avian Biology* 33(3): 225-234. <<https://doi.org/10.1034/j.1600-048X.2002.330304.x>>.
- Morbey E & C Ydenberg. 2000.** Seasonal decline in nestling growth: support for the parental-quality hypothesis. *The Auk* 117(4): 1065-1068.
- Morganti M, D Rubolini, N Saino, M Caprioli & R Ambrosini. 2017.** Rainfall, but not temperature, negatively affects the growth of Blue Tit *Cyanistes caeruleus* nestlings. *Bird Study* 64: 159-167.
<<https://doi.org/10.1080/00063657.2017.1309006>>.
- Narosky T & D Yzurieta. 2010.** *Aves de Argentina y Uruguay: guía de identificación*. 16a Ed. 432 pp. Vázquez Mazzini, Buenos Aires.
- Nenninger HR & N Koper. 2018.** Effects of conventional oil wells on grassland songbird abundance are caused by presence of infrastructure, not noise.

- Biological Conservation 218: 124-133.
<<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.11.014>>.
- Newton I. 2004.** The recent declines of farmland bird populations in Britain: an appraisal of causal factors and conservation actions. *Ibis* 146(4): 579-600.
<<https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2004.00375.x>>.
- Nice MM. 1941.** The role of territory in bird life. *The American Midland Naturalist* 26(3): 441-487. <<https://doi.org/10.2307/2420732>>.
- Nilsson J-Å & A Gårdmark. 2001.** Sibling competition affects individual growth strategies in Marsh Tit, *Parus palustris*, nestlings. *Animal Behaviour* 61(2): 357-365. <<https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1602>>.
- Norambuena HV, JI Areta, F Medrano, P Ortiz & PF Victoriano. 2017.** Aportes a la historia natural del bailarín chico o cachirla común (*Anthus correndera chilensis*). *Ornitología Neotropical* 28: 243-252.
- Norambuena HV, PV Els, CP Muñoz-Ramírez & PF Victoriano. 2018.** First steps towards assessing the evolutionary history and phylogeography of a widely distributed Neotropical grassland bird (Motacillidae: *Anthus correndera*). *PeerJ* 6: e5886. <<https://doi.org/10.7717/peerj.5886>>.
- Norment CJ & K Green. 2004.** Breeding ecology of Richard's Pipit (*Anthus novaeseelandiae*) in the Snowy Mountains. *Emu - Austral Ornithology* 104(4): 327-336. <<https://doi.org/10.1071/MU04006>>.
- van Oosten HH. 2016.** Comparative breeding biology of three insectivorous songbirds in Dutch dune grasslands. *104(3)*: 199-212.
- OPDS. 2020.** Reserva Bahía Samborombón | OPDS - Autoridad Ambiental. <http://www.opds.gba.gov.ar/anp/reserva_bah%C3%ADa_samboromb%C3%B3n> (last accessed 5 oct 2020).
- Pagano LG & E Mérida. 2009.** Aves del Parque Costero del Sur. In: Athor J (ed). *Parque Costero del Sur - Naturaleza, conservación y patrimonio cultural*, pp. 200-244. Fundación Félix de Azara, Buenos Aires.
- Pagano LG, U Ornstein, FG Di Sallo & DE Oscar. 2017.** Adiciones y comentarios sobre las aves del Parque Costero del Sur, Buenos Aires Argentina. *Nuestras Aves* 62: 17-23.
- Pakanen V-M, A Luukkonen & K Koivula. 2011.** Nest predation and trampling as management risks in grazed coastal meadows. *Biodiversity and Conservation* 20(9): 2057-2073. <<https://doi.org/10.1007/s10531-011-0075-3>>.
- Partridge WH. 1953.** Observaciones sobre aves de las provincias de Córdoba y San Luis. *El Hornero* 10(1): 33-73.
- Patten MA, E Shochat, DL Reinking, DH Wolfe & SK Sherrod. 2006.** Habitat edge, land management, and rates of brood parasitism in tallgrass prairie. *Ecological Applications* 16(2): 687-695.

- Perkins DG, N Perlut & A Strong. 2013.** Minor Fitness Benefits for Edge Avoidance in Nesting Grassland Birds in the Northeastern United States. *The Auk* 130: 512-519. <<https://doi.org/10.1525/auk.2013.12163>>.
