

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Exactas y Museo



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA



Facultad de Ciencias
Naturales y Museo

**ECOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL HALCONCITO COLORADO (*FALCO SPARVERIUS*) Y DEL
CALANCATE CABEZA AZUL (*THECTOCERCUS ACUTICAUDATUS*)
EN EL CALDENAL PAMPEANO**

Tesis presentada para optar al título de
Doctor en Ciencias Naturales

ING. FERNANDO GABRIEL LÓPEZ

Directores de Tesis:
DR. JUAN MANUEL GRANDE
DR. IGOR BERKUNSKY

La Plata, 2022

DEDICATORIA Y AGRADECIMIENTOS

Curiosidad, aprendizaje, felicidad, asombro, tristeza, pesimismo, enojo, frustración, odio, euforia, sorpresa, optimismo, vergüenza, gratitud, tranquilidad, incompreensión, agobio, susto, aburrimiento, somnolencia, miedo, preocupación, entusiasmo, decepción, estrés, gratitud, orgullo, alivio, etc.....en fin: **¡el doctorado!** Esta tesis doctoral, no sólo fue una culminación de una etapa, también fueron estados de ánimo, sensaciones, conductas y situaciones, ya sea dentro de la oficina, en el campo, en un viaje, en una juntada o en mi casa. Pero, contar con el apoyo y el rodearse de buena gente ayuda... ¡y mucho!

Sin embargo, (y a modo de discusión) planteo una injusticia, ya que el hecho de tener que agradecerles a personas que también deberían ser autoras de esta tesis es algo realmente injusto. Y, aunque a veces las formalidades mandan y hasta está bueno abrirse un poco, para ellos...aquí les va este agradecimiento y este brindis:

En primer lugar, a las instituciones que han hecho posible el desarrollo de esta tesis. Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por el otorgamiento de la beca interna doctoral, a la Universidad Nacional de La Plata (UNLP - FCNyM) por permitirme acceder y formarme en su Doctorado en Ciencias Naturales y también al Instituto de Ciencias de la Tierra y Ambientales de La Pampa (INCITAP), la Universidad Nacional de La Pampa (UNLPam), la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (FCEyN) y el Colaboratorio de Biodiversidad, Ecología y Conservación (ColBEC) por brindarme el lugar de trabajo. Gracias también a la Dirección de Recursos Naturales de la provincia de La Pampa y a la Subsecretaria de Ambiente de La Pampa por darme los permisos para realizar los muestreos en la Reserva Provincial Parque Luro. También agradezco a la Subsecretaria de Turismo de La Pampa y a su personal en la reserva que siempre estuvieron a predisposición y dando una mano en la Reserva.

Un gran agradecimiento a mis directores, Manu e Igor, por darme la oportunidad de doctorarme, trasmitiéndome sus conocimientos, intentándome guiar, por sus muchas y valiosas correcciones y su buena predisposición. Más allá de sus obligaciones, me gustaría destacar su calidez

humana y que siempre intentaron motivarme para que esta tesis salga adelante. Lo mismo que al jurado de esta tesis (V́ctor Cueto, Kristina Cockle y Luciano Segura), por acceder a corregirla, su predisposici3n y por mejorarla sustancialmente a trav3s de sus sugerencias, ¡¡¡salud!!!

Muchas gracias a los compa1eros de trabajo por su apoyo y afecto, que, entre mates, asados y charlas, me alentaron y me ayudaron a resolver varias cuestiones en esta tesis, pero por sobre todo siempre transmitieron tranquilidad: Sole, Isa, Cali, Maxi, Marquitos, July, Carmencita, Anita y Santi. Pero dentro de estos compa1eros y amigos, quiero destacar, agradecer y brindar (doble o mejor dicho triple) por Lauri, Migue y Pauli. Sin dudas, Lauri y Migue fueron los que me iniciaron en este camino y me abrieron las puertas de la ciencia all3 por el 2010. Mir3 si me habr3 gustado ese primer viaje a Primucci que hoy me encuentro ac3, agradeci3ndoles por todo lo transmitido y compartido en estos 12 a1os. Y a Pauli, no s3lo excelente compa1era y amiga, sino que tambi3n en parte —de1a” de esta tesis (el seguimiento de las cajas-nido estuvo pr3cticamente a su cargo).

M3s que un gracias, es un gran reconocimiento a lo muchos *helpers* de campo que sin su ayuda este trabajo habr3a sido muy dif3cil de llevar adelante. Fueron muchas horas de trabajo, calor, sue1o, mates, risas, trepadas de 3rboles, caminatas, chequeos de nidos, viajes y dem3s que compartimos. A Emi R, Pau, Pablito, Agus I, Salva, David, Agus M, Espe, Mariano V, Mariano P, Lucho, Guille, Cele, T3mas, Fagu, Franco, Emi G., Bea, Eduardo, Caro, Ana, Yami, Maru, Laura, Livia, Joaqu3n, Diego, Mikel, Haizea, Amya, Ibai, Maialan, Madi, Carmencita, Pepe y Jimena. ¡Fueron muchos, espero no olvidarme de ninguno!

No quiero dejar de agradecerles tambi3n a muchas otras personas e instituciones que de alguna u otra manera han colaborado en diferentes tramos de esta tesis, ya sea aportando financiamiento, log3stica y saberes, entre otras cuestiones: IdeaWild, Grupo Asegurador La Segunda, Dan Varland y The Peregrine Fund, la gente de MHNLPam, todos los de Hawk Mountain Sanctuary, los compa1eros de Powdermil Natural Reserve, Javi Seoane, Lorenzo P3rez-Rodr3guez (fundamental en el sexado de los Calancate), Clara

Trofino Falasco, los muchos compañeros de cursos de postgrado y a los hermanos Silva siempre alojándome para los cursos.

Muchas gracias a aquellos que siempre acompañaron y fueron parte fundamental sobre todo en los momentos de distraer la cabeza. En más de una ocasión ya hemos estado practicando el brindis, pero no quiero dejar pasar la oportunidad y reconocer a esos que están siempre haciendo el aguante desde otra perspectiva: a los amigos de la Peña el Repulgue, los eternos amigos (y hermanos de la vida) neuquinos y sus familias, los pibes del futbol, los del padel, los del ping pong y todos los que siempre han hecho el aguante de una u otra manera.

Y en último lugar al que yo considero más importante, quiero agradecer a mi familia. Empiezo por casa, los compañeros de horas lerdas: a Emi, mi gran compañera en la vida y en la ciencia, gracias por el apoyo, cariño y sobre todo paciencia. Esta tesis estoy seguro que hubiese sido imposible de culminar sin tu ayuda, ¡¡¡idos tesis pariste!!! Para vos va mi reconocimiento y admiración, ¡ERES! Obviamente a Batman, nuestra mascota, amores (casi siempre) y odios que sólo los que lo conocen sabrán entender, pero que sin lugar a duda es —el mejor gato del mundo mundial”. A toda mi familia en Neuquén, pero especialmente a mi hermanita Li, mi cuña Santi y mi sobri Romita, muchas gracias por el aguante, por estar en las buenas, en las malas, acompañando, apoyando, soportando, ¡a los tres un muchas gracias, un chin chin y un gran TKM! A Kico (y su familia), un incondicional para mí, un papá por adopción, ¡eternamente gracias por todo! A toda mi familia política, Adela, Susy, Marti, Gastón, Vicky, Agus, Ale y Edu, muchas gracias por el apoyo, no sólo a mí, sino a esta pareja que —~~ada~~ por ahí estudiando los pajaritos”. También, como siempre, agradezco a familiares y amigos quienes ya no están, pero sólo físicamente, aunque me encantaría abrazarlos en momentos así. A mi vieja, la mejor, gracias por permitirme estudiar, por educarme y por sobre todo porque siempre nos cuidaste e hiciste lo mejor para nosotros. Pasan los años y más valoro todo lo que has hecho, TKM y te extraño. A mi abue, que más que abuela fue una segunda mamá ¡eternamente gracias por todo! Y a Mikel, un amigo y pajarólogo (de los buenos) que nos dejó muy pronto, ¡salud rusito!

Nuevamente a todos, ¡¡¡muchas gracias y salud!!!

CONTENIDO

RESUMEN.....	7
ABSTRACT	9
CAPÍTULO 1 » INTRODUCCIÓN GENERAL	11
1.1 » ESTRUCTURA GENERAL DE LA TESIS.....	12
1.2 » MARCO CONCEPTUAL.....	14
1.3 » OBJETIVO GENERALES DE LA TESIS	23
CAPÍTULO 2 » ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS GENERALES	24
2.2 » ÁREA DE ESTUDIO	25
2.3 » USUARIOS DE CAVIDADES DEL PARQUE LURO.....	28
2.4 » LAS ESPECIES ESTUDIADAS Y SU RELEVANCIA	28
2.5 » METODOLOGÍA GENERAL DE TRABAJO	36
CAPÍTULO 3 » CARACTERÍSTICAS DE LOS SITIOS DE NIDIFICACIÓN	44
3.1 » RESUMEN	45
3.2 » INTRODUCCIÓN	46
3.3 » MATERIALES Y MÉTODOS	49
3.4 » RESULTADOS	53
3.5 » DISCUSIÓN	62
CAPÍTULO 4 » BIOLOGÍA REPRODUCTIVA.....	68
4.1 » RESUMEN	69
4.2 » INTRODUCCIÓN	70
4.3 » MATERIALES Y MÉTODOS	72
4.4 » RESULTADOS	76
4.5 » DISCUSIÓN.....	83
CAPÍTULO 5 » CONDICIÓN FÍSICA Y ESTADO DE SALUD.....	91
5.1 » RESUMEN	92
5.2 » INTRODUCCIÓN	93
5.3 » MATERIALES Y MÉTODOS	96
5.4 » RESULTADOS	97

5.5 » <i>DISCUSIÓN</i>	104
CAPÍTULO 6 » SUPERVIVENCIA DE NIDOS	110
6.1 » <i>RESUMEN</i>	111
6.2 » <i>INTRODUCCIÓN</i>	112
6.3 » <i>MATERIALES Y MÉTODOS</i>	115
6.4 » <i>RESULTADOS</i>	118
6.5 » <i>DISCUSIÓN</i>	126
CAPÍTULO 7 » REUTILIZACIÓN DE LAS CAVIDADES Y FIDELIDAD AL SITIO DE CRÍA	133
7.1 » <i>RESUMEN</i>	134
7.2 » <i>INTRODUCCIÓN</i>	135
7.3 » <i>MATERIALES Y MÉTODOS</i>	137
7.4 » <i>RESULTADOS</i>	138
7.5 » <i>DISCUSIÓN</i>	142
CAPÍTULO 8 » CONSIDERACIONES FINALES	146
8.1 » <i>DISCUSIONES Y CONCLUSIONES GENERALES</i>	147
8.2 » <i>RECOMENDACIONES DE MANEJO Y ESTRATEGIAS PARA LA CONSERVACIÓN</i>	151
BIBLIOGRAFÍA GENERAL	155
ANEXO I	179
ANEXO II	182
ANEXO III	196

ECOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL HALCONCITO COLORADO (*FALCO SPARVERIUS*) Y DEL CALANCATE CABEZA AZUL (*THECTOCERCUS ACUTICAUDATUS*) EN EL CALDENAL PAMPEANO

RESUMEN

En este trabajo se identifican y caracterizan los principales aspectos ecológicos que intervienen en la reproducción de dos especies de aves usuarios secundarios de cavidades en árboles, el Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y el Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*). Fue realizado durante tres temporadas reproductivas consecutivas (2016/17, 2017/18 y 2018/19) en el bosque de Caldén (región fitogeográfica del Espinal), más precisamente en Reserva Provincial Parque Luro (36°54'33"S; 64°16'57"O), provincia de La Pampa, Argentina. Se monitorearon 63 cavidades para 100 intentos reproductivos del Halconcito Colorado y 91 cavidades para 204 intentos del Calancate Cabeza Azul. Para los intentos reproductivos del Halconcito Colorado se observaron entre dos y tres adultos realizar tareas relacionadas al cuidado y mantenimiento del nido, de huevos y de pichones, mientras que para el Calancate Cabeza Azul se observaron entre dos a seis adultos. Ambas especies usaron cavidades y entornos con características muy variables. Sin embargo, los árboles de Caldén maduros (*Prosopis caldenia*) resultaron ser muy importantes. El Halconcito Colorado usó cavidades de origen natural (excavadas, no-excavadas y ensambladas) y antrópicas (cajas-nido), mientras que el Calancate Cabeza Azul sólo de origen natural (excavadas y no-excavadas). El periodo reproductivo del Halconcito Colorado fue entre finales de septiembre a mediados de enero, mientras que para el Calancate Cabeza Azul fue de octubre a marzo. El tamaño de puesta promedio del Halconcito Colorado fue de 3,1 huevos y del Calancate Cabeza Azul 3,3 huevos. La supervivencia de los huevos fue del 89% para el Halconcito Colorado y del 77% para el Calancate Cabeza Azul. El promedio de volantones por nido fue 2,3 para el Halconcito Colorado y de 2,5 para el Calancate Cabeza Azul y la supervivencia de los mismos fue del 96% y 99%, respectivamente. La mayoría de las pérdidas de huevos y pichones estuvieron relacionadas a eventos de depredación parcial, o competencia (sobre todo

interespecífica), aunque no se descarta la reducción de nidada. La supervivencia de los nidos varió entre el 29% y 37% para el Halconcito Colorado y entre el 31% y 40% para el Calancate Cabeza Azul, según el método empleado. Para las dos especies, el momento más crítico del periodo reproductivo es durante la primera mitad de la incubación de huevos, ya que allí se producen las mayores pérdidas de nidos. La tasa diaria de supervivencia del Halconcito Colorado es del 98% y la del Calancate Cabeza Azul del 98,6%. En el Halconcito Colorado las cavidades menos profundas, a mayor altura y mayormente distantes hacia los nidos de Calancate Cabeza Azul tuvieron una mayor supervivencia. En el Calancate Cabeza Azul, las cavidades más bajas y las a menores distancias hacia otros nidos de Calancate Cabeza Azul favorecieron la supervivencia. Finalmente, el Halconcito Colorado reutilizó el 39% de las cavidades entre temporadas y el Calancate Cabeza Azul el 78%. En ambos casos, la probabilidad de éxito fue mayor cuando la cavidad había sido utilizada en el año previo. En ambas especies se observaron ectoparásitos, señales de estrés en las plumas y que las hembras adultas tenían mejores condiciones físicas que los machos, sin embargo, ninguna de estas características parece tener efectos claros sobre la biología reproductiva de las especies. Esta tesis constituye el trabajo más completo que se ha realizado sobre ambas especies teniendo en cuenta los nidos que naturalmente utiliza y las interacciones intra e interespecíficas. Con los resultados obtenidos se destaca la importancia que tienen los estudios sobre ciencia básica, los cuales pueden ser el puntapié inicial para conservar a las especies, los ecosistemas que las albergan y generar y diseñar estrategias de manejo sobre el Halconcito Colorado, el Calancate Cabeza Azul y otros componentes del bosque de Caldén.

Palabras clave: usuarios secundarios de cavidades, bosque de Caldén, biología reproductiva, condición física, supervivencia de nidos, calidad del nido.

BREEDING ECOLOGY OF THE AMERICAN KESTREL (*FALCO SPARVERIUS*) AND THE BLUE-CROWNED PARAKEET (*THECTOCERCUS ACUTICAUDATUS*) IN THE PAMPEAN CALDENAL

ABSTRACT

This work identifies and characterizes the main ecological aspects involved in the breeding of two secondary cavity-nesters, the American kestrel (*Falco sparverius*) and the Blue-crowned Parakeet (*Thectocercus acuticaudatus*). It was carried out during three consecutive breeding seasons (2016/17, 2017/18, and 2018/19) in the Caldén forest (Espinal phytogeographic region), more precisely in Parque Luro Provincial Reserve (36°54'33"S; 64°16'57"W), province of La Pampa, Argentina. A total of 63 cavities were monitored for 100 reproductive attempts by the American Kestrel and 91 cavities for 204 attempts by the Blue-crowned Parakeet. For the reproductive attempts of the American Kestrel, between two and three adults were observed performing tasks related to the care and maintenance of the nest, eggs, and chicks, while for the Blue-crowned Parakeet between two to six adults were observed. Both species used cavities and environments with highly variable characteristics. However, mature Caldén trees (*Prosopis caldenia*) turned out to be very important. The American Kestrel used cavities of natural origin (excavated, non-excavated and assembled) and anthropic (nest-boxes), while the Blue-crowned Parakeet only of natural origin (excavated and non-excavated). The reproductive period of the American Kestrel was between the end of September to the middle of January, while for the Blue-crowned Parakeet it was from October to March. The average clutch size for the American Kestrel was 3.1 eggs with 89% of egg survival; for the Blue-crowned Parakeet, the average clutch size was 3.3 eggs, and egg survival was 77%. The average number of fledglings per nest was 2.3 for the American Kestrel and 2.5 for the Blue-crowned Parakeet, and their survival was 96% and 99%, respectively. Most of the losses of eggs and nestling were related to events of partial predation or competition (especially interspecific), although clutch reduction cannot be ruled out. Nest survival ranged from 29% to 37% for the American Kestrel and 31% to 40% for the Blue-crowned Parakeet, depending

on the method used. The most critical time in the reproductive period for both species is during the first half of egg incubation, as the most significant nest losses occur there. The daily survival rate of the American Kestrel was 98% and for the Blue-crowned Parakeet was 98.6%. In the American Kestrel, deeper cavities located higher and farther from the Blue-crowned Parakeet nests had higher survival. In the Blue-crowned Parakeet, lower cavities and closer distances to other Blue-crowned Parakeet nests favored survival. The American Kestrel reused 39% of the cavities between seasons, and the Blue-crowned Parakeet 78%. In both cases, the probability of success was greater when the cavity had been reused in the previous year. Also, in both species, ectoparasites, fault bars in the feathers, and that female (adults) had better physical conditions than the males were observed, however, none of these characteristics seems to have very clear effects on the reproductive biology of the species. This thesis constitutes the most complete work that has been carried out on both species, taking into account the nests that they naturally use and the intra and interspecific interactions. From the results obtained, the importance of studies on basic science is highlighted, which can be the first step to conserving species, the ecosystems that house them, and generating and designing management strategies for the American Kestrel, the Blue-crowned Parakeet, and other components of the Caldén Forest.

Key words: secondary cavity nesters, Caldén forest, breeding biology, body condition, nest survival, nest quality.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL



1.1 » ESTRUCTURA GENERAL DE LA TESIS

La presente tesis se encuentra dividida en 8 capítulos cuyos contenidos se detallan a continuación.

Capítulo 1: Introducción general

Este capítulo brinda información introductoria sobre las consecuencias ecológicas producto de los problemas ambientales pasados y actuales como la deforestación y pérdida de hábitat. Se hace una descripción general sobre la historia del bosque de Caldén (*Prosopis caldenia*) y de cómo sus usos han afectado a la fauna que ahí se alberga. Se introduce conceptos relacionados a la ecología reproductiva y se pone especial énfasis en dos grupos de aves: las rapaces y los loros. Se incluye una descripción general de estos grupos y se destaca su importancia dentro de los ecosistemas. En esta sección también se introduce al subgrupo de usuarios de cavidades en árboles y se presenta el objetivo general de la tesis.

Capítulo 2: Área de estudio y Métodos generales

Se describe el clima, la topografía, la fauna y la flora del área de estudio: la Reserva Provincial Parque Luro en La Pampa, Argentina. Además, se describe la historia de sus usos a lo largo de la historia. Se presentan y caracterizan a los usuarios de cavidades en árboles dentro de la Reserva. Se hace una descripción detallada de las especies estudiadas: el Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y el Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*). Por último, se describe la metodología general de trabajo.

Capítulo 3: Características de los sitios de nidificación

Se caracterizan y describen los sitios de nidificación usados por las dos especies en cuatro escalas diferentes de trabajo: macrohábitat, microhábitat, soporte de la cavidad y cavidad. Además, se muestra y discute la abundancia de cavidades y la disponibilidad que habría para las dos especies en la zona de estudio.

Capítulo 4: Biología reproductiva

En este capítulo se analizan y describen diferentes aspectos de la biología reproductiva de una población de Halconcito Colorado y Calancate Cabeza Azul a partir de intentos o etapas del periodo de nidificación exitosos. Se incluye información relacionada a la fenología como las fechas de puesta, eclosión y abandono de nido. Además, se detallan parámetros reproductivos como el tamaño de puesta, los huevos al momento de la eclosión, el número de pichones eclosionados y la cantidad de volantones producidos. Se caracteriza la supervivencia de huevos y pichones, el éxito de eclosión y la proporción secundaria de sexos.

Capítulo 5: Condición física y Estado de Salud

Este capítulo muestra el Índice de Condición Física tanto de adultos y pichones de Halconcito Colorado y Calancate Cabeza Azul obtenidos a partir de sus medidas morfométricas. Además, se muestran la presencia de ectoparásitos y los signos de estrés, los cuales permiten hacer una inferencia sobre el estado de salud de los individuos.

Capítulo 6: Supervivencia de nidos

En este capítulo se estima la supervivencia aparente de nidos y además se calcula y modela la tasa diaria de supervivencia en una población de Halconcito Colorado y Calancate Cabeza Azul en el Caldenal pampeano. Para el caso de la tasa diaria de supervivencia (TDS), se evalúa el efecto de algunas variables (tipo de cavidad, número de adultos por nidos, la profundidad y altura de la cavidad, distancias al vecino conespecífico y heteroespecífico más cercano, edad del nido y tiempo) sobre la TDS.

Capítulo 7: Reutilización de las cavidades y fidelidad al sitio de cría

En este capítulo se hace una aproximación a la fidelidad a los sitios de nidificación y se describe y analiza la proporción de cavidades que fueron utilizadas y reutilizadas por individuos anillados y no anillados de Halconcito Colorado y Calancate Cabeza Azul en la Reserva Provincial Parque Luro. Además, se analiza si el éxito reproductivo y la reutilización de cavidades

estuvieron relacionadas con las características de las cavidades en las dos especies modelo de este estudio.

Capítulo 8: Consideraciones finales

Se muestran las principales discusiones y conclusiones obtenidas a partir de esta tesis y se brindan recomendaciones de manejo a partir de los resultados obtenidos.

1.2 » MARCO CONCEPTUAL

La creciente degradación y fragmentación de los ambientes naturales afecta directamente a todos los vertebrados y hasta ha sido indicada como la causa más importante de pérdida de biodiversidad (Andrén 1994; Newton 1994; Van der Hoek et al. 2017). Inclusive, las proyecciones poblacionales indican que la probabilidad de riesgo de extinción o declives poblacionales de muchas especies se verán incrementadas debido al efecto continuado de estos factores (Ehrlich 1988; Tracewski et al. 2016). Más del 27% de las masas forestales del mundo se han perdido, lo que ha provocado una reducción en la diversidad y abundancia de especies, incluidas las aves (Hansen et al. 2010; Betts et al. 2017; Curtis et al. 2018; Rosenberg et al. 2019). En este contexto, la región Neotropical ha sido una de las más afectadas, alcanzando pérdidas de bosques y selvas nativas de más del 60% en algunas regiones, y se espera que esta situación se agrave en el futuro, poniendo en riesgo las poblaciones y comunidades de aves que los habitan (Cornelius et al. 2008; Durães et al. 2013; Keenan et al. 2015; Berkunsky et al. 2017a; Curtis et al. 2018).

Las aves del Neotrópico incluyen una gran porción de la diversidad global de aves (Norris & Pain 2002; Newton 2003). Sin embargo, la información relacionada a su historia de vida es en muchos casos relativamente escasa si la comparamos con otras áreas como la Neártica y Paleártica (Martin 2004; Ducatez & Lafebvre 2014; Xiao et al. 2017). A pesar de que en los últimos años y sobre todo desde el nuevo milenio se han incrementado los estudios ornitológicos de muchas especies neotropicales, las zonas más templadas de esta región han quedado relegadas en cuanto a la cantidad de estudios (Martin

2004; Freile et al. 2014). En este sentido, resulta de gran importancia la realización de estudios ornitológicos que permitan llenar vacíos de conocimiento y contribuyan a la conservación de las mismas y los ecosistemas que las albergan.

1.2.1 » La relación de las rapaces y los loros con el ambiente

Algunas características particulares de cada especie y el ambiente donde se encuentran sirven para realizar inferencias de uno sobre otro (Duffy 2002; Gregory et al. 2003; Brown 2014). Por ejemplo, la presencia o ausencia de algunas especies de aves en determinados lugares se puede relacionar con la biodiversidad presente en el área (Newton 1994 y 1998; Gregory et al. 2003). La disponibilidad o escasez de determinados recursos se puede relacionar con altas o bajas tasas de reproducción, las cuales sirven para conocer dinámicas poblacionales o hasta incluso de la comunidad (Newton 1994; Franklin 2010; Renton et al. 2015). Estos son aspectos claves cuando se intenta predecir cómo sería la respuesta de los organismos ante determinados eventos ambientales o cuando se intenta manejar o intervenir ambientes (Milesi et al. 2002; Pullin 2002; Lell 2004; Negret 2015). En este sentido, el poder estudiar aspectos relacionados a la historia de vida sobre determinadas especies o grupos taxonómicos serviría para realizar distintos tipos de inferencias sobre las mismas especies y sobre los ambientes que ocupan.

Las aves rapaces conforman un grupo polifilético cuya posición como depredadores o carroñeros en la cúspide de la pirámide trófica hace que sean piezas claves de los ecosistemas, ya que su efecto sobre las especies presa modela en forma de cascada descendente los niveles tróficos inferiores, lo que suele provocar efectos positivos sobre la estructura de las comunidades y los niveles de biodiversidad (Duffy 2002; Isasi-Catalá 2011). Debido a sus grandes requerimientos espaciales, las rapaces suelen tener una menor abundancia relativa en sus poblaciones, si los comparamos con otros taxones como passeriformes o loros (Newton 1979; Bildstein 2017). Además, éstas suelen ser especialmente sensibles a alteraciones importantes de los ecosistemas tales como la presencia de contaminación, cambio de uso del suelo, o la actividad humana, por lo que pueden ser consideradas como excelentes bioindicadores

(Newton 1979; Sergio et al. 2004; Isasi-Catalá 2011). Dada esta posición en la pirámide trófica, las medidas de manejo y conservación que se realizan sobre estas especies tienen efectos que se transfieren al resto de los componentes de los ecosistemas, determinando la persistencia y el éxito en el tiempo de sus integrantes (Bird & Bildstein 2007).