- Perlut NG & AM Strong. 2011.** Grassland birds and rotational-grazing in the northeast: Breeding ecology, survival and management opportunities. *The Journal of Wildlife Management* 75(3): 715-720. <<https://doi.org/10.1002/jwmg.81>>.
- Pinheiro J, D Bates, S DebRoy, D Sarkar, & R Core Team. 2020.** Package nlme: linear and nonlinear Mixed Effects models.
- Plotnick R. 1953.** Algunas costumbres de la cachirla de uña corta. *El Hornero* 10: 18-22.
- Pretelli MG, JP Isacch & DA Cardoni. 2015.** Effects of fragmentation and landscape matrix on the nesting success of grassland birds in the Pampas grasslands of Argentina. *Ibis* 157(4): 688-699. <<https://doi.org/10.1111/ibi.12292>>.
- QGIS Development Team. 2020.** QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project.
- R Core Team. 2020.** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Viena, Austria.
- Rabuffetti FL & JC Reboveda. 2007.** Early infestation by Bot Flies (*Philornis Seguyi*) decreases chick survival and nesting success in Chalk-browed Mockingbirds (*Mimus Saturninus*). *The Auk* 124(3): 898-906. <<https://doi.org/10.1093/auk/124.3.898>>.
- Raimilla V, E Hauenstein, HV Norambuena, Á Jaramillo & R Cañete. 2012.** Nuevos antecedentes sobre el estatus y hábitat del bailarín chico argentino (*Anthus hellmayri*) en el centro-sur de Chile. *Ornitología Neotropical* 23(2): 151-158.
- Rauter CM, H-U Reyer & K Bollmann. 2002.** Selection through predation, snowfall and microclimate on nest-site preferences in the Water Pipit *Anthus spinoletta*. *Ibis* 144(3): 433-444. <<https://doi.org/10.1046/j.1474-919X.2002.00013.x>>.
- Remeš V, B Matysioková & J Vrána. 2020.** Adaptation and constraint shape the evolution of growth patterns in passerine birds across the globe. *Frontiers in Zoology* 17: 29. <<https://doi.org/10.1186/s12983-020-00377-7>>.
- Renfrew RB & CA Ribic. 2003.** Grassland passerine nest predators near pasture edges identified on videotape. *The Auk* 120(2): 371-383. <<https://doi.org/10.1093/auk/120.2.371>>.
- Renfrew RB, CA Ribic & JL Nack. 2005.** Edge avoidance by nesting grassland birds: a futile strategy in a fragmented landscape. *The Auk* 122(2): 618-636.
- Ribic CA, FRT III & PJ Pietz. 2012.** Video Surveillance of Nesting Birds. 388 pp. University of California Press.
- Ricklefs RE. 1974.** The energetics of reproduction in birds. *Avian energetics* 15: 152-297.

- Ricklefs RE. 1976.** Growth rates of birds in the humid New World Tropics. *Ibis* 118(2): 179-207. <<https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1976.tb03065.x>>.
- Ricklefs RE. 2008.** The economy of Nature. 6th ed. 620 pp. W. H. Freeman and Company, New York, NY.
- Robel RJ, JN Briggs, AD Dayton & LC Hulbert. 1970.** Relationships between visual Obstruction measurements and weight of grassland vegetation. *Journal of Range Management* 23(4): 295-297. <<https://doi.org/10.2307/3896225>>.
- Rodríguez S & E Barba. 2016.** Nestling growth is impaired by heat stress: an experimental study in a Mediterranean Great Tit population. *Zoological Studies* 55: 40. <<https://doi.org/10.6620/ZS.2016.55-40>>.
- Roitman G & P Preliasco. 2012.** Guía de reconocimiento de herbáceas de la Pampa Deprimida. 1ª Edición. 128 pp. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.
- Rosenberg KV, AM Dokter, PJ Blancher, JR Sauer, AC Smith, PA Smith, JC Stanton, A Panjabi, L Helft, M Parr & PP Marra. 2019.** Decline of the North American avifauna. *Science* 366(6461): 120-124. <<https://doi.org/10.1126/science.aaw1313>>.
- Rotella JJ. 2017.** Nest survival models. In: Cooch E & White GC (eds). *Program MARK: A gentle introduction*.
- Rotella JJ, SJ Dinsmore & TL Shaffer. 2004.** Modeling nest–survival data: a comparison of recently developed methods that can be implemented in MARK and SAS. *Animal Biodiversity and Conservation* 27(1): 187-205.