Los loros son un grupo mayoritariamente monofilético que pueden ser considerados tanto depredadores como dispersores de semillas, por lo que su rol dentro de los ecosistemas juega un papel fundamental en la dinámica y estructura de las poblaciones de muchas especies, tanto vegetales como animales (Heleno et al. 2011; Schodde et al. 2013; Blanco et al. 2016; Provost et al. 2018; Tella et al. 2019). La inmensa mayoría de los loros posee requerimientos de anidación particulares como la utilización de cavidades en árboles, que los hace depender casi exclusivamente de áreas con forestación, siendo los más típicos los bosques o selvas (Forshaw 1989; Juniper & Parr 1998; Renton et al. 2015). Esta condición de dependencia, sumado a otros factores que históricamente han afectados a los psitácidos, como la extracción de ejemplares silvestre para mascotismo a través de su tráfico ilegal, han hecho de este grupo un posible indicador de la condición ambiental de los bosques en los que se encuentran (Pires 2012; Berkunsky et al. 2017a; Vergara-Tabares et al. 2020). Dadas las características propias de este grupo, el poder estudiarlo permitiría implementar diferentes acciones de conservación que se relacionen tanto con su historia natural, como con el resto del ecosistema (Berkunsky et al. 2017a).

1.2.2 » Usuarios de cavidades en árboles

Al menos el 10% de los vertebrados necesitan algún tipo de cavidad asociado a los árboles durante algún momento de su historia de vida (Cornelius et al. 2008; Czeszczewik et al. 2008; Van der Hoek et al. 2017). En el caso de las aves (o incluso algunos mamíferos), éstas usan cavidades para nidificar, refugiarse, buscar alimento o depositar sus heces, generando un sinfín de interacciones alrededor de éstas (redes de nidos o *nest-webs*), por lo cual, la disponibilidad y/o calidad de las cavidades podría ser un factor limitante entre los usuarios de cavidades, hasta incluso podrían alterar sus parámetros

demográficos (Martin & Li 1992; Newton 1994; Martin & Eadie 1999; Löhmus & Remm 2005; Cornelius et al. 2008; Cockle et al. 2010; Ruggera et al. 2016; Altamirano et al. 2017).

En árboles o sobre éstos, se distinguen tres tipos básicos de cavidades, dependiendo de su origen natural y morfología (Carey 1983; Büttler et al. 2013; de la Peña 2013; Fig. 1.1). Las cavidades **excavadas** consisten en perforaciones realizadas por aves sobre el tronco o ramas de los árboles, siendo los carpinteros (Picidae) los principales excavadores (*i.e.*; excavadores primarios), aunque otras aves como trogones (*i.e.*; Trogoniformes) son a menudo consideradas excavadoras (*i.e.*; excavadores débiles) o, incluso algunas aves pueden modificar cavidades (Coraciformes, Psitaciformes; Martin & Eddie 1999). Las cavidades **no-excavadas** son originadas por otros agentes naturales (no vertebrados) como insectos y hongos, que descomponen y perforan la madera (Cockle et al. 2011a). Las cavidades no-excavadas suelen ser abundantes e incluso representan la principal fuente de cavidades para usuarios de cavidades en el Neotrópico (Cornelius et al. 2008). Finalmente, son consideradas cavidades **ensambladas** (o en algunos casos *“even nest”* por su nombre en inglés) aquellas cavidades que resultan de la construcción de nidos cerrados con estructuras resistentes (Wagner 2012; Hernández-Brito et al. 2021). La característica principal de este tipo de nidos cerrados radica en que la estructura sólida puede utilizarse por varias temporadas. Las cavidades ensambladas se construyen de manera expuesta y elaborada entretejiendo principalmente ramas, aunque pueden emplear otros materiales como barro, pasto y materiales de origen antrópico (Eberhard 1998; Burgio et al. 2020). Estas cavidades pueden tener una o varias bocas de entrada que conducen a través de un túnel a la/s cámara/s de postura o cavidades interiores que pueden o no ser independientes. Este tipo de cavidad es característico en la Cotorra (*Myiopsitta monachus*) y en la mayoría de las especies de la familia Furnariidae (Zyskowski & Prum 1999).

Las cavidades artificiales se conocen como **cajas-nido** y pueden ser de distintas formas y tamaños, según las especies para las que se han diseñado (Fig 1.1). Las cajas-nido se utilizan mayoritariamente en investigación científica, en manejo de poblaciones amenazadas, o con fines ornamentales (Hamerstrom et al. 1973; Newton 1994; Katzner et al. 2005).

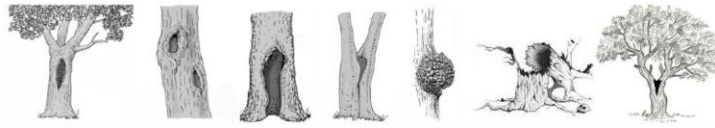
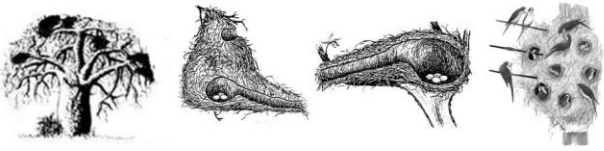
Origen	Tipo	Esquematzación
Cavidad natural	Excavada	
	No-excavada	
	Ensamblada	
Cavidad artificial	Caja-nido	

Figura 1.1: Diferentes tipos de cavidades utilizadas por vertebrados.

En Ecología, los usuarios de cavidades suelen ser agrupados en “**gremios**”, los cuales hacen referencia a organismos que usan un determinado recurso de una manera similar, sin que necesariamente pertenezcan a la misma unidad taxonómica (Root 1967 y 2001; Wiens 1984). Desde el punto de vista de una comunidad, los gremios facilitan el entendimiento de las estructuras, niveles de organización y jerarquías que yacen dentro de éstos, por lo que son un instrumento interesante para describir, comparar e interpretar las comunidades (Root 2001). Si bien esta definición de gremio puede ser dinámica en el tiempo (Koch et al. 2019), en base al uso que hacen de las cavidades y a su capacidad para construirlas (los grados de especialización), podemos diferenciar tres tipos básicos de gremios: primarios, secundarios y terciarios (Root 1967; Wiens 1989; Martin & Eadie 1999; Tomasevic & Estades 2006; Aitken & Martin 2007; Altamirano et al. 2012; Tabla 1.1).

Tabla 1.1: Gremios de usuarios de cavidades en función del uso y la capacidad de construcción de cavidades.

Gremio	¿Uso Obligado?	¿Capacidad de construcción?
Primario	Si	Si
Secundario	Si	No
Terciario	No	No

Las aves usuarias secundarias de cavidades pueden tener preferencias al momento de seleccionar un tipo de cavidad o de usarla más recurrentemente (Politi et al. 2009; Saab et al. 2009). Muchos usuarios prefieren utilizar cavidades de tipo excavadas o ensambladas, por lo que aquellas aves que

poseen la capacidad de excavar cavidades en árboles o de construir cavidades ensambladas son considerados como “ingenieros de ecosistemas” o “especies claves”, debido a su importancia como proveedores de cavidades para el resto de la comunidad (Jones et al. 1994 y 1997; Bednarz et al. 2004; Martin et al. 2004; Politi et al. 2009; Robles & Martin 2014; Van der Hoek et al. 2017; Pakkala et al. 2018; Hernández-Brito et al. 2021). En otras comunidades, los usuarios que adoptan cavidades pueden preferir y hasta depender de cavidades no-excavadas, con lo cual los procesos naturales de degradación de la madera, descomposición, eventos climáticos o hasta incluso los incendios naturales juegan un rol clave en su historia natural (Wesołowski 2007; Cornelius et al. 2008). Sin embargo, la intervención del hombre a través de la colocación de nidos artificiales puede alterar la preferencia natural de las especies haciendo, por ejemplo, que prefieran las cajas-nido frente a los nidos naturales (Bortolotti 1994). Algunas especies de rapaces y la gran mayoría de loros son usuarios secundarios de cavidades (Juniper & Parr 1998; Ferguson-Lees & Christie 2001) y su vez muchos de ellos podrían ser considerados como especies indicadoras según sus requerimientos y funciones que cumplen dentro de los ecosistemas (ver arriba). De este modo, el estudiar determinadas especies dentro de estos grupos taxonómicos (rapaces y psitácidos) que habitan en un mismo ecosistema podría servir para hacer inferencias más precisas sobre las propias características en la historia de vida de esas especies, así como también sobre el resto del ecosistema donde se encuentran.

1.2.3 » El Caldenal pampeano

El Caldenal Pampeano o bosque de Caldén, es un ecosistema complejo y dinámico que se encuentra en la porción más austral de la región fitogeográfica del Espinal en el Dominio Chaqueño (Cabrera 1976; Oyarzabal et al. 2018; Fig. 1.2). El Caldenal es un bosque xerófilo, abierto y mayoritariamente caducifolio (en ocasiones de tipo sabana) cuyo componente principal es el caldén (*Prosopis caldenia*; Cabrera 1976; Peinetti et al. 1991; Fig. 1.3). El caldén tiene un rol clave sobre muchas de las especies que componen el Caldenal Pampeano y un gran número de interacciones y

comportamientos de otras especies están asociados a sus características y dinámica fenológica (Peinetti et al. 1991; Fig. 1.3). Por ejemplo, varias especies migratorias como el Churrinche (*Pyrocephalus rubinus*) y la Tijereta (*Tyrannus savana*) arriban cada año para nidificar casi exclusivamente sobre el caldén en dicha zona, o incluso otros como el Halconcito Gris (*Spizapterix circumcincta*) o el Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) están altamente relacionados a él (Singentaler et al. 2004; De Lucca 2018; Rebollo et al. 2020).

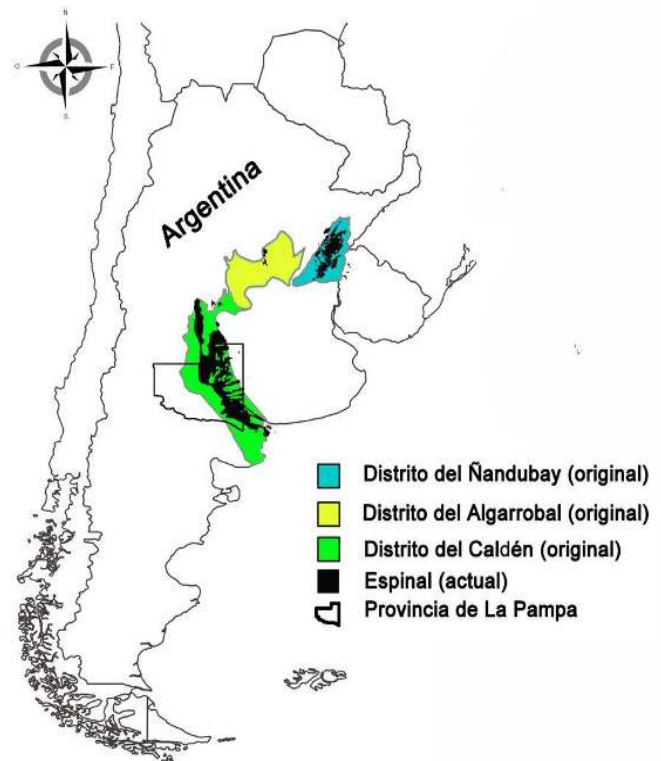


Figura 1.2: Distribución original y actual de los distritos de la región fitogeográfica del Espinal (Adaptado de Cabrera 1976 y Menéndez & La Rocca 2006).

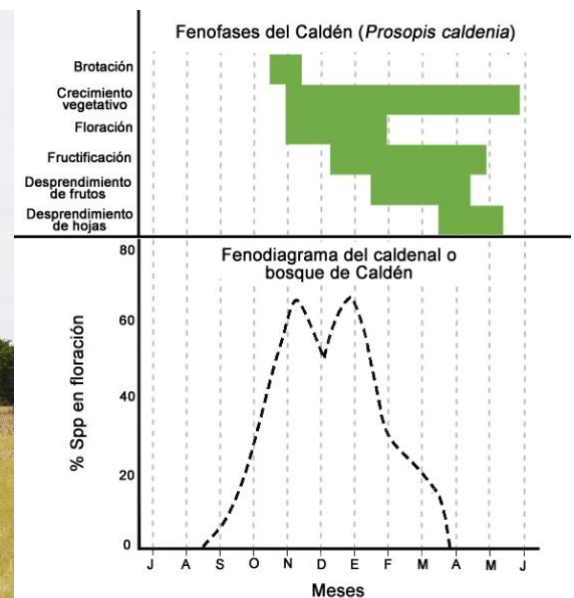


Figura 1.3: Fotografía representativa del bosque de caldén (óptimo) actual y sus principales características fenológicas (adaptado de Ocampo & Orquin 1990; Peinetti et al. 1991; Giorgetti et al. 2000; Menéndez & La Rocca 2006; Prina et al. 2015; Foto: Fernando G. López).

Debido a la calidad de la madera del caldén y a las aptitudes de los suelos donde éste crece, el Caldenal ha sido fuertemente modelado por

actividades antrópicas desde fines del siglo XIX y comienzos del siglo XX hasta la actualidad (Lell 2004; Oyarzabal et al. 2018; Fig. 1.4). Los incendios naturales o de “etaceo” producidos por el hombre, el desmonte asociado a la demanda de carbón (principalmente en épocas de guerras mundiales) y la fabricación de postes, los cambios en el uso del suelo por el avance de la frontera agrícola y la incorporación del ganado (en su mayoría ovino y vacuno a partir de la segunda mitad del siglo pasado), han sido los principales causantes de la disminución y degradación de la superficie del Caldenal Pampeano (Lell 1990; Peinetti 1991; Garbarino 2008; Viglizzo & Jobbágy 2010). En consecuencia y como ha ocurrido en otras regiones, es probable que estos manejos hayan tenido un efecto negativo sobre los usuarios de cavidades (Lindenmayer et al. 1990; Newton 1994; Pattanavibool & Edge 1996; Wiley et al. 2004; Cockle et al. 2011b).

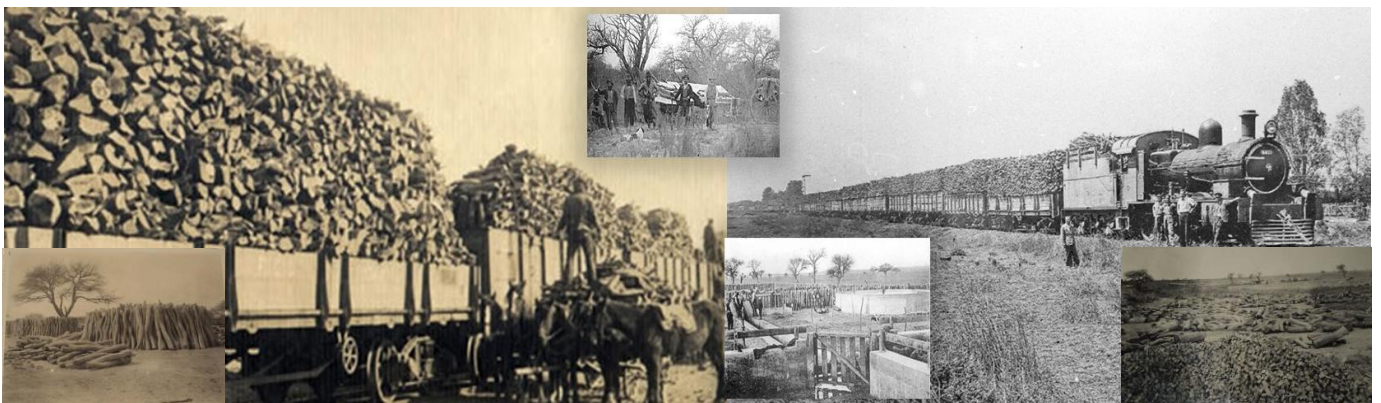


Figura 1.4: Explotación de los bosques de Caldén durante la primera mitad del siglo XX (Fotos extraídas de Dussart et al. 2011 y Dirección de Recursos Naturales 2020).

La superficie del Caldenal se redujo considerablemente y la mayor superficie conservada está en la provincia de La Pampa (Di Pangrancio 2009; Dussart et al. 2011; Fig. 1.2). A pesar de ello, en la actualidad es difícil encontrar fragmentos de bosque continuos cuyo tamaño supere las 1000 ha., y más difícil aún, fragmentos “~~óptimos~~” o de “buena calidad”. El bosque abierto original se ha transformado en grandes extensiones en un bosque cerrado, en muchas zonas hasta impenetrable (Menéndez & La Rocca 2006). Este proceso de marcada arbustización en su mayoría fue causado por el mal manejo antrópico del bosque, sobre todo por las altas cargas ganaderas. En particular, el ganado vacuno consume los frutos del Caldén incrementando de forma exponencial la capacidad germinativa de las semillas tras el tránsito intestinal y

su deposición con las heces (Dussart et al. 1998; Lerner 2004; Roberto & Carreño 2018).

En este marco, para implementar políticas, estrategias y acciones de conservación adecuadas, es clave conocer la dinámica de la biota y los factores ambientales que determinan la persistencia y éxito en el tiempo de las diferentes especies del bosque de Caldén (Martino 2004; Menéndez & La Rocca 2006). A pesar de contar con diversas normativas que los protegen, las más de 300 especies de aves que hacen uso del Caldenal pampeano soportan una fuerte presión antrópica (Maceda et al. 2003; Menéndez & La Rocca 2006; Viglizzo & Jobbágy 2010; Bruno et al. 2012; Subsecretaría de Ecología 2021). La falta de información sobre la historia de vida de las especies del Caldenal y los requerimientos que poseen para su persistencia pueden limitar las acciones para su conservación. En el caso de los usuarios de cavidades, dónde diversos factores podrían estar limitando sus parámetros reproductivos (Newton 1994), se han llevado a cabo pocos estudios en esta región y la mayoría se realizaron utilizando sólo cavidades artificiales (Liébana et al. 2013; Rebollo et al. 2013; Sarasola & Santillán 2014; Orozco-Valor et al. 2016). Es por ello que resulta importante estudiar la ecología reproductiva de determinadas especies en medios naturales, cuyos resultados puedan ser contrastados y que así, sirvan para identificar patrones y factores a manejar para conservar sus poblaciones, comunidades y el ambiente donde se encuentran (Barbosa 1998; Drever et al. 2008).

1.2.4 » Ecología reproductiva

Los estudios ornitológicos sobre ecología reproductiva están basados en la determinación de aspectos y parámetros reproductivos de las especies (Murray Jr. 2000; Steenhof & Newton 2007). Sin embargo, una gran cantidad de factores tanto ambientales como de las mismas especies juegan roles claves durante el ciclo de vida de las aves, a veces con efectos positivos y en otras ocasiones con efectos negativos (Lack 1968; Newton 1998; Steenhof & Newton 2007). Como consecuencia, los tamaños poblacionales pueden sufrir fluctuaciones, por lo que determinar qué factores pueden afectar en mayor

medida a las especies puede ser clave para lograr su conservación (Darwin 1859; Wiens 1984; Begon et al. 1996).

Las predicciones a través de modelos matemáticos son una importante herramienta que permiten conocer las dinámicas poblacionales en estudios ecológicos (Conroy & Carroll 2009). Estas estimaciones se logran a partir de la relación entre los parámetros reproductivos como el éxito, con factores extrínsecos y/o intrínsecos (Norris & Paid 2002; Sinclair et al. 2006; Conroy & Carol 2009). La validación de los modelos dependerá en gran medida de la precisión en la estimación de parámetros y del grado de exactitud en relación al comportamiento de las especies estudiadas en el tiempo (Beissinger & Westphal 1998). De este modo, el grado de conocimiento que se pueda lograr se relacionará de manera directa con la conservación de las especies y sus ambientes (Martin 1992; Pullin 2002; Steenhof & Newton 2007).

1.3 » OBJETIVO GENERAL DE LA TESIS

El objetivo general de esta tesis fue identificar y caracterizar los principales aspectos ecológicos que intervienen en la reproducción de dos especies de aves usuarios secundarios de cavidades, que por su abundancia y características podrían ser especies claves en los bosques del Caldenal pampeano: el Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y el Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*).

CAPÍTULO 2

ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS GENERALES



2.1 » ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio fue la Reserva Provincial Parque Luro (36°54'33''S; 64°16'57''O; Fig. 2.1) en el departamento Toay, provincia de La Pampa (Argentina). La reserva se encuentra a 35 km al sur de la ciudad de Santa Rosa (capital provincial) y es la reserva con mayor superficie forestal protegida en la provincia (7.607 ha; Subsecretaría de Ecología 2014). Parque Luro se caracteriza por mantener un mosaico de diferentes ambientes forestales determinados por el relieve y el suelo, con bosque con diferentes densidades y edad de los árboles; y extensas áreas de fachinal, arbustal denso y espinoso que suele ser impenetrable, estas últimas producto de dos incendios importantes en 1987 (2000 ha) y 2018 (1070 ha) (Sarasola et al. 2005).

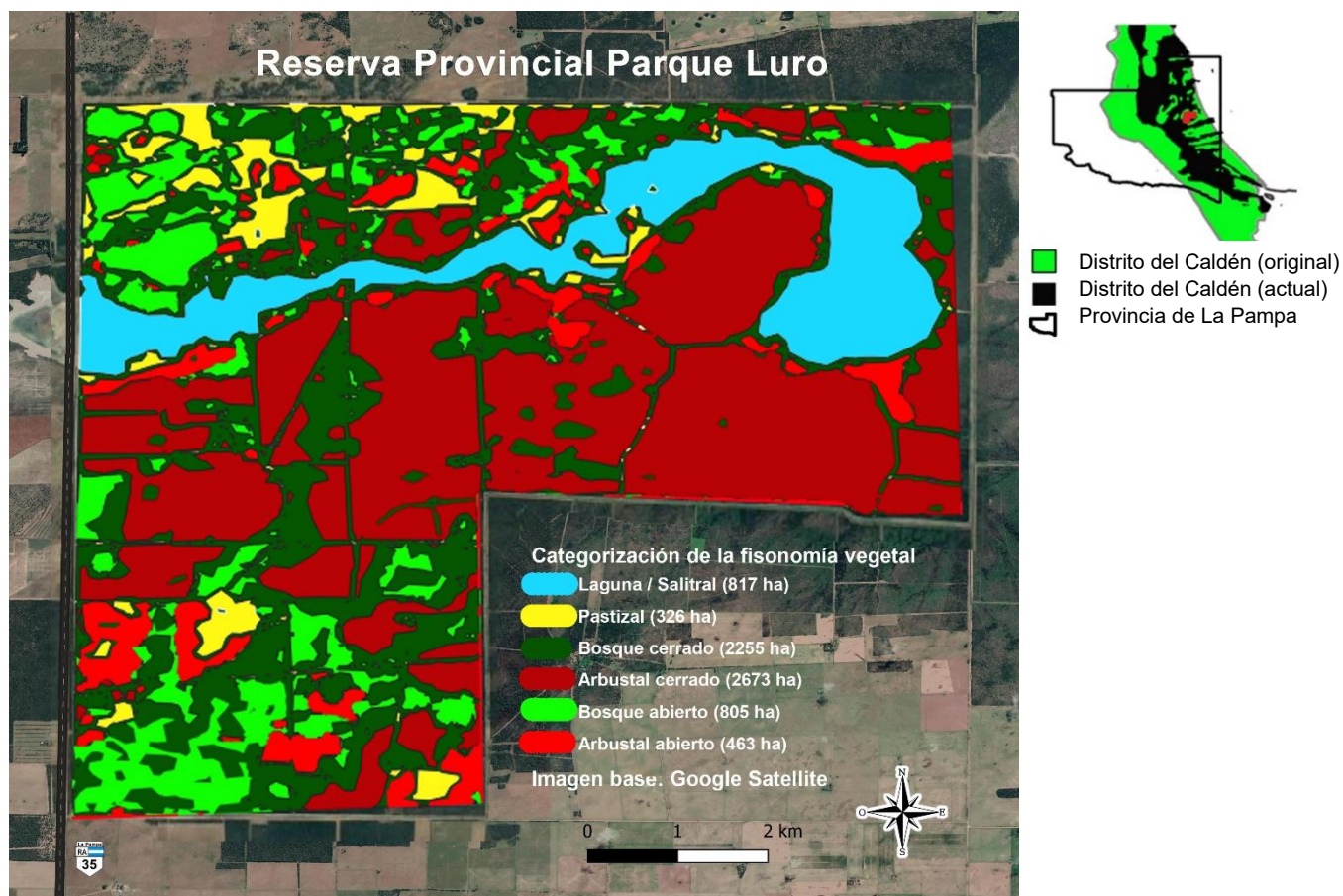


Figura 2.1: Ubicación geográfica y fisonomía vegetal de la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina (adaptado de Subsecretaría de Ambiente 2018).

Parque Luro se ubica en el valle de Chapalcó, perteneciente a la región de los Valles Transversales, cuyo sentido es de O-NO a E-NE con longitudes que oscilan entre los 100 y 150 km de largo y entre 10 y 20 km de ancho

(Lorenzo et al. 2013). En la zona de valles es frecuente encontrar cuerpos de agua que pueden ser permanentes o temporales y Parque Luro presenta dos lagunas temporales de poca profundidad e hipersalinas que son alimentadas principalmente por precipitaciones (Subsecretaría de Ecología 2014).

El clima es templado y semiárido (T° media anual = 14 a 16°C) con grandes amplitudes térmicas a lo largo del año, con temperaturas máximas extremas por encima de los 38°C en verano y heladas y temperaturas por debajo de cero en invierno (T° media en enero = 24°C; T° media en julio = 8°C). El área se encuentra entre las isohietas de 400-700 mm/año, las precipitaciones son estacionales (de octubre a marzo) con un marcado déficit hídrico 6 a 7 meses del año (Cabrera & Willink 1973; Cano et al. 1980; Casagrande et al. 2012). En época estival son frecuentes las tormentas eléctricas y los vientos pueden alcanzar ráfagas de 100 km/h con direcciones predominantes N-NE y E (Cano et al. 1980; Fig. 2.2).

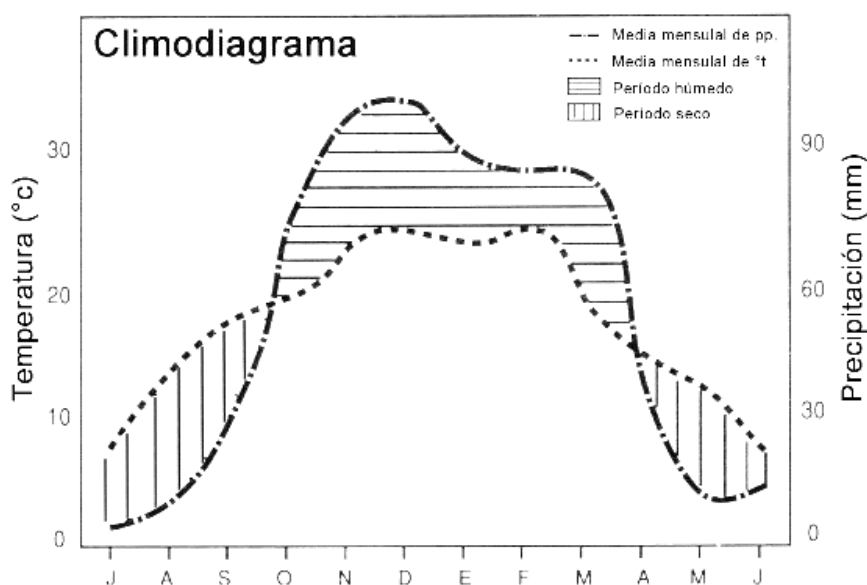


Figura 2.2: Climodiagrama de la precipitación y la temperatura en función del mes para el bosque de caldén (adaptado de Ocampo & Orquin 1990).

La vegetación del Parque Luro está conformada por al menos cuatro estratos de cobertura variable (Subsecretaría de Ecología 2014; Duval 2017). El estrato arbóreo está dominado por el Caldén (*Prosopis caldenia*) siendo éste el principal componente del bosque, convirtiendo casi en monoespecífico, aunque en menor medida, también se pueden encontrar Molle Negro (*Schinus fasciculatus*), Chañar (*Geoffroea decorticans*), Sombra de Toro (*Jodina*

rhombifolia) y Algarrobo (*Prosopis flexuosa*). El estrato arbóreo bajo o arbustal, está representado por renuevos de Caldén, Molle Negro, Piquillín (*Condalia microphylla*), Llaollín (*Lycium chilense*), Piquillín de Víbora (*Lycium gilliesianum*), Chilladora (*Chuquiragae rinacea*), Tramontana (*Ephedra triandra*), Zampa (*Atriplex lampa*) y Azahar de monte (*Aloysia gratissima*). El estrato bajo y de herbáceas cuenta mayoritariamente con Paja Puna (*Amelichloa brachychaeta*) acompañada de Paja Blanca (*Jarava ichu*), Paja Común (*Nassella tenuissima*), Flechilla Negra (*Piptochaetium napostense*), Flechilla Fina (*Nassella tenuis*), Cebadilla Pampeana (*Bromus brevis*), Cebadilla Agria (*Melica bonarensis*), Pasto de Hoja (*Trichloris crinita*), Malva Rosa (*Sphaeralcea crispa*), entre otros. En algunos sectores de la reserva se pueden observar algunas especies exóticas como Olmo (*Ulmus sp.*), Pino (*Pinus sp.*) y Yerba de Oveja (*Baccharis ulicina*). La mayoría de las especies que componen los estratos vegetales guardan una relación directa con la estacionalidad del clima (Ocampo & Orquin 1990).

La fauna de Parque Luro está representada por más de 200 especies de vertebrados (Maceda et al. 2003; Subsecretaría de Ecología 2021). Esta representación es importante no sólo respecto al Caldenal, sino también para la provincia de La Pampa (Maceda et al. 2003; Subsecretaría de Ecología 2021; Menéndez & La Rocca 2006; Bruno et al. 2012; Tabla 2.1). En Parque Luro están representadas el 82% de las especies de aves del Caldenal y casi la mitad de las especies de aves de la provincia (43%).

Tabla 2.1: Número de especies citadas para la provincia de La Pampa, el distrito de Caldén y la Reserva Provincial Parque Luro.

	La Pampa	Caldenal	Parque Luro
Aves	315	178	146
Mamíferos	53	78	30
Reptiles	51	68	16
Anfibios	14	15	8
Peces	22	S/D	2

Parque Luro ha tenido diferentes usos a lo largo de los años, lo que le generó una fuerte transformación de su paisaje natural. Hasta finales de la década de 1870 la reserva tenía un uso de aprovisionamiento por parte de las comunidades originarias (Ranqueles). Desde fines del siglo XIX y hasta 1965 se utilizó como coto de caza, para la cría de ganado bovino y para la extracción

de madera. Durante esta etapa se destacó la cría de Ciervo Colorado (*Cervus elaphus*) y Jabalí Europeo (*Sus scrofa*), especies exóticas todavía presentes en Parque Luro. En el año 1968, Parque Luro fue transformado en reserva y en 1996 proclamado Reserva Provincial. Actualmente Parque Luro mantiene un área de 500 ha (7% de su superficie) destinada a uso turístico y recreativo, en donde, entre varias actividades, se fomenta la observación de especies exóticas como el Ciervo Colorado. El resto de la reserva (93% de la superficie), cumple funciones de conservación e investigación científica. Parque Luro cuenta con un plan de manejo y un plan de conservación enmarcado en la Ley Nacional N° 26.331 de Bosques nativos (Duval 2017; Subsecretaría de Ecología 2021).

2.2 » USUARIOS DE CAVIDADES DEL PARQUE LURO

En el Caldenal pampeano existen al menos 69 especies entre aves y mamíferos que pueden utilizar directamente cavidades de origen natural excavadas, no-excavadas y/o ensambladas, o que hacen un uso indirecto pudiendo nidificar sobre éstos, por ejemplo, sobre los nidos ensamblados. Todas las especies están presentes en Parque Luro y se puede clasificar a 17 como usuarios primarios, 23 secundarios y 29 terciarios (Barquez et al. 2006; Sunkuist & Sunkuist 2002; Canevari & Vaccaro 2007; Narosky & Yzurieta 2010; de la Peña & Titarelli 2011; Raggio 2011; Jiménez & White Jr. 2011; de la Peña 2013; De Lucca 2018; López et al. 2018; eBird 2021; EcoRegistros 2021; Anexo 1).

Estos usuarios de cavidades realizan diferentes tipos de interacciones entre ellos y con su entorno, según el tipo de cavidad que puedan utilizar y al gremio al cual pertenezcan (Martin & Eadie 1999; Anexo 1). Sin embargo, prácticamente no han sido estudiadas en el Caldenal pampeano.

2.3 » LAS ESPECIES ESTUDIADAS Y SU RELEVANCIA

Muchos estudios sobre ecología reproductiva de aves usuarias de cavidades se han realizado a través del seguimiento de los individuos en cajas-nido (Lambrechts et al. 2010; Goldingay et al. 2020). Sin embargo, la interpretación de los resultados y las posteriores inferencias sobre las especies

y/o el ambiente deben ser abordadas según el grado de objetividad que esta herramienta representa (Møller 1992 y 1994; Norris et al. 2018; Goldingay et al. 2020). En contraste, un número menor de estudios sobre ecología reproductiva de usuarios de cavidades tienen a los nidos en cavidades naturales como uno de sus principales componentes (e.g.: Van Balen et al. 1982; Cornelius 2008; Mänd et al. 2005; Edworthy et al. 2018; Maziarz et al. 2017). El poder comparar resultados relacionados a su historia de vida provenientes de ambas metodologías en determinadas especies, no sólo que podría ayudar a tener una mejor aproximación sobre las especies, sino que también se podrían realizar recomendaciones de manejos más acordes según las necesidades (Hamerstrom et al. 1973; Robertson & Rendell 1990; Purcell et al. 1997; Mänd et al. 2005; Smallwood et al. 2009b; Le Roux et al. 2016).

En el caso de las aves (en general) del Caldenal pampeano, pocos trabajos se hicieron siguiendo nidos naturales y en periodos breves de tiempo, los cuales se enfocaron mayoritariamente en parámetros como dieta, estructura genética, selección del hábitat y en ocasiones, registros de nidificación (Pardiñas & Cirignoli 2002; Campioni et al. 2013; Edelaar et al. 2015; López et al. 2018). Para el caso de los usuarios secundarios de cavidades, es aún menor la cantidad de trabajos realizados y se concentraron en los usuarios de cavidades a través del seguimiento en cajas-nido (Liébana et al. 2013; Rebollo et al. 2013; Sarasola & Santillán 2014; Orozco-Valor et al. 2016). Este vacío en la información ha llevado a plantear la necesidad de realizar estudios sobre la ecología reproductiva de especies que podrían ser claves o indicadores para esta zona de estudio.

Para esta tesis se seleccionaron dos especies usuarias de cavidades (gremio secundario) que cumplirían roles diferentes en el ecosistema, pero que por su tamaño relativamente similar entre ellas, podrían ser dominantes sobre el resto de las especies y además podrían ser competidores por los sitios de nidificación (i.e.: cavidad). La tesis aborda la ecología reproductiva en nidos naturales y artificiales para el Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y en nidos naturales para el Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*). Por un lado, el Halconcito Colorado como depredador ocuparía un rol elevado en la red trófica, actuando como pieza clave en el ecosistema y con la capacidad de

producir un efecto en forma de cascada descendente sobre los niveles tróficos inferiores (Duffy 2002; Isasi-Catalá 2011). Por otro lado, y al igual que otros psitácidos, el Calancate Cabeza Azul cumple un rol fundamental reestructurando las comunidades vegetales mediante la dispersión y depredación de frutos y semillas (Smith 1975; Terborgh et al. 1990; de la Peña 2013; Blanco et al. 2016). Si bien ambas especies son relativamente abundantes en la zona de estudio, dadas las características previamente mencionadas y la falta de información, tanto el Halconcito Colorado y el Calancate Cabeza Azul podrían ser buenos candidatos como especies indicadoras del Caldenal pampeano (Barbosa 1998; Milesi et al. 2002; Isasi-Catalá 2011).

2.3.1 » Halconcito Colorado (*Falco sparverius*; Linnaeus 1758)

También conocido como Cernícalo Americano, Quiriquiri (en portugués), o American kestrel (en inglés) es una rapaz perteneciente a la familia Falconidae (Falconiformes). La mayoría del conocimiento sobre esta especie proviene del hemisferio norte. Allí se han realizado multitud de estudios sobre aspectos de su biología reproductiva, comportamiento, migración, dispersión natal y reproductiva, cuidado parental, hábitos tróficos e incluso algunos en los que se establecen relaciones con el cambio climático, cambios en su morfología y la contaminación de individuos por diversas sustancias usadas en actividades antrópicas, genética, etc. (Balgooyen 1976; Smallwood 1987 y 1988; Varland & Loughin 1993; Hartmut 1997; Dawson & Bortolotti 2000; Tella et al. 2000; Farmer et al. 2009; Smallwood et al. 2009a y 2009b; Heath et al. 2011; Strasser & Heath 2013; Smith et al. 2017; Ely et al. 2018; Smallwood & Bird 2020). En el hemisferio sur, sin embargo, el conocimiento es mucho más limitado, aunque ha ido mejorando a lo largo de los últimos años. En la actualidad existen trabajos en donde se han analizado aspectos relacionados a su biología reproductiva, sus hábitos tróficos o comportamentales y diversos aspectos relacionados a patógenos y parásitos, entre otros (Yañez et al. 1980; Balgooyen 1989; De Lucca 1992; De Lucca & Saggese 1993; Figueroa Rojas & Corales Stappung 2002 y 2004; Sarasola et al. 2003; Castro Cabral et al. 2006; Zilio 2006; Liébana et al. 2009 y 2013;

Santillán et al. 2009; Sarasola & Santillán 2014; Orozco-Valor & Grande 2016; Orozco-Valor 2019).

El Halconcito Colorado ocupa una gran cantidad de ambientes naturales, periurbanos y urbanos, desde América del Norte hasta Tierra de Fuego, con algunas excepciones en la tundra, el Amazonas y parte del litoral brasileño (Ferguson-Lees & Christie 2001; Smallwood & Bird 2020). En Centroamérica y Norteamérica existen poblaciones residentes y migradoras, mientras

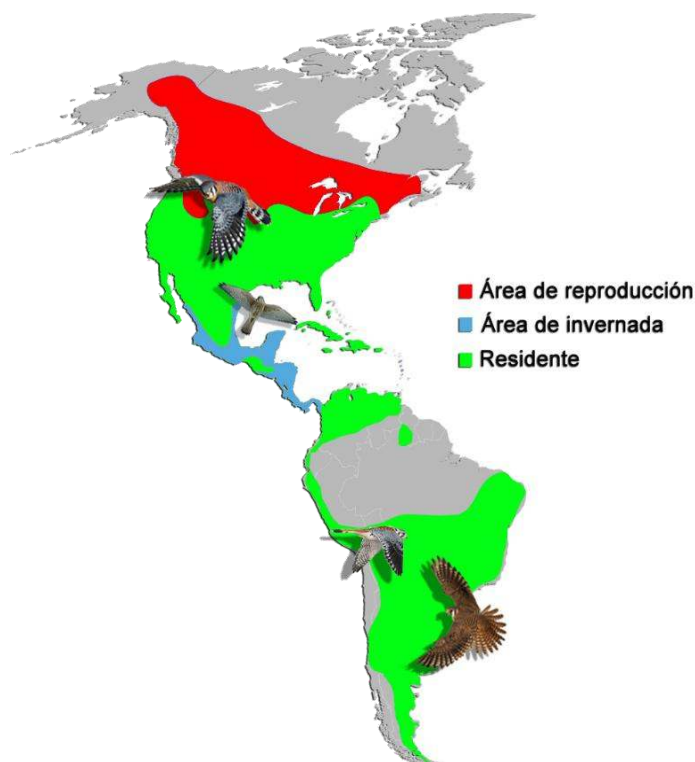


Figura 2.3: Rango de distribución del Halconcito Colorado (*Falco sparverius*). Los colores azul y rojo representan las zonas de invernada y reproductiva para la población migratoria. Las de color verde representarían las zonas en donde la especie es considerada residente (adaptado a partir de BirdLife 2021a).

que en Sudamérica es considerado residente, aunque no existen estudios que acrediten dicho comportamiento (Ferguson–Lees & Christie 2001; Smallwood & Bird 2002). En toda su área de distribución se pueden identificar hasta 17 subespecies, siendo la subespecie *Falco sparverius cinnamominus* la que habita en toda la Argentina (Smallwood & Bird 2020; Fig. 2.3).

El Halconcito Colorado tiene dimorfismo y dicromatismo sexual, siendo las hembras más grandes (Smallwood & Bird 2020; Fig. 2.4). Es el falcónido más pequeño del Caldenal pampeano, posado miden entre 22 y 31 cm, su peso varía entre 80 y 165 g y su envergadura va desde los 51 a los 61 cm (del Hoyo et al. 1994a).

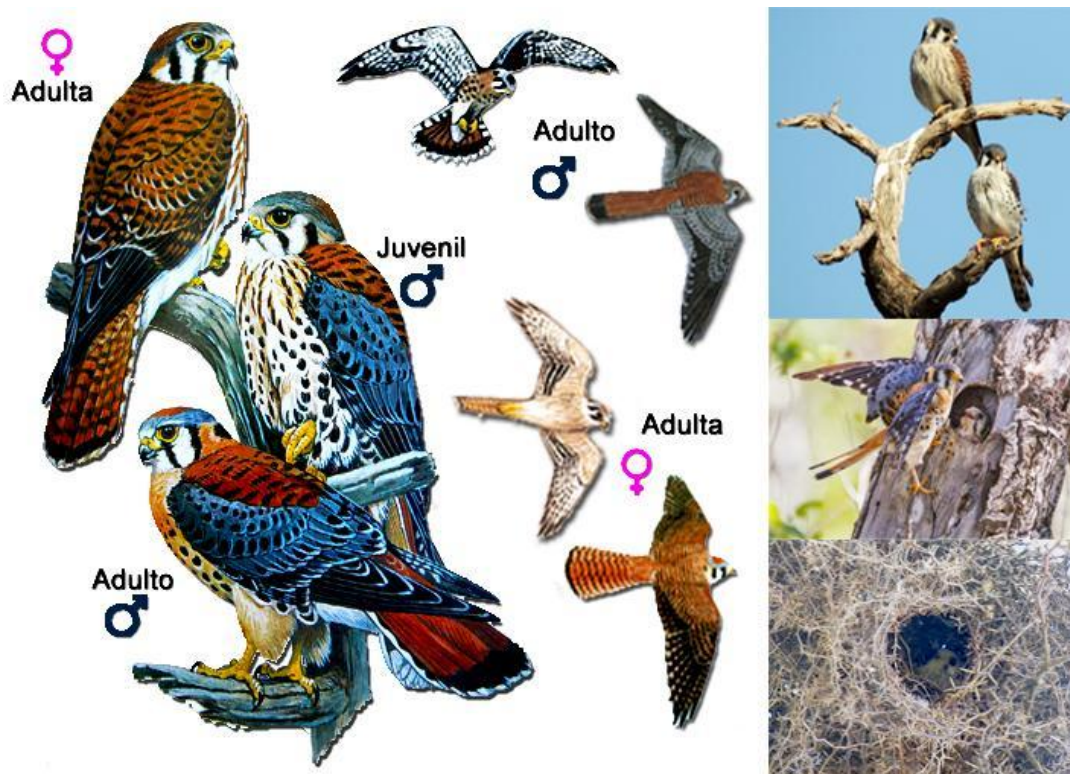


Figura 2.4: Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) macho y hembra (ilustraciones: Sibley 2000 y Dunn & Alderfer 2017; Fotos: —Pachi— Abbona y Fernando G. López)

El Halconcito Colorado es un depredador generalista-oportunista y su dieta está principalmente compuesta de insectos y vertebrados de pequeño tamaño (del Hoyo et al. 1994a; Ferguson-Lees & Christie 2001; Liébana et al. 2009; de la Peña & Salvador 2010; Orozco-Valor 2019; Orozco-Valor & Grande 2021). La mayoría de las presas las captura en el suelo, aunque las características de cada individuo puede volverlos expertos en la captura de insectos voladores o hasta incluso pequeñas aves (Smallwood & Bird 2020). Las presas pequeñas suele consumirlas en tierra y las presas más grandes las suele acarrear hasta una percha cercana (Smallwood & Bird 2020).

En cuanto a la anidación, pertenece al gremio secundario y depende de cavidades, ya sean éstas, no-excavadas, excavadas por otras especies o incluso cavidades ensambladas (nidos de Cotorra o Cacholote Castaño; De Lucca 1992; del Hoyo et al. 1994a; de la Peña 2013; Smallwood & Bird 2020). Además, el Halconcito Colorado utiliza cajas-nido, siendo esta herramienta de donde se obtuvo el mayor conocimiento reproductivo sobre esta especie (Toland & Elder 1987; Varland & Loughim 1993; Bortolotti 1994; Dawson & Bortolotti 2000; Sarasola et al. 2003; Katzner et al. 2005; Liébana et al. 2009;

Santillán et al. 2009; Smallwood & Bird 2009a; Orozco-Valor 2019; Orozco-Valor & Grande 2020). La puesta de los huevos suele ser cada 2 días y el tamaño de nidada generalmente es de 4 a 6 huevos, aunque existen registros de 8 huevos (Orozco-Valor 2019; Smallwood & Bird 2020). La incubación comienza con la puesta del anteúltimo huevo y tiene una duración promedio de 30 días (Smallwood & Bird 2020). Los pichones permanecen en el nido alrededor de 30 días antes de volar y la proporción de sexo es balanceada (1:1) (del Hoyo et al. 1994a; de la Peña 2013; Liébana et al. 2013; Orozco-Valor & Grande 2016; Smallwood & Bird 2020).

El Halconcito Colorado no está considerado como una especie amenazada ni en el contexto internacional (*Least concern*: BirdLife International 2021a) ni nacional (*no amenazado*: MAdS & AA 2017). A pesar de mantener una tendencia poblacional estable, estudios recientes en el hemisferio norte muestran una disminución, y aunque aún no se han demostrado las causas, se sospecha que estaría vinculado a las prácticas agrícolas y la pérdida de hábitat (Smallwood et al. 2009a; Bruno et al. 2012; McClure et al. 2017; BirdLife International 2021a).

2.3.2 » Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*; Vieillot, 1818)

También conocido como Loro de los Palos, Calancate Común, Perico de Corona Azul, Maracaná Cabeza Azulada, Aratinga-de-testa-azul (en portugués), Ñendai (en guaraní) o Blue-crowned Parakeet (en inglés) es un loro perteneciente a la familia Psittacidae (Psittaciformes). Poco se sabe sobre su historia de vida y los requerimientos que poseen. Algunos trabajos describen o abordan aspectos filogenéticos y anatómicos, vocalizaciones y sus ectoparásitos (Orfila 1936; Fernández et al. 1997; Fernández-Juricic et al. 1998; Mehler et al. 2007; Carpintero et al. 2011; Aramburú 2012; Remsen et al. 2013; Urantowka et al. 2016; Lima et al. 2018). Otros trabajos dan información sobre aspectos de su comportamiento trófico o reproductivo o de sus características de los sitios de anidación entre otros, pero estos suelen ser de carácter descriptivo, anecdótico y/o de tipo miscelánea, habiendo una falta de estudios específicos a largo plazo (Fernández-Juricic et al. 1997; Pelham-Polk

2000; Butler et al. 2002; Di Giacomo 2005; Carrillo 2007; Brooks 2009; Berkunsky et al. 2011; Collar et al. 2020; Di Sallo & Cockle 2021).

El Calancate Cabeza Azul tiene una distribución discontinua y amplia en gran parte de América del Sur, existiendo al menos tres áreas separadas desde el mar Caribe hasta la Patagonia Argentina (del Hoyo 1994b; Juniper & Parr 1998; Fig. 2.5). Suele encontrarse mayormente en tierras bajas con bosques caducifolios secos y hábitats abiertos. Al igual que otros psitácidos, ha colonizado ambientes urbanos y periurbanos, estableciendo incluso poblaciones importantes en Norteamérica y Europa, a partir de individuos provenientes del comercio de mascotas que fueron liberados o escapados (Butler et al. 2002; Cortes 2005; Brooks 2009). Es considerado residente, aunque algunas poblaciones, como la del norte de Sudamérica pueden hacer movimientos nómades siguiendo la disponibilidad de recursos o incluso desplazamientos cortos en la época reproductiva (del Hoyo et al. 1994b). En el pasado, el Calancate Cabeza Azul perteneció a los géneros *Conurus*, *Aratinga* y *Psittacara*, pero estudios recientes de filogenia determinaron que pertenece al género *Thectocercus* (Remsen et al. 2013; Urantowka et al. 2016; Lima et al. 2018). Esta especie posee cinco subespecies en toda su distribución, siendo *Thectocercus acuticaudatus acuticaudatus* la que se encuentra presente en Argentina (del Hoyo 1994b; Juniper & Parr 1998).

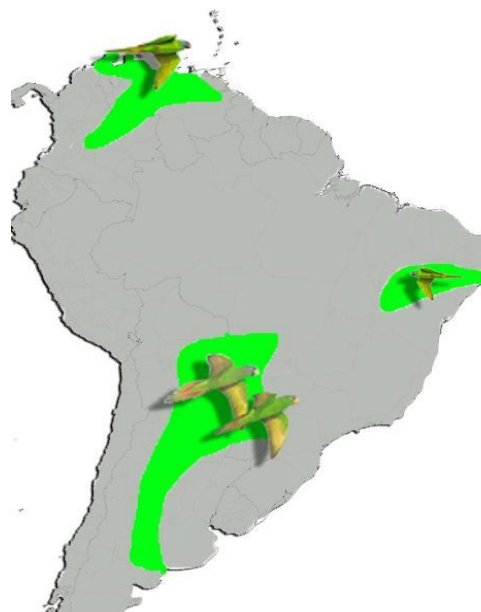


Figura 2.5: Rango de distribución del Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*). El color verde representa las zonas donde es considerado residente (modificado a partir de BirdLife 2021b).

El Calancate Cabeza Azul no muestra ni dimorfismo ni dicromatismo sexual. La coloración predominante es verde, con algo de azul en parte de la cabeza, corona, mejillas y orejas (Forshaw 1989; Juniper & Parr 1998; Fig. 2.6). El cuerpo es alargado y de cola larga, mide entre 33 a 38 cm de largo, hasta 60 cm de envergadura y su peso ronda entre los 140 y 195 g (Orfila 1936;

Salvador & Di Giacomo 2014). Los juveniles son similares a los adultos, a menudo con menos azul en la cabeza e iris grisáceo.



Figura 2.6: Imágenes y figuras ilustrativas del Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) (ilustraciones: Dunn & Alderfer 2017; Fotos: Fernando G. López y Pochi Abbona).

El Calancate Cabeza Azul es principalmente granívoro-frugívoro y en ocasiones consume néctar, flores, brotes e incluso corteza (de la Peña & Salvador 2010; Benavidez et al. 2018). Al igual que la mayoría de los psitácidos, es un usuario secundario de cavidades (Forshaw 1989; del Hoyo et al. 1994b; Juniper & Parr 1998; de la Peña 2013). Existen pocos estudios sobre su biología reproductiva, la mayor parte de la información que se tiene sobre este aspecto de la especie es muy general o en ocasiones proviene de la cría en cautiverio y/o de registros accidentales en lugares fuera de su rango de distribución (Orfila 1936; Arndt 1980; Pelham-Polk 2000; Butler et al. 2002). Suele verse nidificando en pequeñas colonias o núcleos reproductivos, la puesta de los huevos se produce cada dos o tres días y el tamaño de puesta

promedio es de dos a cuatro huevos (Collar et al. 2020). La incubación se suele iniciar con la puesta del segundo huevo y se extiende entre 23 y 30 días (cautiverio), los pichones permanecen en el nido entre 50 y 52 días, la proporción de sexos reportada es de 1:1,3 hacia los machos, pero sin que ésta llegase a ser significativa (Arndt 1980; Butler et al. 2002; Pelham-Polk 2000; Taylor & Perkin 2008; de la Peña 2013; Collar et al. 2020).

El Calancate Cabeza Azul no está considerado una especie amenazada ni en el contexto internacional (*Least concern*: BirdLife International 2021b) ni nacional (*no amenazado*: MAYDS y AA 2017;). Sin embargo, su tendencia poblacional a nivel global es decreciente y, al igual que lo que ocurre con la mayoría de los psitácidos Neotropicales, esto estaría ligado a la pérdida de hábitat y al comercio ilegal (Menéndez & La Rocca 2006; Bruno et al. 2012; Berkunsky et al. 2017a; BirdLife International 2021b).

2.4 » METODOLOGÍA GENERAL DE TRABAJO

2.4.1 » Localización y monitoreo de nidos

Durante tres temporadas reproductivas: 2016/17, 2017/18 y 2018/19 se buscaron parejas y nidos activos de las dos especies, entre el 1 de septiembre y la última semana de febrero. La búsqueda se realizó en equipos de dos a cuatro personas y cuando las condiciones de los caminos, senderos, áreas turísticas y zonas boscosas eran las adecuadas para transitar con vehículos o a pie. Cuando se detectó un individuo o pareja, se aguardó oculto a una distancia prudencial y mediante el uso de binoculares o telescopios se esperó hasta que los individuos volaran hacia la cavidad-nido.

Se consideró un nido activo cuando se confirmó el ingreso de alguno de los individuos de la pareja en al menos tres oportunidades previas a la puesta; o si se observaba la presencia de huevos o pichones en el interior del nido. Para cada nido se registró su localización (coordenadas) mediante el uso de un Sistema de Posicionamiento Global (GPS).

Los nidos activos fueron visitados entre uno a siete días para determinar los parámetros fenológicos y reproductivos. Para inspeccionar el

contenido del nido se emplearon diferentes herramientas según el grado de complejidad de la cavidad. Cuando no era posible acceder al nido directamente desde el suelo, se utilizaron escaleras, equipos de escalada, y/o caña telescópica con cámara y monitor inalámbrico (modelo: Reese7807944) (Luneau & Noel 2010; Fig. 2.7). Además, para observar el interior del nido y de acuerdo a las características físicas de cada cavidad, se emplearon espejo, cámara endoscópica (modelo: Pancelent 3.5M o Extech BR200), monocular térmico (modelo: Leupold LTO-Tracker 172830), cámara fotográfica compacta y linternas, o simplemente visualización directa cuando era posible (Fig. 2.7). En las cavidades inaccesibles y cuando fue posible se utilizaron pistas indirectas para determinar el estado reproductivo (*i.e.*: visita de los parentales con alimento, vocalizaciones de pichones, volantones en la puerta o alrededores del nido).