- Ruth JM & SK Skagen. 2017.** Territory and nest site selection patterns by Grasshopper Sparrows in southeastern Arizona. *The Condor* 119(3): 469-483. <<https://doi.org/10.1650/CONDOR-16-210.1>>.
- Rypstra AL. 1986.** Web spiders in temperate and tropical forests: relative abundance and environmental correlates. *The American Midland Naturalist* 115(1): 42-51. <<https://doi.org/10.2307/2425835>>.
- Sala OE & JM Paruelo. 1995.** Ecosystem services in grasslands. In: Daily GC (ed). *Nature's Services: Societal Dependence On Natural Ecosystems*, pp. 237-252. Island Press, Washington D.C.
- Salvador SA. 2012.** Víctimas del tordo renegrado (*Molothrus bonariensis bonariensis*) en la República Argentina. *Historia Natural* 2: 117-1138.
- Sattari SZ, AF Bouwman, R Martinez Rodríguez, AHW Beusen & MK van Ittersum. 2016.** Negative global phosphorus budgets challenge sustainable intensification of grasslands. *Nature Communications* 7(1): 10696. <<https://doi.org/10.1038/ncomms10696>>.
- Sauve D, VL Friesen & A Charmantier. 2021.** The effects of weather on avian growth and implications for adaptation to climate change. *Frontiers in Ecology and Evolution* 9: 569741. <<https://doi.org/10.3389/fevo.2021.569741>>.

- Segura LN, FG Di Sallo, B Mahler & JC Reboreda. 2016.** Red-crested Cardinals use color and width as cues to reject Shiny Cowbird eggs. *The Auk* 133(2): 308-315. <<https://doi.org/10.1642/AUK-15-181.1>>.
- Segura LN, E Gonzalez, F Harguindeguy, M Colombo, A Jauregui & S Gonzalez. 2019.** Food delivery rates increased with forest canopy cover and nestling growth improved with arachnids in the Masked Gnatcatcher *Polioptila dumicola*. *Acta Ornithologica* 54: 233-241. <<https://doi.org/10.3161/00016454AO2019.54.2.009>>.
- Segura LN & B Mahler. 2019.** Male Red-crested Cardinal plumage coloration is associated with parental abilities and breeding performance. *Scientific Reports* 9(1): 10958. <<https://doi.org/10.1038/s41598-019-47498-6>>.
- Segura LN, B Mahler, I Berkunsky & JC Reboreda. 2015.** Nesting biology of the Red-crested Cardinal (*Paroaria Coronata*) in south temperate forests of central Argentina. *The Wilson Journal of Ornithology* 127(2): 249-258. <<https://doi.org/10.1676/wils-127-02-249-258.1>>.
- Segura LN & FX Palacio. 2021.** Quantifying the relative importance of direct and indirect effects influencing bird nestling growth. *Integrative Zoology: En prensa*. <<https://doi.org/10.1111/1749-4877.12544>>.
- Segura LN & JC Reboreda. 2012a.** Nest survival rates of Red-crested Cardinals increase with nest age in south-temperate forests of Argentina. *Journal of Field Ornithology* 83(4): 343-350. <<https://doi.org/10.1111/j.1557-9263.2012.00384.x>>.
- Segura LN & JC Reboreda. 2012b.** Red-crested cardinal defences against shiny cowbird parasitism. *Behaviour* 149: 325-343. <<https://doi.org/10.2307/23211303>>.
- Shaffer TL. 2004.** A unified approach to analyzing nest success. *The Auk* 121(2): 526-540.
- Shake CS, CE Moorman & MR Burchell. 2011.** Cropland edge, forest succession, and landscape affect shrubland bird nest predation. *The Journal of Wildlife Management* 75(4): 825-835. <<https://doi.org/10.1002/jwmg.101>>.
- Sharps E, J Smart, MW Skov, A Garbutt & JG Hiddink. 2015.** Light grazing of saltmarshes is a direct and indirect cause of nest failure in Common Redshank *Tringa totanus*. *Ibis* 157(2): 239-249. <<https://doi.org/10.1111/ibi.12249>>.
- Sicurella B, M Caffi, M Caprioli, D Rubolini, N Saino & R Ambrosini. 2015.** Weather conditions, brood size and hatching order affect Common Swift *Apus apus* nestlings' survival and growth. *Bird Study* 62(1): 64-77. <<https://doi.org/10.1080/00063657.2014.989193>>.