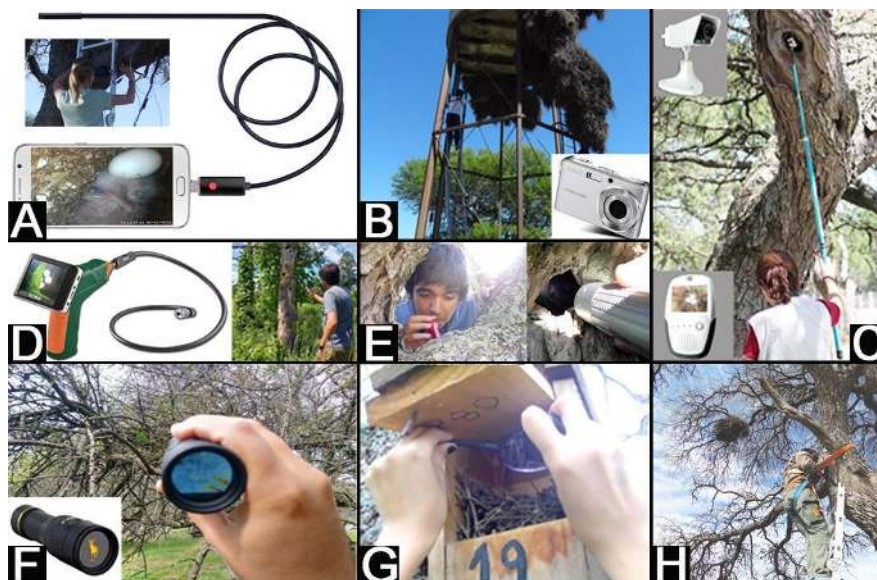


Figura 2.7: Elementos utilizados para las inspecciones periódicas de las cavidades: A) endoscopio Pancelent 3.5M B) cámara compacta, C) cámara y monitor inalámbrico, D) endoscopio Extech BR200, E) linternas, F) Monocular térmico, G) espejos y H) visualización directa.

Cajas nido - Desde el año 2011 hay 24 cajas-nido instaladas en Parque Luro (Fig. 2.8). Estas cajas fueron construidas con madera fenólica y siguiendo el modelo propuesto por Bortolotti (1994). Las cajas están colocadas en postes de línea eléctrica o árboles y se encuentran regularmente distribuidas con el objetivo de maximizar su ocupación por el Halconcito Colorado tratando de evitar solapamiento entre territorios y haciéndolas más visibles (Smallwood & Bird 2020). Las cajas fueron limpiadas y acondicionadas previo al inicio de cada temporada reproductiva y se las visitó del mismo modo

que al resto de los nidos. En esta tesis se analizaron los datos provenientes de las cajas-nido de las temporadas reproductivas 2016/17, 2017/18 y 2018/19.

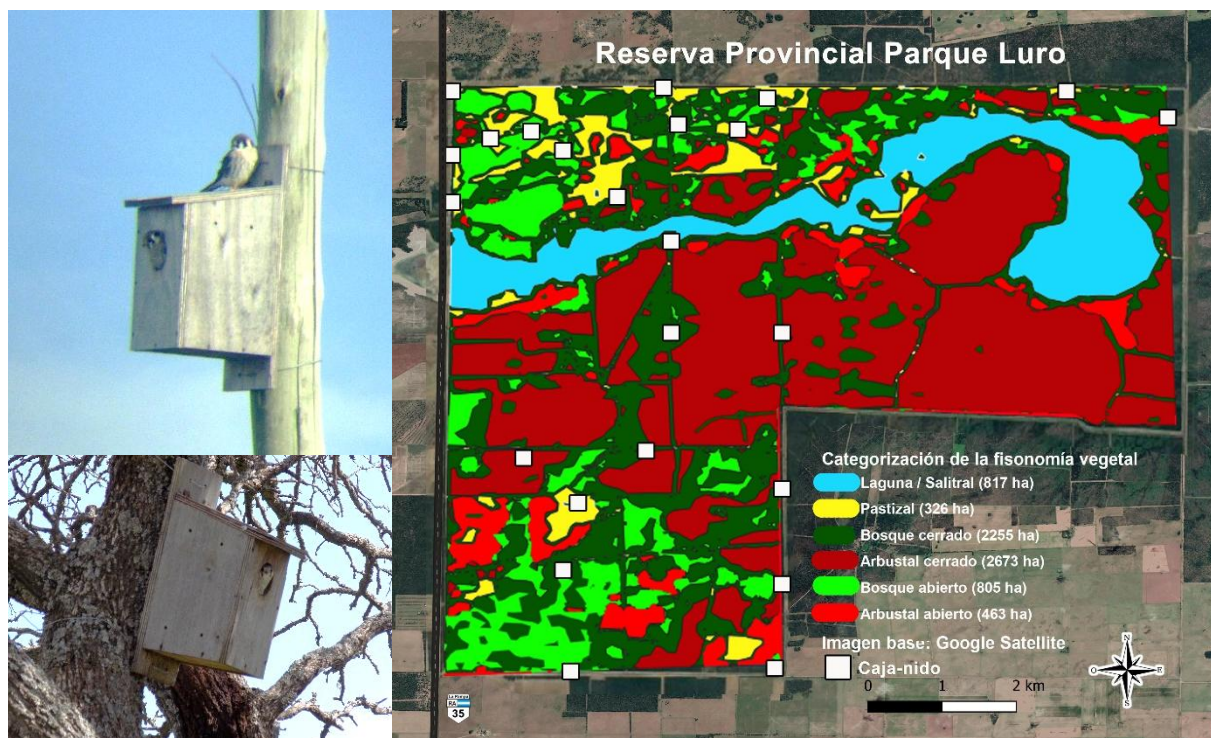


Figura 2.8: Imágenes representativas y disposición de las cajas nidos para Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina. (Adaptado de Subsecretaría de Ambiente 2018; Fotos: Fernando G. López).

2.4.2 » Captura, marcaje e identificación de los individuos

Entre 2016 y 2019 se capturaron adultos y pichones de ambas especies en sus diferentes estadios, directamente en los nidos o en torno a ellos. En el caso de aquellas capturas de pichones de Halconcito Colorado que fueron luego de que éstos abandonaran el nido, se pudo establecer su edad debido a que todavía presentaban plumón característico o vestigios de éstos en las diferentes zonas del cuerpo (Griggs & Steenhof 1993; Klucsarits & Rusbuldt 2007). Cuando los individuos, ya sean adultos o pichones de ambas especies, no podían ser atrapados con la mano en las cavidades se recurrió a diferentes técnicas. En el caso de los adultos y volantones de Halconcito Colorado se utilizaron trampas —“*al-chatri*” y —“*cep-malla*” con ratones vivos como cebo (Berger & Mueller 1959; Bub 1996; Thorstrom 1996; Fig. 2.9). Los Calancate Cabeza Azul (adultos y pichones) fueron todos capturados en el interior del nido mediante una herramienta específicamente diseñada con ese fin. Esta herramienta consiste en una paleta caza moscas reformada y adaptada, con

decenas de nudos corredizos similares a los usados en las trampas bal-chatri, que se enredan en las patas (Fig. 2.10). Esta herramienta fue equipada con una cámara endoscópica (modelo: Pancellent 3.5M) y una linterna para poder dirigir, redireccionar y monitorear a este dispositivo desde el exterior con un dispositivo móvil Android. Una vez enlazados los individuos eran extraídos cuidadosamente de la cavidad.

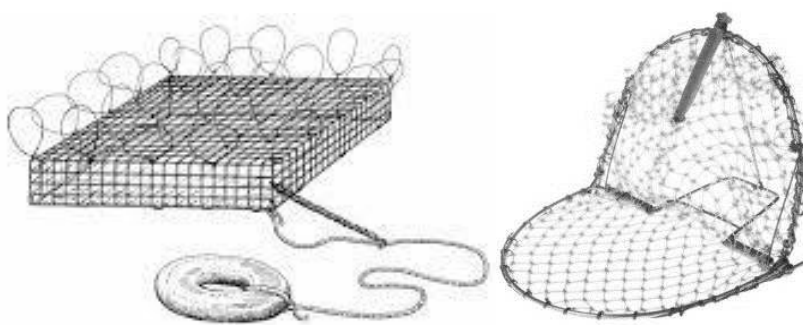


Figura 2.9: Representación gráfica de los métodos de capturas empleados para Halconcito Colorado (*Falco sparverius*). A la izquierda se puede ver la trampa —BlaChatri" y a la derecha el "sepo-malla" (Ilustraciones: Berger & Mueller 1959; Thorstrom 1996).

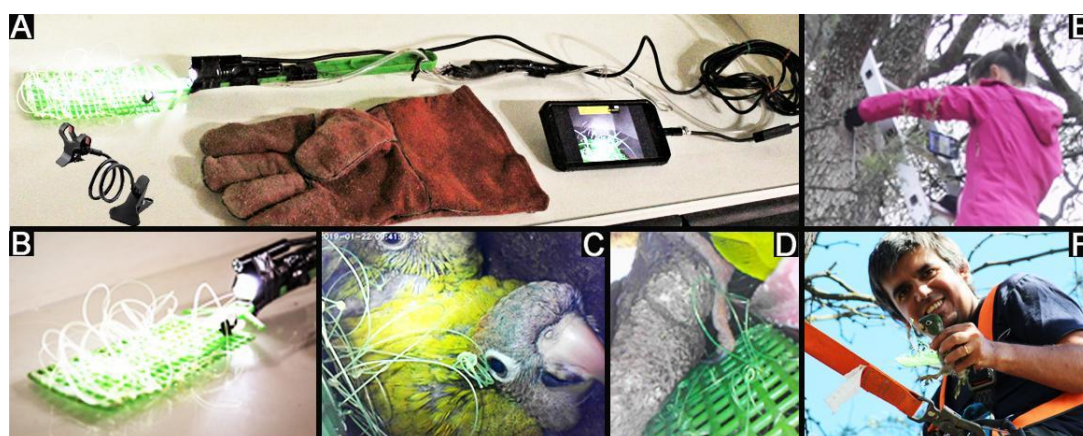


Figura 2.10: Secuencias de imágenes que representan el mecanismo para capturar Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*). A) Dispositivo y accesorios empleados para la captura, B) ampliación de la paleta con los lazos el cual cuenta con una linterna y cámara endoscópica adosada para una mejor manipulación, C y D) Imágenes brindadas por la cámara endoscópica, la cual permite guiar el dispositivo hacia las patas de los individuos, E) manipulación del dispositivo a través del seguimiento de las imágenes en un dispositivo móvil, y F) captura y remoción del individuo desde el nido.

Para identificar los individuos, en el Halconcito Colorado se utilizaron dos tipos de anillas en cada individuo, las cuales se colocaron uno en cada pata. Por un lado, se les colocó en una pata una anilla de aluminio con una codificación numérica única y dirección de remito del CNAA (Centro Nacional de Anillado de Aves, Instituto Miguel Lillo, Tucumán). En la otra pata se colocó una anilla de PVC con una combinación alfanumérica y de color única (Fig. 2.11). Los pichones o volantones de Halconcito Colorado fueron anillados entre

los 20 y 32 días de edad. En el caso de los Calancate Cabeza Azul se utilizaron otras técnicas de marcado. Algunos individuos de Calancate Cabeza Azul fueron marcados utilizando marcas alares patagiales con código alfanuméricos irrepetible y de color similar al plumaje y otros con “medallas plásticas” de colores con numeración irrepetible, las cuales se ponían alrededor del cuello con un precinto plástico revestido con una manguera de silicona para evitar lesiones (Senar et al. 2012; Fig. 2.12). Los pichones de Calancate Cabeza Azul marcados entre los 18 y 65 días de edad. Para ambas especies, se intentó que las técnicas de marcaje utilizadas permitan el re-avistamiento de individuos mediante el uso de binoculares, telescopios, cámaras y/o visualización directa.



Figura 2.11: Anillas utilizadas para el marcaje de Halconcito Colorado (*Falco sparverius*).



Figura 2.12: Medallas y marcas alares utilizadas para el marcaje de Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*).

En todos los individuos se registraron características morfométricas (cuerda de ala no aplastada, octava primaria, cola, tarso y peso), el estado

sanitario y corporal, y se determinó el sexo cuando fue posible (Ralph et al. 1993; Bub 1996). Además, se examinaron los individuos para determinar la presencia de ectoparásitos y se obtuvo una muestra de sangre de 0,5 ml mediante punción de la vena braquial y siguiendo las técnicas y recomendaciones de Owen (2011). Las muestras fueron conservadas en alcohol absoluto y, en el caso del Calancate Cabeza Azul, fueron utilizadas para determinar el sexo de los individuos mediante técnicas moleculares de laboratorio (Ellegren 1996; Griffiths et al. 1998). En el caso del Calancate Cabeza Azul, se realizó una descripción del crecimiento de los pichones (ver Anexo 2), el cual incluyó fotografías además de las medidas morfométricas.

2.4.3 » Muestreos post-temporada reproductiva: campo, gabinete y laboratorio

Fuera de la temporada reproductiva y con el fin de minimizar la intervención en el proceso reproductivo, se realizaron los muestreos relacionados a los sitios de nidificación para ambas especies. Mediante imágenes de cobertura vegetal cedidas por la Subsecretaría de Ambiente de La Pampa se obtuvieron las características del hábitat. En laboratorio se procedió a la identificación del material recolectado y se procedió a la determinación de los análisis moleculares. Todas las muestras colectadas se encuentran archivadas en las colecciones del Colaboratorio de Biodiversidad, Ecología y Conservación perteneciente a la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad Nacional de La Pampa.

2.4.4 » Análisis de datos

Los valores son presentados como promedio $\pm$ error estándar (mínimo – máximo, n) y/o porcentajes. Cuando fue necesario o debido al tamaño muestral, se realizaron test de hipótesis o análisis de correlación para hacer las comparaciones. Para estos análisis se empleó un nivel de significancia $<0,05$.

Cuando fue posible, se realizaron modelos matemáticos (MLs o GLMs) para explicar la relación entre las variables. Para ello, primero se realizaron análisis exploratorios de los datos y se determinó la mejor estrategia de modelado entre las variables. En este último punto, se presentan los resultados

de los modelos que mostraron una mayor convergencia a partir del mayor sentido biológico que podía explicar dichas relaciones.

La estrategia de modelado fue por pasos hacia atrás (-backward stepwise”), donde a partir del modelo completo se fueron realizando comparaciones con modelos más simples (con un menor número de variables explicativas). La comparación entre modelos se realizó utilizando un enfoque basado en el criterio de información de Akaike (AIC). El valor de AIC de cada modelo es un estimador de la pérdida de información (estimación relativa) al usar dicho modelo como una aproximación de la realidad que dio origen al conjunto de datos (Burnham et al. 2011). En nuestro caso, para cada valor de AIC se obtuvieron valores de AIC corregidos (AICc) los cuales tienen en cuenta el tamaño de la muestra, que aumentan la penalización (relativa) cuando los modelos son más complejos y el conjunto de datos es pequeño. De este modo, a medida que el tamaño de la muestra aumenta, el AICc converge al AIC. Cuanto menor es el valor de AICc, mejor es el ajuste del modelo a los datos, ya que posee una menor pérdida de la información. La diferencia entre el mejor modelo (AICc = 0) y cada modelo fue expresado como $\Delta AICc$ (Dinsmore et al. 2002, Burnham & Anderson 2002). Se consideró que todos los modelos incluidos en un rango de 2 unidades de AICc desde el modelo mejor ranqueado fueron equivalentes. Cuando los modelos incluían varias covariables se realizó un promedio de parámetros entre los modelos más competitivos (Burnham et al. 2011). A su vez, en el proceso de modelado, si un modelo con una variable más presentaba un valor mayor de AICc que el mismo modelo sin dicha variable, este modelo se descartó a la hora de obtener un modelo promediado de la/s variable/s retenida/s. De esta manera, en aquellos casos que hubo una o más variables retenidas en los diferentes modelos, se reportaron los coeficientes, la importancia y los intervalos de confianza teniendo en cuenta las consideraciones previamente mencionadas (Burnham et al. 2011). Cuando el modelo nulo fue el mejor ranqueado ($\Delta AICc = 0$), el resto de los modelos con $\Delta AICc < 2$ y que contenían alguna covariable de interés, no fueron tenidas en cuenta, ya que la adición de éstas no mejoró al modelo nulo. La probabilidad relativa de cada modelo estuvo representada también por los pesos de Akaike (W), y con la sumatoria de los pesos de cada modelo se obtuvieron los valores

de importancia de las variables (Burnham & Anderson 2002). Las variables incluidas en aquellos modelos que tuvieron un buen soporte, además debían poseer una importancia $> 0,6$ para ser consideradas (Burnham & Anderson 2002). El ranking de modelos fue realizado con la función `—AICc` del paquete `—MMIn` (Barton 2009).

Cada vez que se utilizaron modelos y fue necesario, se evaluó la colinealidad de las variables explicativas mediante correlaciones de Pearson y se tuvo en cuenta que los valores de r estén por debajo de 0,7 (Burnham & Anderson 2002). Cuando los modelos presentaron tres o más variables explicativas se evaluó la multicolinealidad mediante los factores de inflación de la varianza (VIF). Se considero la ausencia de colinealidad cuando los valores de estuvieron por debajo de 5 unidades (James et al. 2013). Para ello se empleó la función `—vif` de la biblioteca “car” (Fox & Weisberg 2011; Everitt & Hothorn 2014). En el Anexo 3 se muestran las tablas resumen completas y que incluyen los modelos con $\Delta AICc \geq 2$ y sirven para referenciar comportamientos de las variables.

Todos los análisis estadísticos se realizaron en RStudio 1.2.1335 (R Core Team 2019) y/o en Past 4.07b (Hammer et al. 2001). Los gráficos se diseñaron en RStudio, InfoStat, Past o Excel (InfoStat 2004). Para los graficos en RStudio se utilizaron las bibliotecas `—ggplot2` y `—Effects`.

CAPÍTULO 3

CARACTERÍSTICAS DE LOS SITIOS DE NIDIFICACIÓN



3.1 » RESUMEN

Las oportunidades de reproducirse para las aves usuarias de cavidades en árboles podrían estar limitadas en función de las características de las cavidades y la disponibilidad de las mismas. El Caldenal pampeano varía en su composición y estructura, brindando diferentes tipos de cavidades para el Halconcito Colorado y el Calancate Cabeza Azul. El objetivo de este capítulo es caracterizar los sitios de nidificación del Halconcito Colorado y el Calancate Cabeza Azul y estimar la disponibilidad de cavidades para estas especies. Para ello, se analizaron y describieron los sitios de nidificación (entre septiembre de 2016 y febrero de 2019) en cuatro escalas: macrohábitat (buffer = 500 m), microhábitat (buffer = 25 m), soporte de la cavidad y cavidad. Se encontraron 63 cavidades usadas por el Halconcito Colorado y 91 por el Calancate Cabeza Azul. A nivel de macrohábitat, la composición de la vegetación fue muy variable. La distancia promedio al nido vecino conespecífico más cercano fue de 497 ± 74 m para el Halconcito Colorado y de 96 ± 19 m para el Calancate Cabeza Azul, y el número promedio de nidos de conespecíficos ocupados de forma simultánea dentro del macrohábitat fue de $4 \pm 0,3$ y 20 ± 1 , respectivamente. En el microhábitat de ambas especies la cobertura en los estratos superiores fue bastante abierta, mientras que en el estrato bajo dominó el pastizal. El 74% de los soportes donde nidificó la rapaz fue de origen natural, mientras que el psitácido siempre utilizó soportes naturales. Los árboles de Caldén maduros, con copa dominante y vivos fueron el soporte más usado por ambas aves. El Halconcito Colorado usó cavidades naturales y artificiales y el Calancate sólo usó cavidades naturales. La abundancia promedio de cavidades excavadas y no-excavadas en árboles fue de $19,5 \pm 4,7$ cav/ha y de cavidades ensambladas fue de $1,2 \pm 0,2$ cav/ha. El 14,5% de las cavidades estarían disponibles para la rapaz y el 45,7% para el psitácido. Ambas especies usaron cavidades con características muy variables, pero se resalta la importancia de mantener zonas de pastizales con árboles grandes, maduros y completamente vivos. Asimismo, se resalta la importancia de las Cotorras y los Carpinteros como generadoras de cavidades.

3.2 » INTRODUCCIÓN

Casi todas las familias de aves poseen al menos una especie que nidifica en cavidades (Van der Hoek et al. 2017). Sin embargo, las aves que no tienen la capacidad de crear las cavidades (usuarias secundarias) dependen exclusivamente de las cavidades que existen en el lugar y de sus características (Martin & Li 1992; Newton 1994; Martin & Eadie 1999; Löhms & Remm 2005; Aitken & Martin 2007; Cornelius et al. 2008; Cockle et al. 2010; Ruggera et al. 2016; Altamirano et al. 2017; Edworthy et al. 2018). En consecuencia, los parámetros demográficos de las aves usuarias de cavidades podrían verse limitadas.

Conocer las características físicas de las cavidades y su entorno puede ayudar a planear y ejecutar acciones de conservación y manejo sobre los bosques y las aves que utilizan estas cavidades (Politi et al. 2009; Saab et al. 2009; Edworthy & Martin 2014; Pakkalaa et al. 2018; Schaaf et al. 2020). Por ejemplo, algunas aves muestran preferencias en cuanto a la cavidad que usan, lo que incluso se podría traducir en beneficios en términos reproductivos (Bai et al. 2003; Cornelius et al. 2008; Saab et al. 2009; Cockle et al. 2011b; Renton et al. 2015). Ciertas características como el origen de la cavidad (excavada por aves o no-excavada), la altura a la que se encuentran y el tamaño o la condición física del árbol soporte pueden afectar el éxito de nidificación (Canevari & Vaccaro 2007; Cockle et al. 2008 & 2011b; Cornelius 2008; Politi et al. 2009; Altamirano et al. 2012; Ojeda 2016). Además, el tamaño, orientación cardinal y visibilidad del hueco de entrada y la profundidad de la cavidad, son seleccionadas en ciertas especies de aves, y estas características servirían para reducir el riesgo de depredación, afectar a la competencia por la cavidad (conespecífica y heteroespecífica) y/o evitar perjuicios ante eventos climáticos adversos (Monterrubio-Rico & Escalante-Pliego 2006, Politi et al. 2009 y 2010; Berkunsky et al. 2011; Albanesi et al. 2016; Le Roux et al. 2016; Bonaparte & Cockle 2017).

La abundancia de cavidades en bosques maduros llega a un equilibrio cuando la tasa de generación de nuevas cavidades (excavadas, no-excavadas o ensambladas) se iguala a la tasa de pérdida de las mismas (Sedgwick &

Knopf 1992). No obstante, es probable que cada especie de ave tenga requerimientos de anidación particulares en cuanto a las características físicas y ambientales en las cavidades y su entorno. Además, estos requerimientos pueden verse influidos por las interacciones con individuos de una misma especie o con individuos de otras especies que se encuentren nidificando en el área. De este modo, la disponibilidad de cavidades para una determinada especie representaría sólo una fracción de la abundancia de las mismas, y es sólo sobre este subconjunto que las aves pueden hacer un uso de las mismas (Wiens 1984).

Dada su incapacidad para generar cavidades a su gusto, las oportunidades de reproducirse del Halconcito Colorado y el Calancate Cabeza Azul podrían estar limitadas a las características de las cavidades y la disponibilidad de las mismas en el Caldenal pampeano. Más aún si existiera competencia por este recurso entre distintas especies. Los grandes cambios que ha sufrido el Caldenal producto de la intervención humana podrían haber afectado las características ambientales (e.g.: transformación del paisaje hacia bosques y arbustales cerrados), de los árboles (e.g.: grado de madurez), de las cavidades y también su disponibilidad inmediata y futura, tal y como se ha documentado en otras regiones para usuarios secundarios de cavidades (Snyder et al. 1987; Lindenmayer et al. 1990; Andrén 1994; Newton 1994 y 1998; Pattanavibool & Edge 1996; Martin et al. 2004; Wiley et al. 2004; Menéndez & La Rocca 2006; Cockle et al. 2008 y 2011b; Cornelius et al. 2008; Berkunsky et al. 2017a; Van der Hoek et al. 2017; Bonaparte et al. 2020; Ibarra et al. 2020). En este marco, resulta importante conocer las características de los recursos que usan tanto el Halconcito Colorado como el Calancate Cabeza Azul, ya que son dos especies usuarias de cavidades que, por su abundancia, tamaño similar, características sociales (territorial vs. colonial) y rol ecológico, podrían ser especies claves e indicadoras en los bosques de Caldén. Esta información posiblemente permitirá identificar los requerimientos específicos de los sitios donde nidifican y predecir a futuro cuáles podrían ser sus respuestas ante los cambios en el hábitat, así como también identificar características clave para la protección y conservación de estas especies y sus ambientes.

3.2.1 » Objetivos

El objetivo general de este capítulo es brindar información de los sitios de nidificación utilizados por el Halconcito Colorado y el Calancate Cabeza Azul. Los objetivos específicos son: a) Caracterizar los sitios de nidificación usados por ambas especies a diferentes escalas teniendo en cuenta características físicas, ambientales y comportamentales, y b) estimar la abundancia y disponibilidad de cavidades para cada especie y realizar una comparación entre ellas.

3.2.2 » Hipótesis

Se trabajó sobre las siguientes hipótesis:

- a) Las características ambientales del macro y microhábitat afectan el uso de las cavidades (predicción 1: las áreas de vegetación abierta favorecerán la ocupación de las cavidades, dado las características propias de uso de los ambientes de cada especie; predicción 2: dado que el Halconcito Colorado es una especie eminentemente territorial, una menor cantidad de nidos de conespecíficos y situados a mayores distancias favorecerán el uso de cavidades; predicción 3: dado que el Calancate Cabeza Azul es una especie gregaria/colonial, la probabilidad de que una cavidad determinada sea ocupada se incrementará cuanto mayor sea el número de nidos ocupados en un radio de 500 m o cuando la distancia a dichas cavidades sea menor.
- b) La madurez de los árboles de Caldén afectará a la probabilidad de uso de las cavidades que presenten [predicción: las cavidades localizadas en árboles maduros (DAP >10 cm y altura >700 cm) tendrán mayor probabilidad de ser ocupadas].
- c) La ocupación de las cavidades, según el tipo de cavidad y características asociadas, dependerá de la dominancia entre especies (predicción: dado que el Calancate Cabeza Azul es una especie de mayor tamaño y gregaria, es previsible que esta especie ocupe en mayor medida cavidades excavadas y no-excavadas y el Halconcito Colorado quede relegado a otro tipo de cavidades no utilizadas por el Calancate Cabeza Azul).

- d) Las características de las cavidades determinan la disponibilidad de las mismas (predicción: teniendo en cuenta los valores mínimos de áreas de entrada y profundidad de cavidades usadas por cada especie, los porcentajes de potencial disponibilidad serán directamente proporcionales a su abundancia).

3.3 » MATERIALES Y MÉTODOS

3.3.1 » Características de los sitios de nidificación

Se analizaron y describieron variables relacionadas a los sitios de nidificación. Se tuvieron en cuenta cuatro escalas espaciales diferentes de trabajo: macrohábitat, microhábitat, soporte de la cavidad y cavidad.

Macrohábitat

Para cada cavidad se estableció un área de influencia o *buffer* de 500 m de radio centrada en la cavidad. Esta superficie es considerada el tamaño promedio de los territorios para el Halconcito Colorado y, aunque no existe información comparable para el Calancate Cabeza Azul, se utilizó el mismo tamaño de área de influencia con el fin de homogeneizar la metodología (Katzner et al. 2005; Smallwood & Bird 2020).

Los principales componentes de cobertura para cada *buffer* se establecieron a través de un archivo ráster con formato .tif provistos por la Subsecretaría de Ambiente de La Pampa (adaptado de Roberto & Carreño 2018). Las categorías o clases de la composición vegetal (valor del pixel) utilizadas fueron: bosque abierto, bosque cerrado, arbustal abierto, arbustal cerrado, pastizal, laguna o salitral e infraestructura humana. Con la herramienta *Groupstats* del software QGIS se obtuvieron los valores porcentuales de cobertura de cada *buffer* (Fig. 3.1). Para verificar la influencia de otros nidos activos en el uso de cada nido, se utilizó la herramienta matriz de distancia de QGIS en donde se calculó la distancia desde cada nido activo hasta el nido activo conespecífico vecino más cercano en una misma temporada (VMC; Newton 1998; Fig. 3.1). Además, se contó la cantidad de nidos conespecíficos activos dentro del área de influencia en cada temporada (NNB; Fig. 3.1).

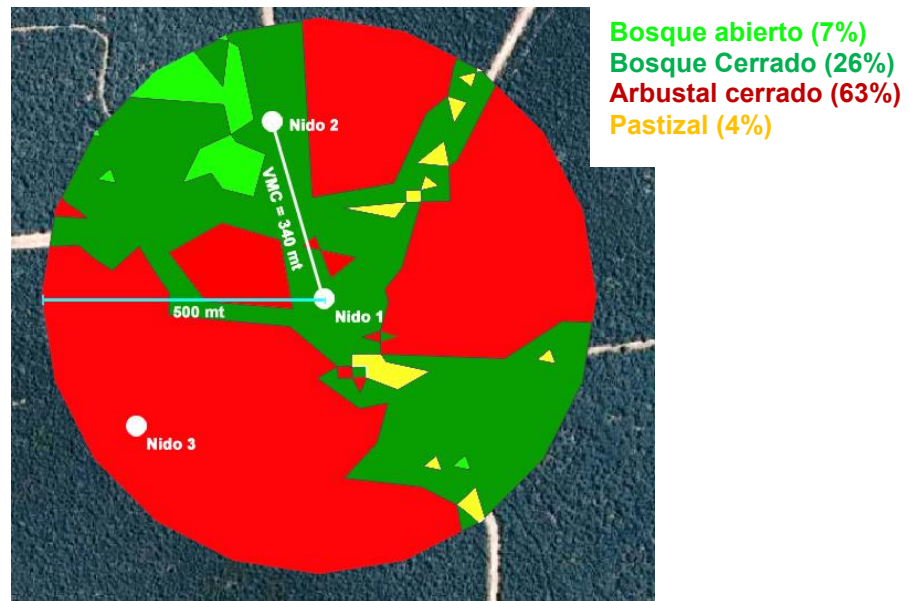


Figura 3.1: Ejemplo de las características del macrohábitat en un área de influencia o *buffer* de 500 m de radio alrededor de cada cavidad en el Parque Luro, La Pampa.

Microhábitat

Se determinó un área de influencia o *buffer* de 25 m alrededor del entorno cercano de cada cavidad utilizada. En estas áreas se determinó visualmente el porcentaje de cobertura total de los estratos altos, medios y bajos (Menéndez & La Rocca 2006; Fig. 3.2).

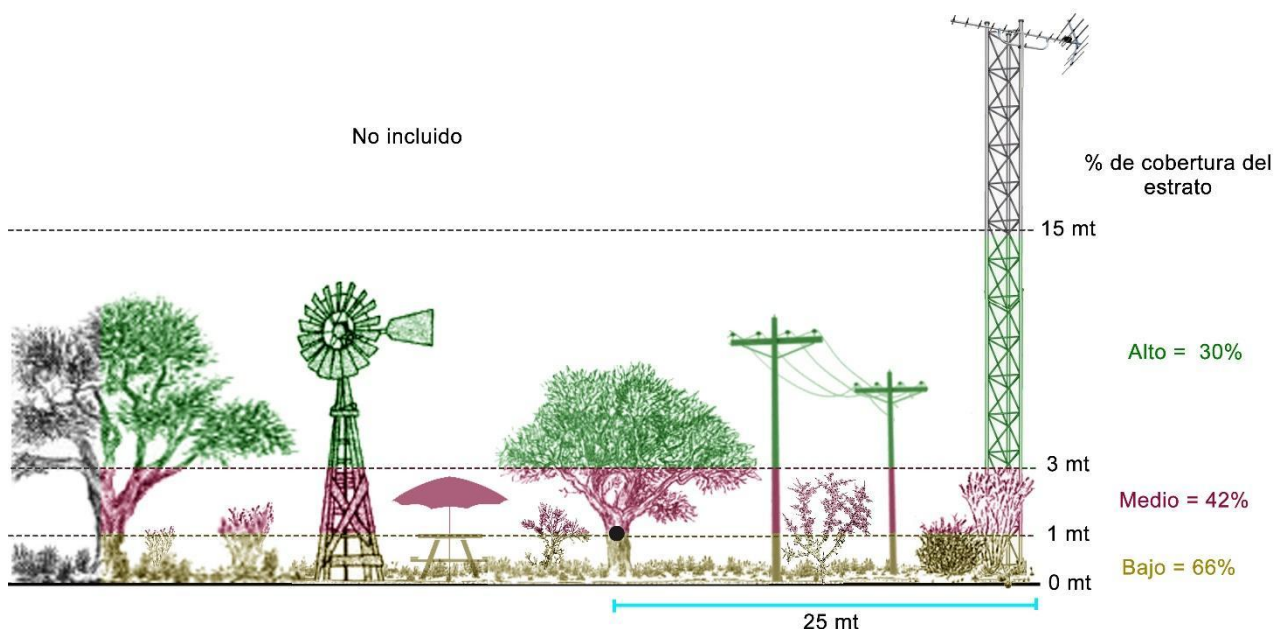


Figura 3.2: Determinación de los porcentajes de cobertura en los tres estratos dentro del área de influencia o *buffer* de 25 m de radio alrededor de cada cavidad.

Soporte de la cavidad

Se clasificó el soporte sobre el cual se encontraba cada cavidad en natural (árboles) o antrópico (estructuras de origen humano). Los soportes antrópicos que poseían cavidades (cajas-nido o cavidades ensambladas por cotorras) fueron clasificados en alguna de las siguientes categorías: tanque de agua, poste, molino de viento, cartel y torre/antena. En todos los sustratos se midió altura total (cm) desde el suelo utilizando un hipsómetro (Blume Leiss 7) y se determinó visualmente la condición física o estructural (según corresponda) en tres categorías: vivo y saludable / bueno (I); vivo y no saludable / regular (II); muerto / malo (III). En el caso de los árboles, se determinó la especie, el diámetro a la altura del pecho (a 130 cm desde el suelo) usando una cinta métrica (DAP; cm), el tipo de copa (tres categorías: dominante, co-dominante o dominado; Daniel et al. 1979) y el largo de la copa (en la dirección de la cavidad).

Cavidad

Se clasificaron las cavidades según su origen en naturales (árboles) o antrópicas (cajas-nido). Se consideraron las categorías: excavada, no-excavada, ensamblada y caja-nido.

Para cada cavidad se estableció el orden de rama donde estaba ubicada (tronco principal o rama secundaria) y se determinó visualmente la condición física o estructural de la rama o soporte donde se encontraba la cavidad (CFoE_c). Además, se midió el diámetro del tronco o estructura (ØToE) en donde estaba ubicada la cavidad y la posición relativa de la cavidad en relación al tamaño de la copa (PosCav) expresado como:

$$\text{PosCav (\%)} = \frac{\text{Distancia CC}}{(\text{Distancia CC} + \text{Distancia CB})} * 100$$

En donde:

CC = Distancia desde la cavidad al centro del árbol

CB = Distancia desde la cavidad al borde de la copa del árbol

A partir del hueco de entrada de la cavidad se midió la altura (cm) desde el suelo hasta el hueco de entrada de la cavidad, la profundidad (cm) de la cavidad (desde el hueco de entrada hasta la cámara de cría), el diámetro menor y mayor del hueco de entrada de la cavidad (esto fue utilizado para

estimar el área del hueco de entrada aproximando a la superficie de un óvalo; cm^2), Además, se determinó la orientación cardinal y la inclinación del hueco de entrada usando una brújula SUUNTO Mc 2.

Fueron excluidas de los análisis aquellas cavidades en las que fue imposible determinar sus características físicas debido a que eran potencialmente peligrosas de inspeccionar, ya sea por la altura o posición en que se encontraban en los árboles o estaban ubicadas sobre estructuras humanas. Se utilizaron cintas métricas para medir las variables continuas.

3.3.4 » Abundancia y disponibilidad de cavidades naturales

Para estimar la abundancia de cavidades naturales, se contabilizaron todas las cavidades naturales detectadas en 12 parcelas de 1 ha cada una, en diferentes lugares de Parque Luro con distinto tipo de fisonomía vegetal dominante (>50%; Fig. 3.3). Estas fisonomías incluyeron bosque abierto (5), bosque cerrado (2), arbustal abierto (2), arbustal cerrado (2) y pastizal (1).

Para estimar la disponibilidad de cavidades para Halconcito Colorado y Calancate Cabeza Azul, se filtraron aquellas cavidades cuyos valores de profundidad y área de hueco de entrada estuvieran dentro del intervalo utilizado por dichas especies (Guerrero Ayuso & Arambiza Segundo 2004). De esta manera, se seleccionaron las cavidades cuyo tamaño podría albergar individuos de estas especies. Para obtener una aproximación al valor promedio de cavidades/ha disponibles para cada especie en Parque Luro, se extrapolaron el número de cavidades/ha disponibles para cada especie de manera general y según la fisonomía vegetal predominante.

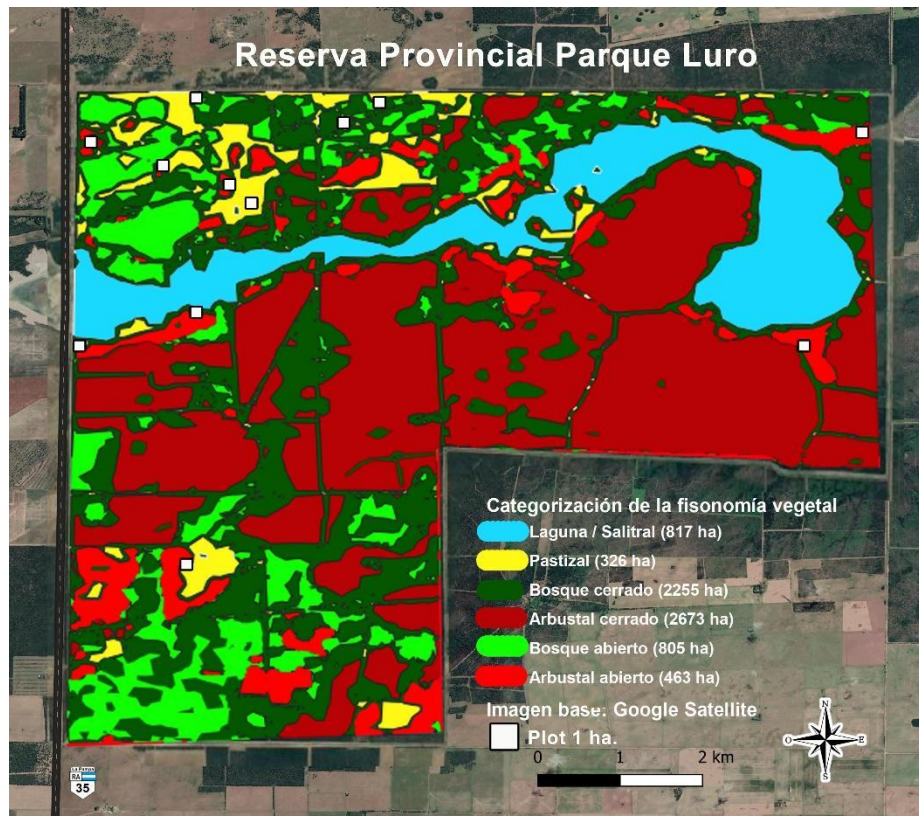


Figura 3.3: Ubicación de las parcelas de 1 hectárea utilizadas para evaluar la disponibilidad de cavidades en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina (Adaptado de Subsecretaría de Ambiente 2018).

3.3.5 » Análisis

Para cada variable se estimó la frecuencia y/o promedio [media $\pm$ error estándar (mínimo – máximo)]. Se verificó la normalidad de las variables utilizando histogramas, Q-Q normales y el test de Shapiro Wilk y se verificó la homocedasticidad con el test de Bartlett. Para determinar la existencia de diferencias significativas en los promedios de cavidades/ha entre las dos especies de estudio se utilizó un test de Wilcoxon Mann Whitney (no paramétrico). Se utilizó un coeficiente de correlación de Pearson para evaluar la relación entre el DAP y la altura de los árboles.

3.4 » RESULTADOS

3.4.1 » Características de los sitios de nidificación

Se encontraron y analizaron los sitios de nidificación para 63 cavidades para el Halconcito Colorado y de 91 cavidades para el Calancate Cabeza Azul

(Fig. 3.4). Varias de estas cavidades fueron utilizadas en más de una oportunidad entre temporadas, ya sea en la/s temporada/s subsiguiente/s o en la primera y tercera temporada.

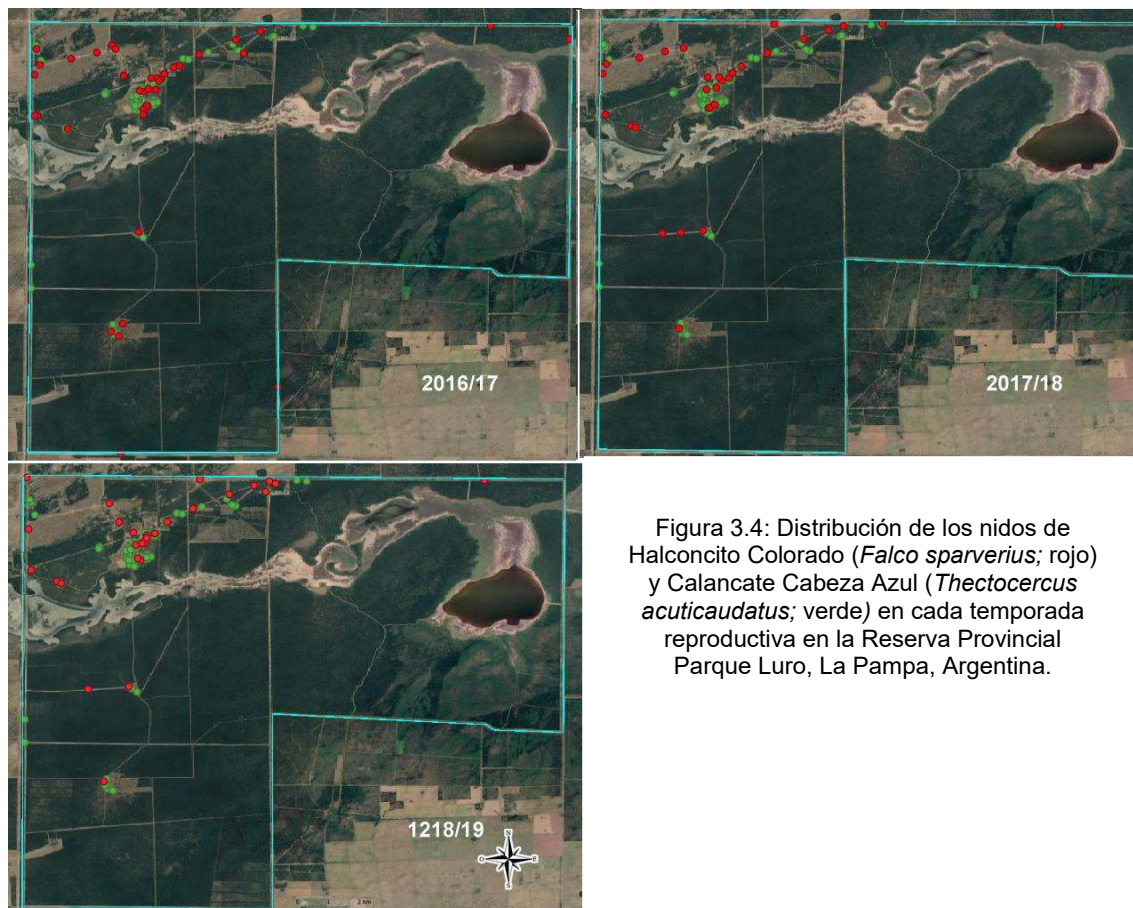


Figura 3.4: Distribución de los nidos de Halconcito Colorado (*Falco sparverius*; rojo) y Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*; verde) en cada temporada reproductiva en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina.

3.4.1.a » Macrohábitat

La composición de la vegetación entorno a las cavidades usadas por el Halconcito Colorado en promedio estuvo dominada por bosque de tipo cerrado y pastizales (Fig. 3.5). No obstante, el porcentaje promedio de áreas abiertas fue mayor al porcentaje promedio de áreas cerradas (55,5% vs 45,5%). Para el Halconcito Colorado, la distancia promedio al nido vecino conespecífico más cercano (VMC) fue de 497 ± 74 m (48 – 3874 m) y el número promedio de nidos de conespecíficos simultáneos (*i.e.*, en una misma temporada) en el área buffer de 500 m de radio fue de $4 \pm 0,3$ nidos (1-12; Fig. 3.6). Para el Calancate Cabeza Azul, los porcentajes de cobertura estuvieron dominados por pastizal y bosque cerrado (Fig. 3.5). Sin embargo, el porcentaje promedio de áreas abiertas fue mayor al porcentaje promedio de áreas cerradas (63,8% vs

36,2%). En el Calancate Cabeza Azul, la distancia promedio al nido vecino conespecífico más cercano fue 96 ± 19 m (8-2082 m) y el número promedio de nidos de conespecíficos simultáneos en el área buffer fue de 20 ± 1 nidos (1-47; Fig. 3.6).

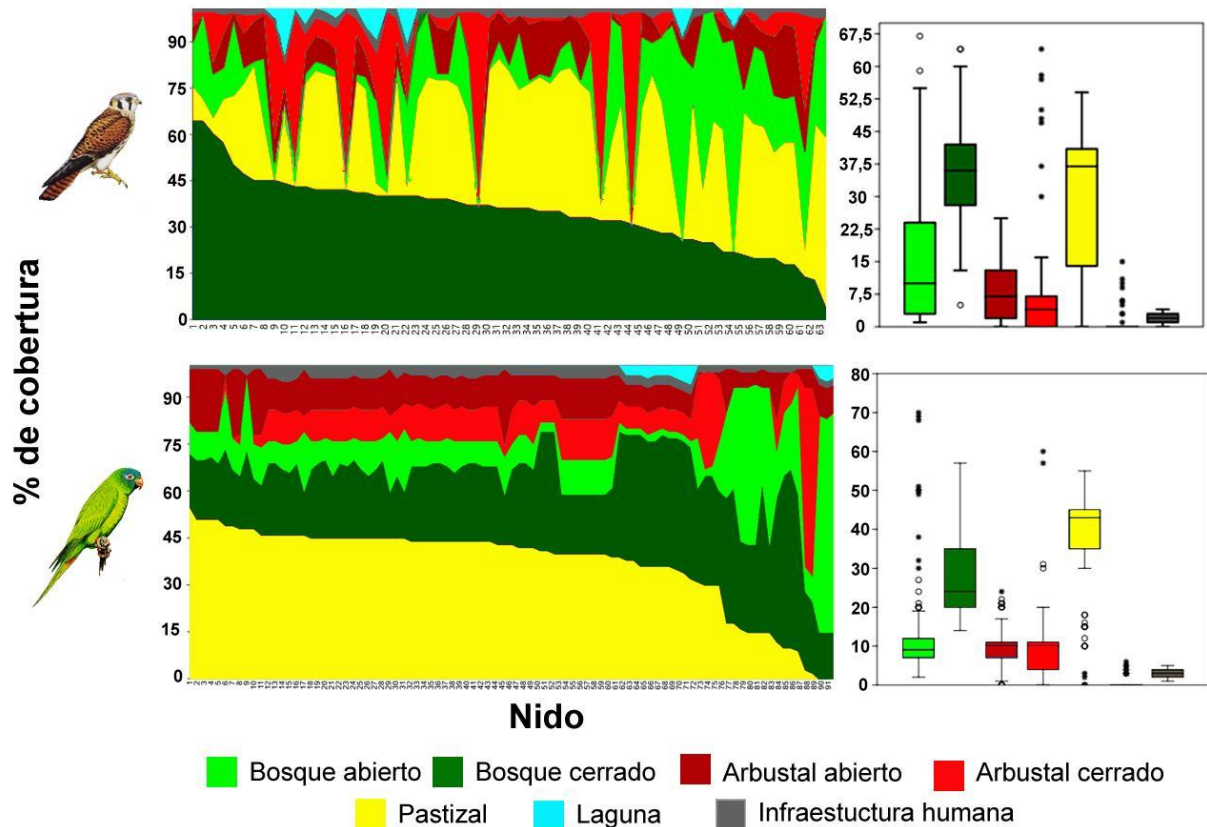


Figura 3.5: Porcentajes de cobertura para las áreas *buffer* entorno a los nidos usados (izquierda) y boxplot resumen (derecha) de Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina.

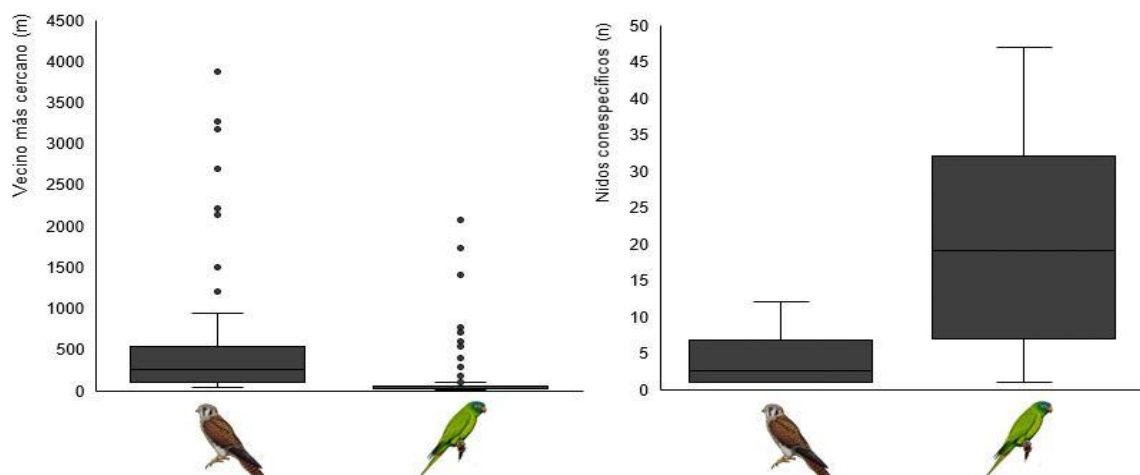


Figura 3.6: Número de nidos de la misma especie (NNB) dentro del área *buffer* de 500 m y distancias en metros al vecino más cercano (VMC) para el Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y el Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina.

3.4.1.b » Microhábitat

La composición de cada estrato analizado mostró entre 3 y 5 tipos de coberturas diferentes: 1) árboles, 2) arbustos y renovales, 3) herbáceas y gramíneas, 4) infraestructura de origen humano y 5) zonas sin vegetación, sin estructuras humanas o suelo desnudo. En la mayoría de los casos, la cobertura adyacente a la cavidad (*buffer* = 25 m) en los estratos superiores estuvo libre de vegetación, mientras que en el estrato bajo estuvo dominada por pastizal, con porcentajes menores de cobertura de suelo desnudo, arbustos, árboles y estructuras humanas (Fig. 3.7).

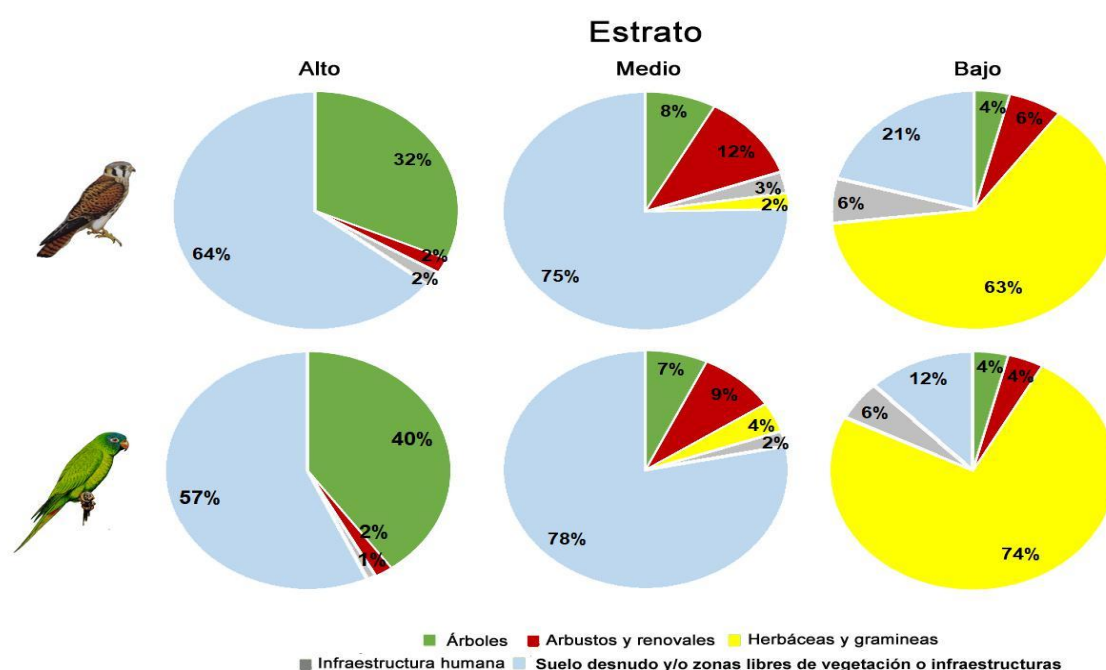


Figura 3.7: Cobertura promedio en cada estrato del microhábitat en torno a los nidos de Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y el Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina.