- Souther S, M Loeser, TE Crews & T Sisk. 2020.** Drought exacerbates negative consequences of high-intensity cattle grazing in a semiarid grassland. *Ecological Applications* 30(3): e02048. <<https://doi.org/10.1002/eap.2048>>.
- Stake MM, FR Thompson, J Faaborg & DE Burhans. 2005.** Patterns of snake predation at songbird nests in Missouri and Texas. *Journal of Herpetology* 39(2): 215-222. <<https://doi.org/10.1670/150-04A>>.

- Stephens SE, DN Koons, JJ Rotella & DW Willey. 2004.** Effects of habitat fragmentation on avian nesting success: a review of the evidence at multiple spatial scales. *Biological Conservation* 115(1): 101-110. <[https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00098-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00098-3)>.
- Sutter B & G Ritchison. 2005.** Effects of grazing on vegetation structure, prey availability, and reproductive success of Grasshopper Sparrows. *Journal of Field Ornithology* 76(7): 345-351.
- Svigelj WS, AG Laich & F Quintana. 2019.** Richards's equation and nonlinear mixed models applied to avian growth: why use them? *Journal of Avian Biology* 50: e01864. <<https://doi.org/10.1111/jav.01864>>.
- Svigelj WS, ME Mermoz & GJ Fernández. 2003.** Effect of egg type on the estimation of nest predation in passerines. *Journal of Field Ornithology* 74(3): 243-249. <<https://doi.org/10.1648/0273-8570-74.3.243>>.
- Szöllösi E, B Rosivall, D Hasselquist & J Török. 2009.** The effect of parental quality and malaria infection on nestling performance in the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*). *Journal of Ornithology* 150(3): 519-527. <<https://doi.org/10.1007/s10336-008-0370-2>>.
- Temple SA, B Fevold, LK Paine, D Undersander & D Sample. 1999.** Nesting birds and grazing cattle: accommodating both on midwestern pastures. *Studies in Avian Biology* 19: 196-202.
- Thompson FR & CA Ribic. 2012.** Conservation implications when the nest predators are known. *Studies in Avian Biology* 43: 23-34.
- Thompson SJ, TW Arnold & CL Amundson. 2014.** A multiscale assessment of tree avoidance by prairie birds. *The Condor* 116(3): 303-315. <<https://doi.org/10.1650/CONDOR-13-072.1>>.
- Tjørve E & KMC Tjørve. 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(3): 417-425. <<https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2010.09.008>>.
- Trivedi P, M Delgado-Baquerizo, IC Anderson & BK Singh. 2016.** Response of soil properties and microbial communities to agriculture: implications for primary productivity and soil health indicators. *Frontiers in Plant Science* 7: 990. <<https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00990>>.
- Tuero DT, AE Jahn, MS Husak, DV Roeder, DA Masson, FM Pucheta, TJ Michels, A Quickle, JQ Vidoz, M Domínguez & JC Reboreda. 2018.** Ecological determinants of *Tyrannus* flycatcher nestling growth at north- and south-temperate latitudes. *The Auk* 135(3): 439-448. <<https://doi.org/10.1642/AUK-17-62.1>>.
- Tyler S, E de Juana, F Rivas Fuenzalida & HV Norambuena. 2020.** Hellmayr's Pipit (*Anthus hellmayri*) version 1.0. In: del Hoyo J, Elliot A, Sargatal J, Christie DA, & de Juana E (eds). *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY.

- UNESCO. 2020.** Parque Costero del Sur Biosphere Reserve, Argentina. <<https://en.unesco.org/biosphere/lac/parque-costero-del-sur>> (last accessed 5 oct 2020).
- Ursino CA, MC De Mársico & JC Reboreda. 2019.** Brood parasitic nestlings benefit from unusual host defenses against botfly larvae (*Philornis* spp.). Behavioral Ecology and Sociobiology 73(11): 146. <<https://doi.org/10.1007/s00265-019-2751-3>>.
- Vaccaro AS, L Dodyk, R Lapido, A de Miguel & P Grilli. 2020.** ¿Cómo contribuye la Alianza Del Pastizal a la conservación de las aves en la Pampa Deprimida? El Hornero 35(2): 95-110.
- Van der Burg MP, LA Powell & AJ Tyre. 2010.** Finding the smoothest path to success: model complexity and the consideration of nonlinear patterns in nest-survival data. The Condor 112(3): 421-431. <<https://doi.org/10.1525/cond.2010.090053>>.