3.4.1.c » Soporte de la cavidad

Tres cuartos (74%) de los soportes donde se encontraron las cavidades usadas por el Halconcito Colorado fueron de origen natural. En el Calancate Cabeza Azul todos los soportes fueron naturales (Fig. 3.8).

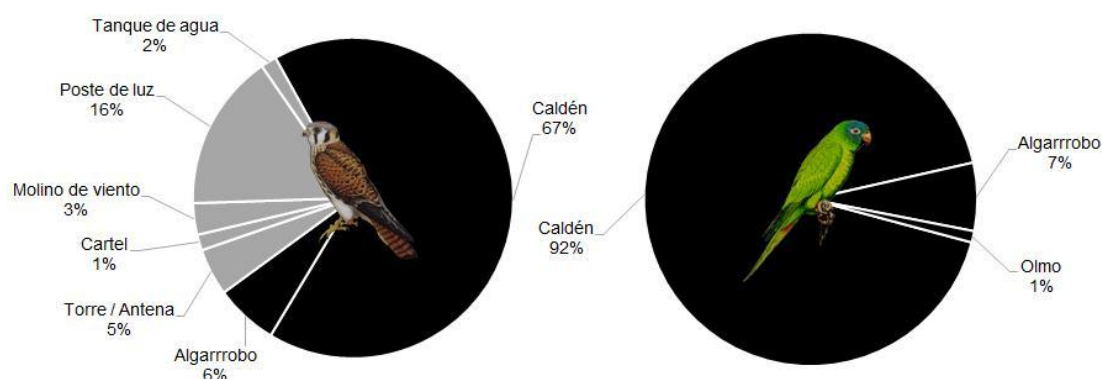


Figura 3.8: Soportes sobre los cuales se encontraban las cavidades usadas por el Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y el Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina. En color negro sustratos naturales y en gris sustratos antrópicos

Dentro de los soportes naturales (incluidas 8 cajas-nido usadas que estaban colocadas sobre árboles), los árboles de Caldén con una copa dominante y vivos fueron el soporte y la especie más usada en ambos casos (Tabla 3.1). Casi todos estos ejemplares resultaron ser maduros (DAP >10 cm y altura >700 cm; Tabla 3.2; Fig. 3.9). Para ambas especies el DAP y altura de los árboles estuvieron positivamente correlacionadas [(Halconcito Colorado: coef. de correlación de Pearson: $r = 0,46$; $p < 0,01$); (Calancate Cabeza Azul: coef. de correlación de Pearson: $r = 0,26$; $p = 0,01$)].

Tabla 3.1: Características de los árboles utilizados para nidificar por el Halconcito Colorado y el Calancate Cabeza Azul en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina.

		Halconcito Colorado*	Calancate Cabeza Azul
Especie	Caldén	91% (42)	92% (84)
	Algarrobo	9% (4)	7% (6)
	Olmo	-	1% (1)
Condición física (CFoEs)	Vivo y saludable	52% (24)	36% (33)
	Vivo y no saludable	44% (20)	60% (55)
	Muerto	4% (2)	4% (3)
Tipo de copa	Dominante	87% (40)	70% (65)
	Co-dominante	13% (6)	19% (15)
	Dominado	-	11% (11)
Largo de la copa (cm)		1333 ± 63,1 (470 – 2316)	1179,7 ± 43,9 (0 -2480)
DAP (cm)		86,8 ± 4,7 (31,5-162,3; 46)	81,9 ± 3,6 (15,5-168,7; 91)
Altura (cm)		1099,1 ± 36,1 (750-1900; 46)	960,3 ± 19,4 (450-1440; 91)

*Los valores totales difieren debido a los soportes antrópicos utilizados

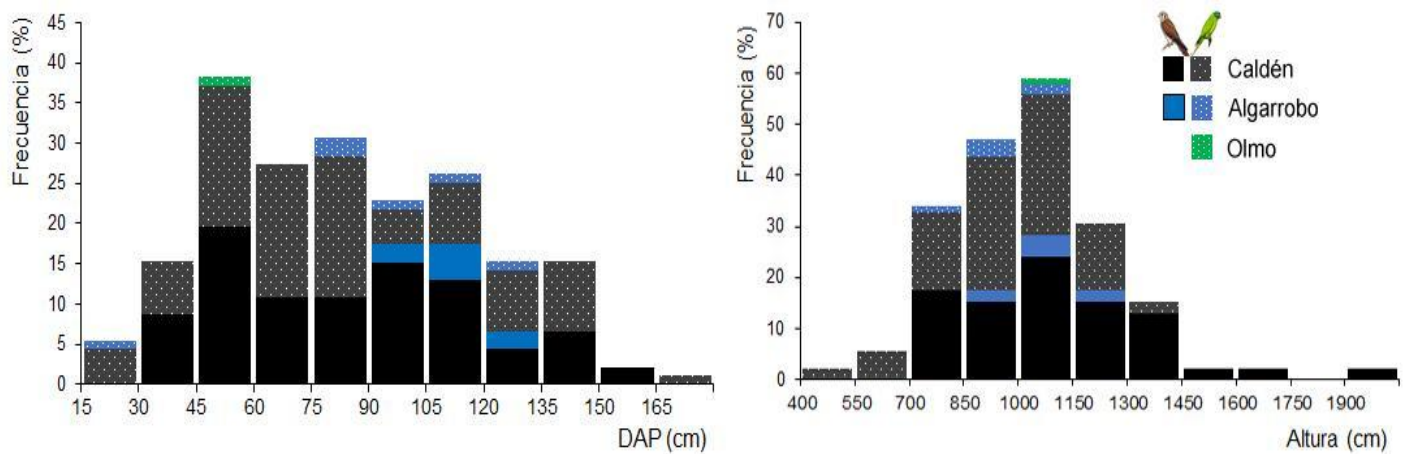


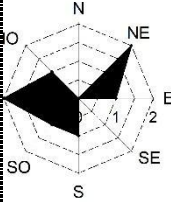
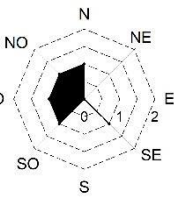
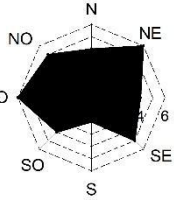
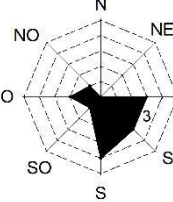
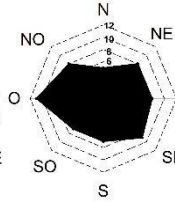
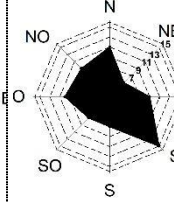
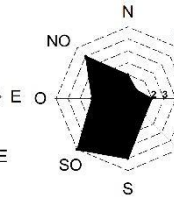
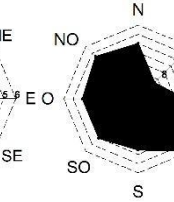
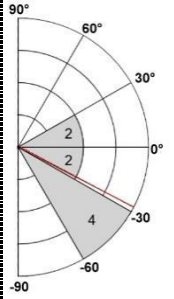
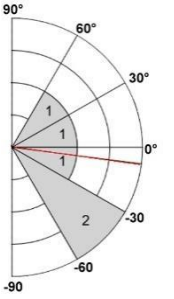
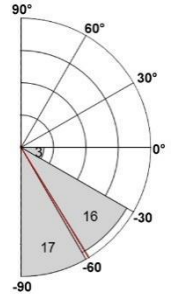
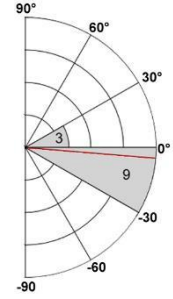
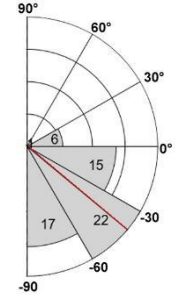
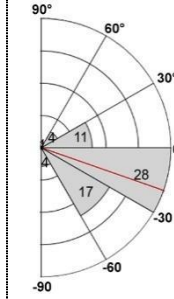
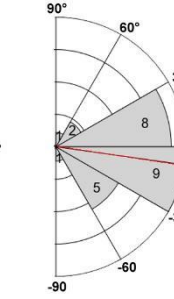
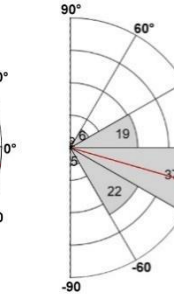
Figura 3.9: Tamaño de los árboles nido según la especie, expresados como diámetro a la altura del pecho (DAP) (izquierda) y altura (derecha) utilizados para nidificar por el Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y el Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina.

Todos los soportes antrópicos que utilizó el Halconcito Colorado se encontraron en buenas condiciones y en funcionamiento, a excepción de un molino de viento que estaba parcialmente destruido (*i.e.*, condición regular). La altura de los los soportes antrópicos varió según el tipo [antena / radio: 2167 ± 441 cm (1500-3000; 3); cartel 330 cm (1); molino de viento 1000 ± 200 cm (800-1200; 2); poste de luz 640 ± 31 cm (550-800; 10); tanque de agua 750 cm (1)].

3.4.1.d » Cavidad

El Halconcito Colorado usó cavidades naturales y cajas nido, mientras que el Calancate Cabeza Azul sólo usó cavidades naturales (Tabla 3.2). En una oportunidad, el Calancate Cabeza Azul utilizó una cavidad no-excavada (temporada 2016/17) que se encontraba en el mismo árbol que poseía una caja-nido, la cual no mostró indicios de ser usada. Las características de las cavidades utilizadas por ambas especies están resumidas en la Tabla 3.2.

Tabla 3.2: Características de las cavidades utilizadas por el Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina. Para variables continuas se expresan: Media $\pm$ E.E (Mín – Máx).

		Halconcito colorado					Calancate Cabeza Azul		
Tipo de cavidad		Excavada	No-excavada	Ensamblada	Caja-nido	Total	Excavada	No-excavada	Total
Usadas		8	5	36	14	63	65	26	91
Orientación cardinal									
Orden de rama	Tronco principal	13% (1)	-	3% (1)	-	3% (2)	11% (7)	15% (4)	12% (11)
	Rama secundaria	84% (7)	100% (5)	72% (26)	57% (8)	73% (46)	89% (58)	85% (22)	88% (80)
	En sustratos antrópicos	-	-	25% (9)	43% (6)	24% (15)	-	-	-
Condición física o estructural de la rama o sustrato	Vivo y saludable	63% (5)	15% (1)	97% (35)	93% (13)	86% (54)	52% (34)	65% (17)	56% (51)
	Vivo y no saludable	-	60% (3)	3% (1)	-	6% (4)	28% (18)	19% (5)	25% (23)
	Muerto	37% (3)	15% (1)	-	7% (1)	8% (5)	20% (13)	16% (4)	19% (17)
Altura (cm)		398 $\pm$ 50,5 (200 – 606)	410,6 $\pm$ 65,6 (275 – 630)	805,9 $\pm$ 44,1 (400 – 1586)	379,9 $\pm$ 10,2 (300 – 420)	628,1 $\pm$ 37 (200 – 1586)	339 $\pm$ 15,3 (153 – 715)	330,9 $\pm$ 29,3 (125 – 751)	336,7 $\pm$ 14 (125 – 751)
Profundidad (cm)		69,3 $\pm$ 17,5 (23 – 180)	65 $\pm$ 7,3 (46 – 87)	35,3 $\pm$ 1,6 (20 – 60)	22,5	39,1 $\pm$ 3,1 (20 – 180)	49 $\pm$ 2,4 (21 – 129)	61,1 $\pm$ 5,2 (15 – 134)	52,5 $\pm$ 2,3 (15 – 134)
Inclinación (°) (Línea roja indica valor medio)									
Área de entrada (cm ²)		59,4 $\pm$ 6,9 (41 – 103,6)	71,1 $\pm$ 14,2 (37,7 – 117,8)	51 $\pm$ 2,4 (28,3 – 102,1)	44,2	52,2 $\pm$ 2,1 (28,3 – 117,8)	44,2 $\pm$ 1,3 (28,3 – 82,4)	69 $\pm$ 8,1 (27,5 – 226,1)	51,3 $\pm$ 2,7 (27,5 – 226,1)
Diámetro del tronco o estructura en la ubicación de la cavidad		31,8 $\pm$ 3,9 (13 – 50)	41,7 $\pm$ 9,1 (22 – 75)	7,4 $\pm$ 1,1 (3 – 25,4)	36,9 $\pm$ 2,9 (29 – 52)	20 $\pm$ 2,5 (3 – 75)	33,4 $\pm$ 1,7 (14 – 104)	52,2 $\pm$ 3,7 (22 – 90)	38,8 $\pm$ 1,8 (14 – 104)
Posición de la cavidad en relación a la copa (%) (PosCav)		27,4 $\pm$ 8,9 (5 – 80)	16,8 $\pm$ 1,8 (11 – 21)	58,8 $\pm$ 4,7 (2 – 100)	11,3 $\pm$ 3 (3 – 30)	42 $\pm$ 4,2 (2 – 100)	22,6 $\pm$ 2 (2 – 100)	18,2 $\pm$ 2 (5 – 41)	21,4 $\pm$ 1,6 (2 – 100)

3.4.2 » Abundancia y disponibilidad de cavidades naturales

Se encontraron 248 cavidades en las 12 parcelas analizadas. La mayoría (234) estuvieron localizadas en árboles (53 excavadas; 181 no excavadas) resultando en una densidad de $19,5 \pm 4,7$ cavidades/ha (6 – 67). Las 14 cavidades restantes fueron cavidades ensambladas, mostrando una densidad de $1,2 \pm 0,2$ cavidades ensambladas/ha (0 – 4).

Considerando el tipo de cavidad y los mínimos y máximos utilizados por cada especie en términos de profundidad de la cavidad y área del hueco de entrada, mediante una aproximación, se estableció que para la Reserva Provincial Parque Luro el 14,5% el del total de cavidades encontradas estarían disponibles para el Halconcito Colorado y el 45,7% disponibles para el Calancate Cabeza Azul (Tabla 3.2 y 3.3; Fig. 3.10). Existieron diferencias significativas en cuanto a la disponibilidad de cavidades para cada especie, siendo más las disponibles (cavidades/ha) para el Calancate Cabeza Azul ($W = 16$; $p < 0,01$; Tabla 3.3).

Tabla 3.3: Abundancia y disponibilidad de cavidades en función de su profundidad y área de entrada para el Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y el Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina. Los valores de indican como: Media $\pm$ E.E. (Mín – Máx; n).

Cavidades		Excavada	No-excavada	Ensamblada
Abundancia	Profundidad (cm)	$45,5 \pm 8,8$ (5,8 - 300; 53)	$32,8 \pm 2,4$ (4,4 - 400; 181)	$32,9 \pm 2,6$ (20 – 50; 14)
	Área de entrada (cm ²)	$31,7 \pm 2,2$ (12,6 - 75,4; 53)	$86,5 \pm 6,4$ (6,3 - 873,7; 181)	$58,1 \pm 3,6$ (44 – 84,8; 14)
Disponibilidad	Halconcito Colorado	$0,8 \pm 0,3$ (0 – 4; 9)	$1,1 \pm 0,2$ (0 – 4; 13)	$1,2 \pm 0,2$ (0 – 4; 14)
	Cav/ha*	[17%]	[7,1%]	[100%]
	Calancate Cab. Azul	$2,2 \pm 1,0$ (0-17; 26)	$6,8 \pm 0,8$ (2 – 15; 81)	-
	[% disponible]	[49%]	[44,8%]	

*Considerando valores mínimos de área de entrada y profundidad.

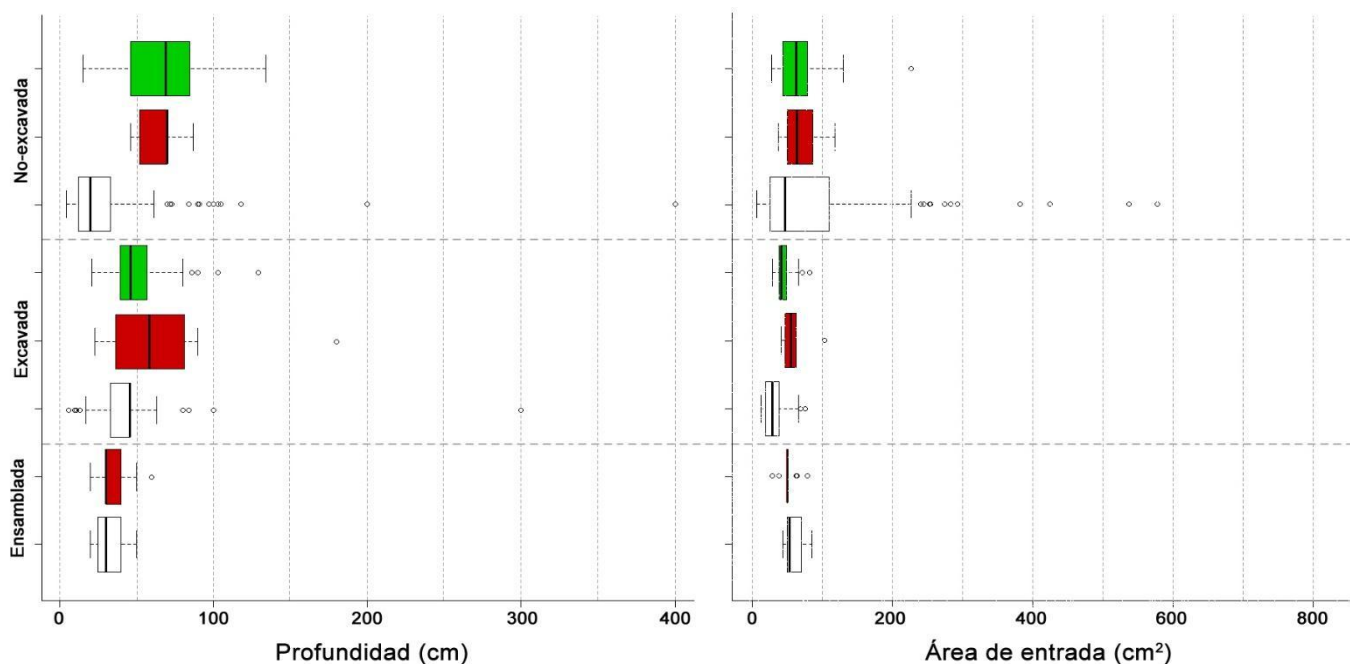


Figura 3.10: Boxplots de la profundidad y el área de entrada de los distintos tipos de cavidades naturales disponibles y usados en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina. Boxplots blancos detallan cavidades disponibles, boxplots rojos pertenecen a cavidades usadas por Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y los boxplots verdes a cavidades usadas por el Calancate Cabeza Azul (*Tectocercus acuticaudatus*).

De acuerdo al tipo de fisonomía vegetal dominante, la mayor cantidad de cavidades disponibles para ambas especies se encontrarían en las zonas de bosques abiertos (Tabla 3.4). Sin embargo, no se comparó entre las dos especies de aves debido a que las parcelas no estaban equitativamente representadas en los tipos vegetales.

Tabla 3.4: densidad de cavidades disponibles por hectárea según el tipo (excavada, no-excavada y/o ensamblada) en función de la fisonomía vegetal dominante (>50%) para el Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y el Calancate Cabeza Azul (*Tectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina. Los valores se presentan como Media $\pm$ E.E. (Mín – Máx).

Cav / ha.	Tipo de cavidad	Bosque abierto	Bosque cerrado	Arbustal abierto	Arbustal cerrado	Pastizal
Halconcito colorado	Excavada	1,8 $\pm$ 0,9 (0-4)	0	0	0	0
	No-excavada	1,6 $\pm$ 0,7 (0-4)	0	0,5 $\pm$ 0,5 (0-1)	1,5 $\pm$ 0,5 (1-2)	1 $\pm$ 0
	Ensamblada	2,2 $\pm$ 0,6 (1-4)	1 $\pm$ 0 (1-1)	0	0	1 $\pm$ 0
	Total	5,6 $\pm$ 2 (1-11)	1 $\pm$ 0 (1-1)	0,5 $\pm$ 0,5 (0-1)	1,5 $\pm$ 0,5 (1-2)	2 $\pm$ 0
Calancate Cab. Azul	Excavada	4,8 $\pm$ 3,2 (0-17)	0	0,5 $\pm$ 0,5 (0-1)	1 $\pm$ 0,5 (0-1)	0
	No-excavada	9 $\pm$ 1,7 (6-15)	2,5 $\pm$ 0,5 (2-3)	2,5 $\pm$ 0,5 (2-3)	9,5 $\pm$ 1,5 (8-11)	7 $\pm$ 0
	Total	13,8 $\pm$ 4,8 (6-32)	2,5 $\pm$ 0,5 (2-3)	3 $\pm$ 1 (2-4)	10 $\pm$ 1 (9-11)	7 $\pm$ 0

3.5 » *Discusión*

Los resultados de este capítulo describen las características de los sitios de nidificación usados por el Halconcito Colorado y el Calancate Cabeza Azul en el bosque de Caldén en el centro de Argentina. A su vez, este estudio es una de las recopilaciones más extensas que se han hecho para ambas especies, teniendo en cuenta los nidos que naturalmente utilizan y los que estarían disponibles.

El Halconcito Colorado y el Calancate Cabeza Azul usaron en general nidos ubicados en áreas abiertas o semiabiertas. Independientemente de la forma de la vegetación dominante, los territorios de reproducción se caracterizaron por poseer parches de diferente tamaño con vegetación baja (pastizales) y con vegetación leñosa de mayor altura distribuida en forma similar o incluso en menor medida (bosques abiertos y/o cerrados). Estos resultados concuerdan con las descripciones previas para estas especies en otras zonas estudiadas (Bortolotti 1994; Rohrbaug & Yahner 1997; Collar et al. 2020; Smallwood & Bird 2020). Aunque en algunos sitios se observó un porcentaje elevado de bosque cerrado, éste no necesariamente puede ser un requerimiento de los sitios de anidación de las especies, sino más bien un reflejo de los ambientes más abundantes de la reserva debido a los manejos previos que se dieron en la misma. Es probable que, debido a la metodología empleada (*buffers* circulares de 500 m; Katzner et al. 2005; Smallwood & Bird 2020) y a la historia del área de muestreo (específicamente en lo relacionado a la cría de bovinos hasta la década de 1980 en la reserva, la cual favorece la generación de coberturas cerradas; González-Roglich et al. 2012b; Duval 2017) se haya observado un sesgo en el tipo de cobertura, el cual no tiene una influencia directa sobre el desempeño en la utilización del espacio en las especies (Smallwood & Bird 2020). En este sentido, el Halconcito Colorado y el Calancate Cabeza Azul utilizaron en mayor medida ciertas zonas de la reserva caracterizadas por ser más abiertas, lo cual resaltaría la importancia de mantener zonas de pastizales con árboles grandes y distantes para favorecer la anidación de estas especies.

El patrón de distribución de los nidos (VMC y NNB) coincide con lo reportado para ambas especies y se fundamenta básicamente en los tipos de comportamiento en cuanto al territorio en ambas especies (De Lucca & Saggese 1993; Guerrero Ayuso & Arambiza Segundo 2004). Por ende, se puede asumir y ratificar que los hábitos en función de los sitios de nidificación que usan estas especies son de tipo solitario/territorial para el Halconcito Colorado y de tipo colonial/gregario para el Calancate Cabeza Azul y se añade más información cuantificada en relación a estos parámetros (Collar et al. 2020; Smallwood & Bird 2020).

El microhábitat (*buffer* de 25 m) en torno a los nidos de las dos especies estuvo caracterizado por lugares abiertos en los estratos superiores con una elevada cantidad de herbáceas y gramíneas en el estrato inferior. Estos resultados coinciden con los que han sido reportados en cuanto a la preferencias de uso de los hábitats cercanos al nido para ambas especies (Collar et al. 2020; Smallwood & Bird 2020). Para el Halconcito Colorado estas características del entorno cercano se podrían relacionar con sus hábitos y preferencias alimenticias, ella que suele consumir mayoritariamente artrópodos y pequeños vertebrados capturados en el suelo (Liébana et al. 2013) o incluso hasta podría relacionarse con cuestiones ligadas a una mayor detección de depredadores en áreas abiertas. Para el Calancate Cabeza Azul es posible que exista una relación con la disponibilidad de recursos alimenticios durante el periodo de nidificación. Los árboles maduros en el Caldenal poseen una mayor oferta de frutos y semillas y suelen estar ubicados en zonas abiertas (Ocampo & Orquin 1990; Menéndez & La Rocca 2006). El periodo reproductivo del Calancate Cabeza Azul coincide con la floración y fructificación del Caldén (*Prosopis caldenia*) que es uno de los principales géneros alimenticios que consume (de la Peña & Salvador 2010; López *obs. pers.*). De esta manera, es probable que el Calancate Cabeza Azul use cavidades en torno a lugares con una elevada oferta de recursos alimenticios. No obstante, más estudios son necesarios para obtener mejores conclusiones respecto a esta relación (Blanco et al. 2015).

Los árboles de Caldén fueron el soporte natural más utilizado en donde nidificaron ambas especies. Sin embargo, debido al alto grado de

monoespecificidad que posee el bosque de caldén, resulta normal que utilicen este tipo de soporte (Cano et al. 1980; Menéndez & La Rocca 2006; González-Roglich et al. 2012a; Roberto & Carreño 2018). En el caso del Halconcito Colorado se observó que cuando utilizó soportes de origen antrópico, éstos siempre estuvieron relacionados a las cajas-nidos (cavidades artificiales) y a las cavidades ensambladas por cotorras (cavidades naturales). La colocación de las cajas-nido en estructuras antrópicas se relaciona con su probabilidad de uso en el diseño metodológico en donde se intenta maximizar su selección por parte de los Halconcito Colorado (Varland & Loughin 1993; Katzner et al. 2005; Mänd et al. 2005; Lambrechts et al. 2010; Liébana et al. 2013). Por otro lado, el uso que hacen las Cotorras de estructuras antrópicas para colocar sus nidos (algo que ha permitido a esta especie expandirse a zonas de las que antes estaba ausente) puede reforzar la relación del Halconcito Colorado con algunas estructuras antrópicas como molinos, tanques de agua o antenas. (Rodríguez-Pastor et al. 2012; Bucher & Aramburú 2014). En este sentido, la intervención del hombre a través de la introducción de estructuras antrópicas puede afectar y modificar la ocupación espacial y las tasas de uso de los nidos tanto directamente (cajas-nido) como indirectamente (facilitando la instalación de nidos de Cotorras) en el caso del Halconcito Colorado.

Ambas especies usaron mayoritariamente árboles maduros como ocurre en otras regiones (DAP >10 cm y altura >700 cm; Menéndez & La Rocca 2006), con copa dominante y vivos, independientemente de si estaban o no físicamente saludables (Balgooyen 1976; Hoffman & Callopy 1987; Rohrbaug & Yahner 1997; Guerrero Ayuso & Arambiza Segundo 2004; Aitken & Martin 2007; Smallwood & Bird 2020; Di Sallo & Cockle 2021). Algo similar ocurre con excavadores de cavidades como el Carpintero Real y el Carpintero Campestre en otros bosques secos (e.g.; Talares; Jauregui et al. 2021a). Estas características arbóreas indican la necesidad de conservar ejemplares maduros, en este caso de Caldén, así como de fragmentos de bosques maduros donde se encuentren árboles con estas condiciones, lo cual aumentaría la posibilidad de que especies como el Halconcito Colorado y el Calancate Cabeza Azul puedan hacer uso de éstos. Asimismo, la mayoría de los árboles que presentaron las características previamente mencionadas se

localizan en sectores de la reserva que no han sufrido incendios de tipo caliente en las últimas décadas, (es decir, de gran intensidad y severidad; Cano et al. 1980; Sarasola et al. 2005; Duval et al. 2012; González-Roglich et al. 2012a). Estos incendios suelen destruir a los ejemplares maduros, siendo éstos quienes tienen una mayor probabilidad de albergar cavidades (Newton 1994).

El Halconcito Colorado utilizó cuatro tipos de cavidades diferentes en Parque Luro: excavadas, no-excavadas, ensambladas y cajas-nido. El Calancate Cabeza Azul usó cavidades excavadas y no-excavadas. Si bien para ambas especies se conocían los tipos de cavidades que pueden utilizar, resultó muy llamativa la alta tasa de uso de cavidades ensambladas por parte del Halconcito Colorado, fundamentalmente las construidas por Cotorra (Liébana et al. 2013, de la Peña 2013; Salvador 2014). A pesar de que existen algunos estudios previos que señalaban el uso de nidos de Cotorra por parte del Halconcito Colorado, este estudio es el primero en cuantificar dicho uso (De Lucca 1992; Tracey & Miller 2018; Briceño et al. 2019). En ese sentido, el elevado porcentaje de nidos de Cotorra utilizados en comparación con los otros tipos de cavidades indican que la relación entre estas dos especies es mucho más importante de lo pensado previamente. La potencial dependencia del Halconcito Colorado por nidos de Cotorra podría relacionarse con la expansión y colonización de nuevas áreas por las Cotorras (Muñoz & Real 2006; Bucher & Aramburú 2014; Diamond 2017; Grande et al. 2018; Tracey & Miller 2018; Briceño et al. 2019). Desde la llegada de los europeos hasta la actualidad, se han producido grandes alteraciones en los ambientes naturales. Los cambios de uso del suelo, la expansión agrícola-ganadera, la introducción de los Eucaliptos (*Eucalyptus sp.*) y otras especies de árboles exóticos, la creación de líneas telegráficas y redes ferroviarias, entre otros, han favorecido la expansión de la Cotorra (Viglizzo & Jobbágy 2010; Bucher & Aramburú 2014). En consecuencia, es evidente que en algunos lugares en donde el Halconcito Colorado era considerado más escaso y dependía más de las cavidades excavadas y no-excavadas en árboles, las densidades de esta especie deben haber aumentado (Pereyra 1937; Orozco-Valor 2019; Smallwood & Bird 2020; López et al. *in prep*). Algo similar a lo ocurrido en Norteamérica, donde la disponibilidad y tipo de cavidad es un factor limitante para el Halconcito

Colorado y donde luego de que se colocaran cajas-nidos las poblaciones de esta rapaz empezaron a incrementarse (Smallwood et al. 2009a; McClure et al. 2017; Shave & Lindell 2017).

Características de las cavidades usadas en ambas especies como el tamaño del hueco de entrada, la altura, la profundidad, la presencia de ramas vivas y la orientación cardinal son similares a las reportadas para otras áreas (Brauning 1983; De Lucca 1992; Viana & Zocche 2016; Collar et al. 2020; Smallwood & Bird 2020; Di Sallo & Cockle 2021). No obstante, al igual que en los sustratos naturales, es importante destacar la necesidad de conservar árboles completamente vivos, ya que las ramas donde estaban ubicadas las cavidades eran mayoritariamente vivas y saludables (Martin et al. 2004; Cockle et al. 2011b).

Sorprendentemente el Calancate Cabeza Azul utilizó más cavidades excavadas que no-excavadas. Esta observación difiere de la de muchos usuarios secundarios de cavidades (Cornelius et al. 2008). Incluso, para los encontrados en la región Chaqueña, en donde para el Calancate Cabeza Azul sólo el 5% de las cavidades usadas eran de origen excavadas (Di Sallo & Cockle 2021). Se ha propuesto que los porcentajes de cavidades que utilizan las especies guardan una estrecha relación con el tipo (%) de cavidad disponible (Lõmus & Remm 2005). Sin embargo, esta presumible preferencia de los Calancate Cabeza Azul por las cavidades excavadas también se ha visto reflejado en otras especies usuarias de cavidades, donde las especies de mayor tamaño usan un mayor porcentaje de cavidades excavadas respecto de las especies de menor tamaño (Aitken & Martin 2007). En este sentido, se resalta la importancia que tienen los carpinteros como agentes en la creación de cavidades, algo ya observado en otros ambientes, que podría estar ocurriendo también en el bosque de Caldén (Jones et al. 1994; Martin et al. 2004; Drever et al. 2008; Politi 2009; Robles & Martin 2014; Pakkalaa 2018; Bonaparte et al. 2020; Jauregui et al. 2021b).

A pesar de que la abundancia de cavidades fue relativamente alta en términos generales, la disponibilidad de las mismas para que éstas puedan ser usadas por el Halconcito Colorado y el Calancate Cabeza Azul sería menor a la mitad. Incluso para la rapaz, se pudo observar que, a excepción de las

cavidades ensambladas que aparentemente estarían todas disponibles, sólo una pequeña fracción de cavidades en árboles estaría disponible. Sin embargo, cabe destacar que este análisis es una aproximación, teniendo sólo en cuenta medidas mínimas que hacen posible el albergue de los individuos dentro de las cavidades (profundidad y área de entrada) o extrapolaciones muy básicas entre los tipos de ambientes. Es esperable que otros factores o características no contemplados a otras escalas (e.g.: microhábitat) o comportamentales (e.g.: competencia conespecífica o heteroespecífica) podrían influir en la determinación de cavidades aptas (Wiens 1984). En el futuro deberían realizarse asociaciones con otras características, ya que ambas especies pueden ser indicadores del bosque de Caldén, y si la disponibilidad de cavidades llegase a ser un recurso limitante, se podría traducir en desequilibrios con un mayor grado de relevancia.

En conclusión, debido a las grandes transformaciones que experimentó este ecosistema durante el último siglo y de continuar en el mismo sentido, es esperable que algunas especies dependiente de las cavidades en el Caldenal se vean seriamente comprometidas (Menéndez & La Rocca 2006; Viglizzo & Jobbágy 2010; González-Roglich et al. 2012a; Roberto & Carreño 2018). Algo similar a lo ocurrido con el Búho Chaqueño (*Strix chacoensis*), el cual es un usuario de cavidades que solía estar presente en el bosque de Caldén (Pereyra 1937). Sin embargo, hoy en día no existen registros de esta especie para los bosques en todo el territorio pampeano, probablemente debido a la retracción de los ambientes que utilizaba, entre otros factores (eBird 2021; EcoRegistros 2021; López et al. *in prep*). Es esperable que los resultados obtenidos en este capítulo sobre las características de los sitios de anidación utilizados por el Halconcito Colorado y el Calancate Cabeza Azul sirvan para el desarrollo de acciones de manejo integrales, que ayuden a prevenir declives de poblaciones e incluso la pérdida de otras especies.

CAPÍTULO 4

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA



4.1 » RESUMEN

La reproducción es el proceso más importante en la vida de cualquier especie, dado que permite la persistencia de sus poblaciones. En este capítulo se describen algunos de los parámetros más característicos que hacen a la biología reproductiva del Halconcito Colorado y el Calancate Cabeza Azul en el Caldenal pampeano. Se monitorearon durante tres temporadas reproductivas consecutivas (2016/17, 2017/18 y 2018/19) 100 intentos reproductivos de Halconcito Colorado en 63 cavidades y 204 intentos de Calancate Cabeza Azul en 91 cavidades. En el 8% (Halconcito Colorado) y 26% (Calancate Cabeza Azul) de los intentos reproductivos participaron más de dos adultos en la reproducción. El Halconcito Colorado se reprodujo desde fines de septiembre a mediados de enero y el Calancate Cabeza Azul desde mediados de octubre a mediados de marzo. Ambas especies mostraron asincronía, tanto para la eclosión como para el abandono del nido. Respectivamente, para la rapaz y el psitácido, el tamaño de puesta fue de $3,1 \pm 0,1$ huevos (1-5) y $3,3 \pm 0,1$ huevos (1-9) y el número de volantones fue de $2,3 \pm 0,2$ (1-5) y de $2,5 \pm 0,1$ (1-5). Para el Halconcito Colorado, el tamaño de puesta no estuvo relacionado ni con la fecha de puesta ni con la cantidad de adultos presentes en el nido, mientras que para el Calancate Cabeza Azul, se pudo observar que el tamaño de puesta disminuyó en relación al avance de la temporada y el número de adultos lo hizo incrementar. La supervivencia de los huevos durante el periodo de incubación fue del $89,3 \pm 4,3\%$ para el Halconcito Colorado y de $77,4 \pm 2,9\%$ para el Calancate Cabeza Azul, el éxito de eclosión de las nidadas que lograron completar el periodo de incubación fue del $96,2 \pm 6,7\%$ y $98,6 \pm 0,1$ y la supervivencia de pichones (volantones) fue del $92,3 \pm 3,7\%$ y $92 \pm 2,2\%$, respectivamente. La mayoría de los casos de pérdidas parciales de pichones en ambas especies estuvieron relacionados a eventos de depredación, aunque también presentaron posibles casos de reducción de nidada. La proporción secundaria de sexos de todas las nidadas de manera conjunta y por nido fue balanceada tanto para el Halconcito Colorado como para el Calancate Cabeza Azul. Los resultados presentados muestran por primera vez una descripción detallada de la biología reproductiva del Halconcito Colorado incorporando información de nidos naturales para el área de estudio y para el Calancate Cabeza Azul ésta es la primera descripción para la región.

4.2 » INTRODUCCIÓN

La reproducción es el proceso más importante en la vida de cualquier especie, dado que permite la persistencia de sus poblaciones, a través de la transmisión de sus genes a las siguientes generaciones (Newton 1979). En las aves, la reproducción es un factor crítico y para una población silvestre, la información relacionada a los parámetros reproductivos y su productividad es fundamental para su conservación (Lack 1968; Newton 1998; Steenhof & Newton 2007).

Los parámetros reproductivos que más comúnmente se analizan es las aves suelen ser el tamaño de puesta y de nidada, la duración del periodo de incubación y del periodo de cría, el tiempo de dependencia de los pichones (periodo en el que requieren cuidados por parte de los adultos), la supervivencia de huevos y pichones y la proporción de sexos (Steenhof & Newton 2007). De un total aproximado de 3586 especies de aves neotropicales, en sólo el 19% se describieron sus parámetros reproductivos, mientras que en el 38% sólo se conocen algunos de ellos (Xiao et al. 2017). Incluso, en las regiones templadas del Neotrópico, la cantidad de estudios realizados es aún menor (Martin 2004; Freile et al. 2014). Los estudios biológicos (o incluso ecológicos) revisten de gran importancia, ya que cuando se enfocan en especies que cumplan roles o funciones claves en los ecosistemas, no sólo incrementan el conocimiento sobre sus parámetros reproductivos, sino que también sirven para realizar algunos tipos de inferencias y estimaciones sobre el resto de los componentes del ambiente donde se encuentran (Mills et al. 1993; Power et al. 1996; Barbosa 1998).

Las aves usuarias secundarias de cavidades pueden estar limitadas por diversos factores durante su proceso reproductivo, afectando la supervivencia de las nuevas generaciones. Por ejemplo, aquellas especies que inician la puesta de huevos temprano en la temporada, limitan la posibilidad de ocupar la cavidad por otras especies (Wesołowski 2003; Verhulst & Nilsson 2008). Sin embargo, la competencia interespecífica entre usuarios secundarios puede incrementar la probabilidad de abandono del nido o la mortalidad de pichones de determinadas especies (Botero-Delgadillo et al. 2015; Jauregui et

al. 2021b). Un retraso en la puesta también podría implicar una menor cantidad de huevos y pichones producidos, debido a los costos energéticos asociados, ya que la disponibilidad de alimento podría ser menor, algo que suele ocurrir en zonas con climas estacionales y que existen picos de disponibilidad de alimento, donde las especies suelen sincronizar su periodo reproductivo con estos picos (García-Heras et al. 2016; Berkunsky et al. 2017b; Orozco-Valor & Grande 2020). A su vez, factores antrópicos como la extracción de pichones del nido con fines comerciales puede afectar negativamente la supervivencia de la nidada (Carrillo 2007; Berkunsky et al. 2017a). Es decir, puede haber diversas causas —~~de~~ternas” que afecten a las nuevas generaciones.

Algunas causas —~~ni~~ternas” de las especies, como la cantidad de adultos que participan en la crianza de una nidada, puede influir de manera positiva en los parámetros reproductivos (Brown & Hoolgand 1986; Koenig & Dickinson 2004). La poligamia o incluso la presencia de adultos ayudantes (por fuera de la pareja, conocidos como *helpers*) puede asociarse a puestas más grandes o también favorecer a puestas comunitarias, en donde el cuidado y mantenimiento de los huevos y pichones se ve incrementado por el número de adultos, lo cual evitaría, por ejemplo, pérdidas en las nidadas por depredación (Mummer 1992; Cooper et al. 2020). Estos tipos de reproducción que incorporan individuos a las parejas reproductivas ya han sido descritos en el Halconcito Colorado y en algunos psitácidos de similares características al Calancate Cabeza Azul (Skutch 1961; Wegner 1976; Kimball et al. 2003; Theuerkauf et al. 2009; Olaciregui et al. 2020).

Conocer algunos de los factores (externos e internos) que afectan a la biología reproductiva de dos usuarios de cavidades, como el Halconcito Colorado y el Calancate Cabeza Azul, podría ayudar a comprender el rol ecológico que juegan estas especies clave del Caldenal. Esta información permitirá estimar y predecir el potencial máximo de crecimiento y de recuperación en el tiempo de las poblaciones de estas especies, lo que puede ser utilizado para establecer políticas de conservación adecuadas en caso de ser necesario (Sutherland 2000; Cornelius 2008).

4.2.1 » Objetivos

En este capítulo se describe la biología reproductiva de una población de Halconcito Colorado y de una población de Calancate Cabeza Azul en el Caldenal pampeano. Los objetivos particulares para cada especie son: a) describir la fenología reproductiva (fecha de puesta, fecha de eclosión y fecha de abandono del nido), b) describir los parámetros reproductivos (tamaño de puesta, huevos al momento de la eclosión, pichones eclosionados, volantones, supervivencia de huevos y pichones, éxito de eclosión y proporción secundaria de sexos), c) analizar el efecto de la fecha de puesta y el número de adultos presentes por nido sobre el tamaño de puesta, d) analizar la relación entre el éxito de eclosión y el tamaño de puesta y e) determinar las causas y factores relacionados con la pérdida parcial de pichones.

4.2.2 » Hipótesis

Se trabajó sobre las siguientes hipótesis:

- a) La fecha de puesta y el número de adultos presentes por nido condiciona el tamaño de puesta (predicción: nidos con fechas de puesta más temprana y mayor número de adultos presentarán mayores tamaños de puesta).
- b) El éxito de eclosión se relaciona con el tamaño de puesta (predicción: nidos con mayores tamaños de puesta presentarán menor éxito de eclosión).
- c) La supervivencia de pichones está condicionada por factores externos (predicción: las principales causas de pérdida de pichones serán por depredación y no por factores propios de los individuos reproductores que pueden llevar, por ejemplo, a la reducción de nidada).

4.3 » MATERIALES Y MÉTODOS

4.3.1 » Parámetros fenológicos y reproductivos

Para el desarrollo de este capítulo, se definió como un *intento reproductivo* a la presencia de huevos y/o pichones en el interior de una cavidad; y/o a la presencia de volantones fuera de las cavidades. En las

cavidades con más de un intento reproductivo tras que se produjeran fallos en un intento anterior, se realizaron descripciones sobre los parámetros de éstas. Tras un análisis exploratorio de datos se optó por incluir en los análisis el último intento reproductivo en una misma temporada (ver abajo), ya que éstos reunían una mayor cantidad de información y *a priori* no denotaban un desgaste energético significativo sufrido por los padres en relación a los primeros intentos. Las pérdidas de la nidada completa se analizan en el capítulo de supervivencia de nidos (capítulo 6) y permitirán estimar el éxito de nidificación. Para las pérdidas parciales de huevos o pichones se registró la causa más probable como depredación (restos de huevos o pichones dentro de la cavidad, faltante de huevos o pichones, plumas de potenciales depredadores dentro del nido, etc.), eventos climáticos adversos entre visitas y muertes por causas indeterminadas, como por ejemplo, inviabilidad de los huevos producto de una no eclosión (hasta 14 días después) en la fecha esperada.

Se asignó a cada nido una fecha de inicio correspondiente a la *fecha de puesta* del primer huevo. El *periodo de incubación* se definió como el intervalo de tiempo en días entre el inicio de la incubación y la *fecha de eclosión* del primer huevo. En las cavidades que fueron halladas antes o durante la etapa de puesta, se determinaron directamente estos parámetros y fueron los datos utilizados para los análisis. En los nidos encontrados durante la etapa de incubación se estableció la fecha de inicio a través de una cuenta regresiva a partir de la fecha de eclosión del primer huevo, considerando un periodo de incubación teórico promedio de 30 días para el Halconcito Colorado, que comienza con la puesta del anteúltimo huevo, con una alternancia de postura promedio de dos días (Smallwood & Bird 2020). En el caso del Calancate Cabeza Azul y debido a las posibles imprecisiones bibliográficas (ver capítulo 2) sobre el periodo de incubación (cautiverio), la cuenta regresiva fue realizada sólo teniendo en cuenta el momento de inicio de la incubación (a partir del segundo huevo a excepción de las puestas en que se corroboró un único huevo; Arndt 1980; Butler et al. 2002; Pelham-Polk 2000). Los nidos en los que no fue posible estimar la fecha de inicio (por ejemplo, nidos que fueron encontrados y fracasaron durante la etapa de incubación) no fueron tenidos en cuenta para estos análisis específicos. Tanto la fecha de inicio como las fechas

posteriores (fecha de eclosión y de abandono del nido), fueron estandarizadas en los análisis al 1 de septiembre de cada año.

Se contó el contenido de todos los nidos y se los describió (huevos o pichones) en cuatro momentos: a) al finalizar la puesta (tamaño de puesta), b) al final del periodo de incubación (huevos al momento de la eclosión), c) inmediatamente luego de la eclosión (pichones eclosionados) y d) al momento en que los pichones abandonan el nido y fueron observados en las inmediaciones. En los nidos a los cuales fue muy peligroso acceder (*i.e.*: debido a la altura e inestabilidad de las ramas soportes) sólo se tuvieron en cuenta aquellas variables que pudieron ser calculadas desde el suelo (*e.g.*: pichones que abandonaron el nido y fueron observados en las inmediaciones).

Para cada etapa del evento reproductivo (que cumplió el periodo de incubación o que completó el periodo de crianza y produjo al menos un volantón) y se contaba con la información, se estimó 1) la *supervivencia de huevos* como el cociente entre el número de huevos al momento de la eclosión sobre el tamaño de puesta (sólo se consideraron intentos reproductivos encontrados durante la puesta para tener certeza de cuando ésta se completó), 2) el *éxito de eclosión de huevos* como el cociente entre los pichones nacidos sobre el número total de huevos al momento de la eclosión y 3) la *supervivencia de pichones* como el cociente entre el número de volantones sobre el tamaño de nidada (número de huevos eclosionados).

En el caso de los pichones, se definió el *período de crianza* como el intervalo de tiempo en días desde la eclosión del primer huevo hasta la *fecha de abandono del nido* (fecha en la que el primer volantón abandonó exitosamente el nido). Al igual que en los huevos, cuando los nidos fueron encontrados por primera vez con pichones, se realizó un retrocálculo de su edad en días para establecer la fecha de eclosión y fecha de puesta aproximada. En el caso del Halconcito Colorado se utilizó material bibliográfico preexistente (Griggs & Steenhof 1993) y para el Calancate Cabeza Azul se desarrolló y utilizó el Anexo 2.

Debido a que en varias ocasiones, durante el seguimiento intensivo de los nidos, se detectó la presencia de más de dos ejemplares adultos intervinientes en un mismo nido, se tomó especial cuidado en registrar cuantos

individuos distintos asistían a cada nido en las diferentes tareas. Para cada intento de nidificación se contabilizó el número mínimo de adultos que participaron en al menos una de las siguientes tareas durante el proceso reproductivo: cópula, incubación, alimentación de pichones o de alguno de los miembros de la pareja nidificante, tareas relacionadas a la protección de pichones y emisión de voces de alerta ante amenazas. Mediante el marcaje de adultos (ver capítulo 5), se tuvo en cuenta que un mismo individuo no realizase tareas en diferentes nidos.

Se determinó la proporción secundaria de sexos al momento en que los volantones abandonan el nido o dentro de los 3 días previos. En el Halconcito Colorado el sexado de los volantones se realizó de manera visual (ver capítulo 2). En el Calancate Cabeza Azul el sexo se determinó mediante técnicas moleculares en laboratorio y a partir de una alícuota de sangre (ver capítulo 5). El sexado molecular de los individuos se realizó con la técnica de amplificación de los genes CHD1-Z (presente sólo en hembras) y CHD1-W (presente en ambos sexos) en los cromosomas sexuales mediante una Reacción en Cadena de la Polimerasa (Ellegren 1996; Ellegren & Sheldon 1997; Griffiths et al. 1998). Los análisis fueron realizados en el Instituto de Investigaciones en Recursos Cinegéticos (IREC, Ciudad Real, España).

4.3.2 » Análisis

Para evaluar el efecto del número de adultos por nido y la fecha de puesta en el tamaño de puesta (variable respuesta) en cada especie, se construyó un Modelo Lineal Generalizado (GLM; ver capítulo 2). Se utilizó la biblioteca —**MASS**—. Debido al tipo de ajuste de la variable se usó una familia de distribución QuasiPoisson con función de enlace —**log**— para ambas especies. Los valores de colinealidad (r) estuvieron por debajo de 0,17 y los de multicolinealidad (VIF) por debajo de 1,02 (ver capítulo 2).

Se utilizó un coeficiente de correlación de Pearson para evaluar la relación entre el éxito de eclosión y el tamaño de puesta. La proporción de sexos secundaria se calculó como el número de machos dividido el total de individuos y fue calculado sólo en aquellas nidadas donde se pudo determinar el sexo de todos los integrantes y en donde todos los pichones abandonaron el

nido exitosamente (Donald 2007). Para evaluar el alejamiento desde la unidad de porcentaje medio de machos por nidada o de la razón de sexos 1:1 para la población de pichones se utilizó una prueba de t a dos colas.

4.4 » RESULTADOS

En las tres temporadas reproductivas consecutivas se obtuvo información relacionada a los parámetros reproductivos pertenecientes a 100 intentos reproductivos de Halconcito Colorado sobre 63 cavidades (2016/17 = 42; 2017/18 = 30; 2018/19 = 28) y a 204 intentos de Calancate Cabeza Azul para 91 cavidades (2016/17 = 47; 2017/18 = 76; 2018/19 = 81).

En el 8% de los intentos reproductivos del Halconcito Colorado participaron tres adultos durante el periodo reproductivo (Tabla 4.1). De los 8 casos, en 5 de ellos participaron dos machos y una hembra, mientras que los 3 casos restantes lo hicieron dos hembras con un macho. En el Calancate Cabeza Azul, se observó la participación de más de dos adultos en el 26% de los nidos (Tabla 4.1). Sin embargo, para éstos fue imposible determinar las proporciones de sexos por nido, debido a la ausencia de dimorfismo sexual y a que en ningún caso se pudo capturar todos los adultos del nido para hacerle la determinación del sexo en laboratorio. En ambas especies, los adultos que se encontraban fuera del nido realizaron tareas ligadas a la protección del nido, defensa de territorio, emisión de sonidos de alarmas ante amenazas. En el caso del Halconcito Colorado, además se observó la provisión de alimento y en el caso del Calancate Cabeza Azul a diferentes individuos realizando incubación.

Tabla 4.1: Número de adultos intervinientes en los intentos reproductivos registrados en tres temporadas consecutivas para el Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y el Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina.

Adultos Intervinientes	Intentos reproductivos	
	Halconcito Colorado	Calancate Cab. Azul
2	92	152
3	8	10
4	-	39
5	-	2
6	-	2
Total	100	204

Fechas de puesta, eclosión y abandono del nido

El Halconcito Colorado comenzó la puesta a fines de septiembre, aunque el pico de puestas estuvo concentrado en mediados de octubre. El día de puesta del primer huevo de la temporada reproductiva fue el 28 y 29 de septiembre en las temporadas 2016/17 y 2018/19 y el 4 de octubre para la temporada 2017/18. En el Calancate Cabeza Azul la mayoría de las puestas ocurrieron en el mes de noviembre (Fig. 4.1) y el día de puesta del primer huevo fue el 15 y 29 de octubre para las temporadas 2017/18 y 2018/19 y el 1 de noviembre en la temporada 2016/17.

El periodo de incubación promedio fue de $29,7 \pm 0,3$ días (25-32; 33) para el Halconcito Colorado y la incubación empezó con el segundo huevo a excepción de los casos que el tamaño de puesta fue uno. La mayoría de los huevos de Halconcito Colorado eclosionaron en la segunda quincena de noviembre y los pichones abandonaron los nidos mayoritariamente en diciembre (Fig. 4.1). El periodo de permanencia de los pichones de Halconcito Colorado en el nido fue de $30,8 \pm 0,3$ días (29-35; 32). El periodo de nidificación promedio del Halconcito Colorado contemplando el día de comienzo de la incubación y una puesta modal (ver abajo) de un nido exitoso fue de 62 días. Para al Calancate Cabeza Azul, el periodo de incubación promedio fue de $24,7 \pm 0,3$ días (20-29; 72) comenzando la incubación con el anteúltimo huevo siempre y cuando fuera posible. La mayoría de las eclosiones de los huevos de Calancate Cabeza Azul se produjeron en diciembre y los pichones abandonaron sus nidos mayoritariamente en el mes de febrero (Fig. 4.1). El periodo de permanencia de los pichones de Calancate Cabeza Azul fue de $56 \pm 0,4$ días (50-66; 58). El periodo de nidificación promedio del Calancate Cabeza Azul contemplando el día de comienzo de la incubación y una puesta modal (ver abajo) de un nido exitoso fue de 83 días.