- Van Els P & HV Norambuena. 2018.** A revision of species limits in Neotropical pipits *Anthus* based on multilocus genetic and vocal data. Ibis 160(1): 158-172. <<https://doi.org/10.1111/ibi.12511>>.
- Venables B & B Ripley. 2002.** Package 'MASS' Modern Applied Statistics with S. Fourth edition. Springer, New York.
- Vetter D, G Rücker & I Storch. 2013.** A meta-analysis of tropical forest edge effects on bird nest predation risk: Biological Conservation 159: 382-395. <<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.12.023>>.
- Voelker G. 1999.** Molecular evolutionary relationships in the avian genus *Anthus* (Pipits: Motacillidae). Molecular Phylogenetics and Evolution 11(1): 84-94. <<https://doi.org/10.1006/mpev.1998.0555>>.
- Voelker G. 2001.** Morphological correlates of migratory distance and flight display in the avian genus *Anthus*. Biological Journal of the Linnean Society 73(4): 425-435. <<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2001.tb01371.x>>.
- Vrána J, V Remeš, B Matysioková, K Tjørve & E Tjørve. 2018.** Choosing the right sigmoid growth function using the unified-models approach. Ibis 161(1): 13-26. <<https://doi.org/10.1111/ibi.12592>>.
- Watkinson A & S Ormerod. 2001.** Grasslands, grazing and biodiversity: Editors' introduction. Journal of Applied Ecology 38: 233-237. <<https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00621.x>>.
- Węgrzyn E. 2013.** Resource allocation between growth and endothermy allows rapid nestling development at low feeding rates in a species under high nest predation. Journal of Avian Biology 44(4): 383-389. <<https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2013.05846.x>>.
- White R, S Murray & M Rohweder. 2000.** Grassland Ecosystems. 81 pp. World Resources Institute, Washington D.C.

- Wiebe KL & K Martin. 1998.** Costs and benefits of nest cover for ptarmigan: changes within and between years. *Animal Behaviour* 56(5): 1137-1144. <<https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0862>>.
- Wiens JA. 1969.** An approach to the study of ecological relationships among grassland birds. *Ornithological Monographs* 8: 1-93. <<https://doi.org/10.2307/40166677>>.
- Williams NSG, MJ McDonnell & EJ Seager. 2005.** Factors influencing the loss of an endangered ecosystem in an urbanising landscape: a case study of native grasslands from Melbourne, Australia. *Landscape and Urban Planning* 71(1): 35-49. <<https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2004.01.006>>.
- Winkler DW, Shawn M. Billerman & IJ Lovette. 2020.** Wagtails and Pipits (Motacillidae) version 1.0. In: Billerman S. M., Keeney BK, Rodewald PG, & Schulenberg TS (eds). *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY.
- Winter M, SE Hawks, JA Shaffer & DH Johnson. 2003.** Guidelines for finding nests of passerine birds in tallgrass prairie. *The Prairie Naturalist* 35: 197-211.
- Winter M, DH Johnson & J Faaborg. 2000.** Evidence for edge effects on multiple levels in tallgrass prairie. *The Condor* 102(2): 256-266. <<https://doi.org/10.1093/condor/102.2.256>>.
- Wolff JO, T Fox, RR Skillen & G Wang. 1999.** The effects of supplemental perch sites on avian predation and demography of vole populations. *Canadian Journal of Zoology* 77(4): 535-541. <<https://doi.org/10.1139/z99-002>>.
- Xiao H, Y Hu, Z Lang, B Fang, W Guo, Q Zhang, X Pan & X Lu. 2017.** How much do we know about the breeding biology of bird species in the world? *Journal of Avian Biology* 48(4): 513-518. <<https://doi.org/10.1111/jav.00934>>.
- Zalba SM & NC Cozzani. 2004.** The impact of feral horses on grassland bird communities in Argentina. *Animal Conservation* 7(1): 35-44. <<https://doi.org/10.1017/S1367943003001094>>.
- Zhao J-M, C Yang, Y-Q Lou, M Shi, Y Fang & Y-H Sun. 2020.** Nesting season, nest age, and disturbance, but not habitat characteristics, affect nest survival of Chinese grouse. *Current Zoology* 66(1): 29-37. <<https://doi.org/10.1093/cz/zoz024>>.
- Zimmerman JL. 1983.** Cowbird parasitism of Dickcissels in different habitats and at different nest densities. *Wilson Bulletin* 95(1): 7-22.