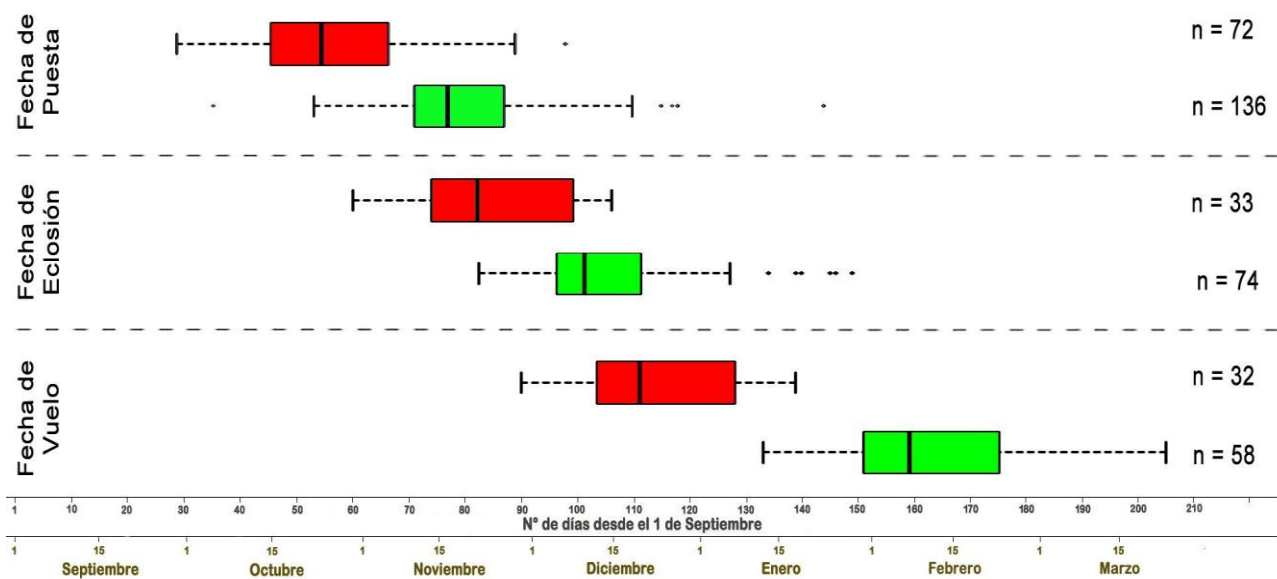


Figura 4.1: Fechas del periodo reproductivo para el Halconcito Colorado (rojo) y el Calancate Cabeza Azul (verde) durante las temporadas reproductivas 2016, 2017 y 2018, en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina.

Aunque no se marcaron ni huevos ni pichones para determinar el orden de postura y eclosión, ambas especies mostraron casos de asincronía tanto para la eclosión como para el abandono del nido. En el Halconcito Colorado, la asincronía para la eclosión de huevos fue observada en al menos 6 ocasiones con un promedio de $1,3 \pm 0,2$ días de diferencia (1-2), mientras que la asincronía para el abandono del nido por parte de los pichones fue observada en 9 ocasiones con un promedio de $1,8 \pm 0,4$ días de diferencia (1-4). Para el Calancate Cabeza Azul la asincronía en la eclosión de los huevos fue observada en al menos 11 veces con un promedio de $4,5 \pm 0,8$ días de diferencia (1-9) y en 17 ocasiones para el abandono del nido por parte de los pichones con un promedio de $3,7 \pm 0,7$ días de diferencia (1-12; Fig. 4.2).



Figura 4.2: Pichones de Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) pertenecientes a una misma nidada con nacimientos asincrónicos (9 días) y abandonos de nidos asincrónicos (12 días). Arriba se puede observar un pichón con ≈ 25 días y abajo con ≈ 34 días de edad (ver Anexo 2). Fecha de anillamiento: 04/01/2018.

4.4.2 » Parámetros reproductivos

El Halconcito Colorado tuvo puestas de hasta cinco huevos al igual que la cantidad de pichones que volaron del nido, que fueron de hasta cinco volantones (Tabla 4.1). El Calancate Cabeza Azul tuvo una puesta de hasta nueve huevos, pero volaron hasta un máximo de cinco pichones del nido (Tabla 4.1). Los valores modales de cada parámetro pueden ser observados en la Figura 4.3.

Tabla 4.1: Parámetros reproductivos generales en tres temporadas reproductivas consecutivas del Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y del Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina. Valores expresados como: Media $\pm$ E.E. (rango; n del parámetro) / número de nidos.

Temporada	Tamaño de Puesta	Huevos al momento de la eclosión	Pichones eclosionados	Volantones
Halconcito Colorado				
2016/17 ^a	3,1 $\pm$ 0,2 (1-5; 95) / 31	3,7 $\pm$ 0,3 (2-5; 45) / 13	3,0 $\pm$ 0,4 (1-5; 33) / 11	2,6 $\pm$ 0,4 (1-4; 31) / 12
2017/18 ^a	3,3 $\pm$ 0,2 (2-5; 66) / 20	3,8 $\pm$ 0,2 (3-4; 19) / 5	3,8 $\pm$ 0,2 (3-4; 19) / 5	2,3 $\pm$ 0,4 (1-4; 27) / 12
2018/19 ^a	2,9 $\pm$ 0,3 (1-5; 47) / 16	2,6 $\pm$ 0,7 (1-5; 13) / 5	2,6 $\pm$ 0,7 (1-5; 13) / 5	2,1 $\pm$ 0,4 (1-5; 21) / 10
Total ^a	3,1 $\pm$ 0,1 (1-5; 208) / 67	3,3 $\pm$ 0,2 (1-5; 77) / 23	3,1 $\pm$ 0,3 (1-5; 65) / 21	2,3 $\pm$ 0,2 (1-5; 79) / 34
Calancate Cabeza Azul				
2016/17	3,4 $\pm$ 0,2 (2-8; 162) / 47	3 $\pm$ 0,1 (1-4; 65) / 22	2,9 $\pm$ 0,1 (1-4; 61) / 21	2,6 $\pm$ 0,2 (1-3; 42) / 16
2017/18	3,5 $\pm$ 0,2 (1-9; 264) / 76	2,5 $\pm$ 0,2 (1-4; 67) / 27	2,5 $\pm$ 0,2 (1-4; 67) / 27	2,3 $\pm$ 0,2 (1-4; 60) / 26
2018/19	2,9 $\pm$ 0,1 (1-9; 238) / 81	2,7 $\pm$ 0,2 (1-7; 71) / 26	2,7 $\pm$ 0,2 (1-7; 71) / 26	2,5 $\pm$ 0,3 (1-5; 43) / 17
Total	3,3 $\pm$ 0,1 (1-9; 664) / 204	2,7 $\pm$ 0,1 (1-7; 203) / 75	2,7 $\pm$ 0,1 (1-7; 199) / 74	2,5 $\pm$ 0,1 (1-5; 145) / 59

^a El tamaño de muestra (n del parámetro) se incrementa debido a la inclusión de nidos encontrados sobre la incubación o la inclusión de datos (número de nidos) que se podían estimar una vez que los pichones volaron de nidos inaccesibles.

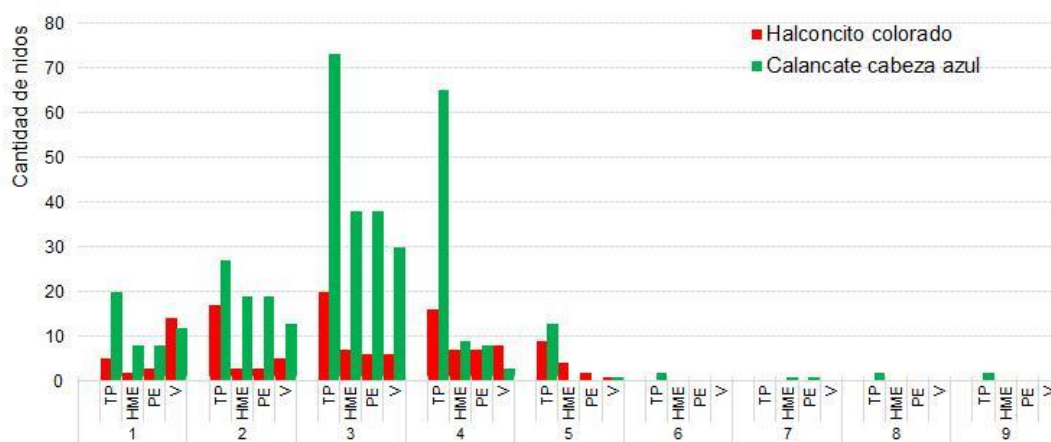


Figura 4.3: Frecuencia de nidos observados según el tamaño de puesta (TP), huevos al momento de la eclosión (HME), pichones eclosionados (PE) y volantones (V) para el Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y para el Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial de Parque Luro, La Pampa, Argentina. En el eje —xse representan los valores encontrados en los nidos para cada parámetro.

En tres cavidades ocupadas por el Halconcito Colorado se observó más de una puesta. En todos los casos las puestas ocurrieron después de que la nidada anterior fracasara y nunca después de una nidada exitosa. En tres casos hubo una segunda puesta y en un caso hubo hasta una tercera puesta luego de que la segunda también fallara. Sólo se tiene certeza de que en un caso podría haberse tratado de una puesta de reposición, ya que uno de los adultos de Halconcito Colorado (el macho) estaba marcado e identificado. El promedio de las puestas subsiguientes fue de $3 \pm 1,4$ huevos (1-4; 4). En el Calancate Cabeza Azul se registraron 20 nuevas puestas en la misma cavidad luego de fallas o pérdidas en el primer intento (18 segundas puestas y dos terceras puestas). En dos casos se confirmó que eran puestas de reposición, ya que los Calancate Cabeza Azul (una hembra y un N/I) estaban marcados e identificados. El promedio general de las puestas subsiguientes para la misma cavidad en el Calancate Cabeza Azul fue de $3,3 \pm 1,9$ huevos (1-8; 53).

Para el Halconcito Colorado, el tamaño de puesta no estuvo relacionado ni con la fecha de puesta ni con la cantidad de adultos presentes en el nido, ya que el modelo nulo fue el mejor ranqueado (Tabla 4.2 y 4.3). En el caso del Calancate Cabeza Azul, se pudo observar que el tamaño de puesta tampoco estuvo afectado ni con la fecha de puesta ni con el número de adultos por nido, ya que el soporte de estas covariables no mostró una relación clara y fuerte con el tamaño de puesta (Tabla 4.2 y 4.3). A pesar de ello, es importante aclarar que los valores extremos en el tamaño de puesta del Calancate Cabeza Azul se relacionaron con cavidades en las cuales había cuatro individuos adultos. Y en al menos dos oportunidades, se observaron tres individuos (marcados con medallas) de los cuatro realizando diferentes tareas (generalmente incubando) dentro de la cavidad.

Tabla 4.2: Resumen de los MLG más competitivos ($\Delta AIC_c < 2$) ordenados en forma decreciente que relacionan las variables analizadas (N° de adultos por nido y fecha de puesta) con el tamaño de puesta del Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y el Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina. Los modelos muestran los valores de: número de parámetros (k), ΔAIC_c y peso de cada modelo (W_i).

Modelo (TP ~ Fecha de puesta + N° de adultos)	K	logLik	AIC _c	ΔAIC_c	W_i
Halconcito Colorado					
TP _(.)	1	-91,6	185,3	0,00	0,336
TP _(fecha de puesta)	2	-90,7	185,4	0,08	0,324
TP _(N° de adultos)	2	-91,3	186,7	1,38	0,169

Calancate Cabeza Azul					
TP _(N° de adultos + fecha de puesta)	3	-243,3	492,5	0,00	0,372
TP _(N° de adultos)	2	-244,4	492,7	0,20	0,336
TP _(.)	1	-246,2	494,3	1,81	0,150
TP _(fecha de puesta)	2	-245,2	494,4	1,93	0,142

Tabla 4.3: Coeficientes beta, importancia (suma de los pesos) e intervalos de confianza al 95% (IC) estimados para las covariables de los modelos de tamaño de puesta para Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y el Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina.

Modelo	Covariable	Importancia	Coeficientes ± E.E.	95% IC	
				Inferior	Superior
Halconcito Colorado					
TP _(.)	Constante (β_0)		3,15 ± 0,16	2,84	3,46
Calancate Cabeza Azul					
TP _(promediado)	Constante (β_0)		1,11 ± 0,24	0,63	1,58
	N° de adultos	0,82	0,10 ± 0,04	-0,02	0,17
	Fecha de puesta	0,43	-0,01 ± 0,01	-0,01	0,01

La supervivencia de los huevos de Halconcito Colorado durante el periodo de incubación fue del $89,3 \pm 4,3\%$ ($n = 23$ nidos). Las pérdidas parciales estuvieron presentes en el 26% de los nidos, aunque no se pudo determinar la causa. En el Calancate Cabeza Azul, la supervivencia de huevos durante la incubación fue del $77,4 \pm 2,9\%$ ($n = 75$ nidos). Más de la mitad de los nidos (53%) presentó pérdidas parciales de la puesta. Sólo en 2 casos se pudo establecer que éstas se relacionaban a eventos de depredación (una por Caburé Chico y otra por Alilicucú Común) y 3 a competencia interespecífica (una posiblemente con el Halconcito Colorado y dos con el Carpintero Real). A pesar de que los casos con pérdidas totales van a ser analizados en el capítulo 6, en el Halconcito Colorado sólo un nido con puestas subsiguientes al primer intento sobrevivió esta etapa, logrando sobrevivir los tres huevos que habían sido puestos. En cambio, para el Calancate Cabeza Azul, de los nidos que presentaron intentos subsiguientes luego de que se presentaran pérdidas totales en los primeros intentos, la supervivencia de los huevos fue del $74,2 \pm 8,3\%$ ($n = 11$ nidos).

El éxito de eclosión de las nidadas que lograron completar el periodo de incubación en el Halconcito Colorado fue $87,8 \pm 6,7\%$ (cavidad/nido = 23) y no estuvo asociado al tamaño de puesta (Coef. Correlación de Pearson $r = -0,18$; $p = 0,42$). En el 95% de los nidos eclosionaron todos los huevos ($n = 20$), mientras que en un nido sólo eclosionó un huevo de los cinco que habían sido puestos. Además, hubo dos nidos con tres y cinco huevos en donde no eclosionó ningún huevo. En el Calancate Cabeza Azul, el éxito de eclosión por

nidad fue $98,6 \pm 0,1\%$ ($n = 75$) y tampoco se observó una asociación con los tamaños de puesta (Coef. Correlación de Pearson $r = -0,02$; $p = 0,87$). A excepción de un nido con cuatro huevos en donde no eclosionó ninguno, en el resto de las nidadas eclosionaron todos los huevos que habían completado el periodo de incubación. Debido a que no se pudieron manipular los huevos, no fue posible determinar alguna posible falla en la eclosión.

La supervivencia de pichones (volantones) de Halconcito Colorado fue de $92,3 \pm 3,7\%$ ($n = 20$ nidos). Un quinto de estos nidos exitosos (4 de 20) perdieron un pichón (pérdidas de nidada parcial; Fig. 4.4). Estas pérdidas ocurrieron en promedio a los $9,5 \pm 1,7$ (6-14) días de edad del pichón ($n = 4$ pichones). En el Calancate Cabeza Azul, la supervivencia de pichones fue del $92,0 \pm 2,2\%$ (nidos = 59). Un quinto de estos nidos exitosos (12 de 59) mostraron pérdidas de nidadas parciales (Fig. 4.4). En nueve casos se perdió un pichón y en tres casos dos pichones. Las pérdidas fueron en promedio a los $24,1 \pm 3,9$ (6-51) días de edad de los pichones (15 pichones).

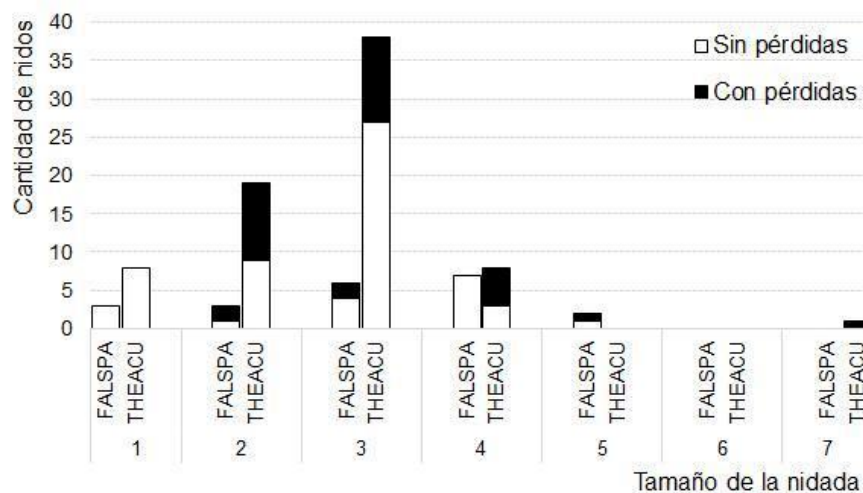


Figura 4.4: Tamaño de nidadas de Halconcito Colorado (*Falco sparverius*; FALSPA) y Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*; THEACU) expresados como el número de pichones eclosionados en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina.

La mayoría de los casos de pérdidas parciales de pichones en ambas especies estuvieron relacionados a eventos de depredación (Halconcito Colorado = 3 pichones; Calancate Cabeza Azul = 8 pichones). Sin embargo, ambas especies también presentaron posibles casos de reducción de nidada (Halconcito Colorado = 1 pichón; Calancate Cabeza Azul = 7 pichones), en donde las diferencias corporales en tamaño de los individuos muertos respecto

de los hermanos en las fechas de muerte eran bastante marcadas, siendo los muertos más pequeños.

Proporción secundaria de sexos

La proporción secundaria de sexos de todas las nidadas de manera conjunta de Halconcito Colorado fue de 43% machos (29 de 67 pichones) mostrándose balanceada ($p = 0,97$). Lo mismo ocurrió con la proporción secundaria de sexos promedios por nidada, la cual fue de $40,1 \pm 6,4\%$ machos (29 nidadas) y no representó un alejamiento de la proporción secundaria de sexos esperada de 1:1 ($t = 2,02$; $p = 0,05$). En el Calancate Cabeza Azul, la proporción secundaria de sexos de todas las nidadas de manera conjunta fue de 54% machos (24 de 44 pichones) y no fue significativamente distinta de una distribución balanceada entre sexos ($p = 0,15$). La proporción secundaria de sexos promedio por nidada fue de $57,9 \pm 9,2\%$ machos (18 nidadas) y tampoco mostró un alejamiento de la proporción secundaria de sexos esperada de 1:1 ($t = 1,20$; $p = 0,24$).

4.5 » DISCUSIÓN

Los resultados presentados en este capítulo muestran por primera vez una descripción detallada de la biología reproductiva del Halconcito Colorado incorporando información de nidos naturales en Parque Luro, ya que los trabajos previos se habían realizado únicamente con cajas-nido (Liébana et al. 2009 y 2013; Orozco-Valor & Grande 2016; Orozco-Valor 2019). Para el caso del Calancate Cabeza Azul es la primera descripción para la región.

La temporada reproductiva de ambas especies fue estacional y esto coincidió con la primavera-verano austral tal y como lo reporta la bibliografía (*i.e.*: Collar et al. 2020; Smallwood & Bird 2020). La duración de las etapas fenológicas estuvo dentro de los rangos esperables en estas latitudes (Liébana et al. 2009; de la Peña & Titarelli 2011; de la Peña 2013; Orozco-Valor 2019; Orozco-Valor & Grande 2016 y 2020).

El Halconcito Colorado inició la puesta en promedio 26 días antes que el Calancate Cabeza Azul. Si bien existe evidencia que esto podría favorecer a

las especies que empiezan primero su periodo reproductivo, pocas veces ha sido analizado (Newton 1998; Verhulst & Nilsson 2008; Robb et al. 2008). El Caldenal pampeano se caracteriza por periodos estacionales secos y húmedos, donde las primeras lluvias iniciales, las cuales coinciden además con el aumento de la temperatura, favorecen la aparición de insectos y el desarrollo de las primeras fenofases de las especies vegetales (productividad primaria), el cual incluye al caldén, principal componente de este bosque (Ocampo & Orquin 1990; Peinetti et al. 1991; de Villalobos & Paláez 2011; Lorda et al. 2008). En este sentido, los resultados obtenidos en esta tesis coinciden con otros trabajos tanto para rapaces (incluido el Halconcito Colorado) como para psitácidos, en los cuales se ha sugerido a la sincronización de los ciclos fenológicos con la aparición de recursos alimenticios como insectos y frutos (de la Peña & Salvador 2010; Catry et al. 2012; García-Heras et al. 2016; Berkunsky et al. 2017b; Smith et al. 2017; Orozco-Valor 2019; Orozco-Valor & Grande 2020).

El tamaño de puesta del Halconcito Colorado encontrado en este trabajo representa unos de los menores que han sido reportados para la especie (*i.e.*; 3,1 huevos; Tabla 4.4). Aunque no pudieron hacerse modelos más específicos debido a la falta de convergencia e independencia, los resultados obtenidos indicarían que los parámetros reproductivos, incluido el tamaño de puesta, se verían aparentemente reducidos en cavidades naturales (Tabla 4.4). De ser así, esto concordaría con los resultados obtenidos por otros autores para ésta y otras especies en donde se ha demostrado que con la colocación de cajas-nidos (generalmente con mayor tamaño interior que las cavidades naturales) se puede afectar positivamente el tamaño de puesta en esta especie y los subsecuentes parámetros reproductivos (*e.g.*: Korpimäki 1984 y 1985; Robertson & Rendell 1990; Bortolotti 1994).

Tabla 4.4: Parámetros reproductivos reportados para el Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) ordenados en función de la latitud. Valores expresados como Media $\pm$ E.E. (Rango; n). S/D = sin datos.

Tipo de nido utilizado en el estudio	Tamaño de puesta	Pichones eclosionados	Volantones	Área de estudio ($\approx$ latitud)	Referencia
Cajas-nido	4,7 $\pm$ 0,1 (S/D; 80)	S/D	S/D	Saskatchewan, Canadá (55°20'N)	Bortolotti 1994
Cajas-nido	4,7 $\pm$ 0,1 (1-7; 105)	3,7 $\pm$ 0,2 (0-6; 100)	3,6 $\pm$ 0,3 (1-6; SD)	Montana, USA (44°59'N)	Wheeler 1992
Cajas-nido	4,8 $\pm$ 0,1	4,5 $\pm$ 0,1	4,1 $\pm$ 0,2	Michigan, USA (44°58'N)	Shave & Lindell 2017

Cajas-nido	4,8 ± 0,1	3,1 ± 0,3	2,9 ± 0,4	Iowa, USA (41°50'N)	Varland & Loughin 1993
Cajas-nido	4,3 (S/D)	4 (S/D; 99)	3,1 (S/D; 197*)	California, USA (40°31'N)	Bloom & Hawks 1983
Naturales	4,9 (3-6; 103)	3,1 (S/D; 69)	2,3 (S/D; 50)	Utah, USA (40°14'N)	Smith et al. 1972
Cajas-nido	5 (S/D; 297)	4,5 (S/D; 211)	4,5 (S/D; 207)	Missouri, USA (39°02'N)	Toland & Elder 1987
Naturales	5,1 (S/D; 162)	5 (S/D; 143)	5 (S/D; 139)		
Naturales	2,8 ± 0,2 (1-5; 18)	1,9 ± 0,2 (1-5; 18)	1,2 ± 0,2 (0-4; 15)	Habana, Cuba (23°01'N)	Álvarez & de la Cruz Lorenzo 1987
Naturales	≈ 4 (2-5; S/D)	≈ 2 – 3 (S/D)	S/D	Venezuela (8°20'N)	Balgooyen 1989
Naturales	3,7 ± S/D (S/D; 26)	2 ± S/D (S/D; 14)	1,6 ± S/D (S/D; 11)	Sur de Brasil (28°00'S)	Viana & Zocche 2016
Naturales	4 - 5	S/D	S/D	Argentina (30°59'S)	de la Peña 2013
Cajas-nido	4,5 ± 0,0 (1-7; 446)	3,8 ± 0,1 (1-6; 348)	3 ± 0,1 (0-6; 441)	La Pampa, Argentina (36°03'S)	Orozco-Valor 2019
Cajas-nido	4,2 ± 0,2 (1-6; 48)	2,6 ± 0,3 (1-6; 47)	2,6 ± 0,3 (0-6; 45)	RPPL, La Pampa, Argentina (36°54'S)	
Naturales y Cajas-nido	3,1 ± 0,1 (1-5; 208)	3,1 ± 0,3 (1-5; 65)	2,3 ± 0,2 (1-5; 79)	RPPL, La Pampa, Argentina (36°54'S)	Este trabajo
Cajas-nido	4 ± 0,2 (2-5; 101)	3,5 ± 0,3 (1-5; 49)	3,4 ± 0,3 (1-5; 48)		
Naturales	2,5 ± 0,2 (1-5; 107)	2,3 ± 0,3 (1-3; 16)	1,6 ± 0,2 (1-3; 31)		
Cajas-nido	4,3 ± 0,3 (S/D; 27)	3,8 ± S/D (S/D; 19)	4 ± S/D (S/D; 16)	RPPL, La Pampa, Argentina (36°54'S)	Liébana et al. 2009
Naturales	S/D	S/D	3,2 (S/D)	Santa Cruz, Argentina (47°40'S)	De Lucca & Saggese 1993
S/D	4 - 5	S/D	S/D	General	Smallwood & Bird 2020
Totales	4,4	3,2	3,1		
Cajas-Nido	4,5	3,8	3,6		
Naturales	3,9	2,4	2,1		

Para el Calancate Cabeza Azul, el tamaño de puesta promedio (3,3 huevos) se enmarcó dentro de los parámetros esperables y reportados para la especie (≈ 2-4 huevos; Orfila 1936; Pelham-Polk 2000; Butler 2002; de la Peña 2013). Sin embargo, los resultados de este trabajo amplían los registros de rangos de tamaño de puesta para la especie (1-9 huevos). A pesar de que no se encontró una relación con la cantidad de adultos asociados al nido, todos los nidos con valores extremos de tamaño de puesta fueron nidos donde había presentes más de dos adultos. En algunas especies de psitácidos es común

observar puestas comunitarias, cría cooperativa y/o cuidado alop parental de huevos y pichones (Heinsohn & Legge 2003; Theuerkauf et al. 2009; Kramer et al. 2016). En este estudio se observó que, para un mismo intento reproductivo, diferentes adultos (marcados) realizaron tareas de provisión de alimento y de incubación de los huevos, por lo que el Calancate Cabeza Azul podría incorporarse a este grupo de especies que logran tamaños de puesta más grandes gracias a su comportamiento reproductivo que permite la intervención de una mayor cantidad de adultos. En un futuro se deberían realizar estudios genéticos de los adultos, pichones o los embriones para confirmar si estas puestas eran comunitarias y se deberían analizar las relaciones sociales que se esconden detrás de estos mecanismos y comportamientos reproductivos.

Las puestas subsiguientes en una misma cavidad, luego de un intento fallido, representaron una pequeña fracción de las puestas totales en ambas especies (4% Halconcito Colorado, 16% Calancate Cabeza Azul). Incluso, los casos en que se podría haber constatado que se trataba de una puesta de reposición fueron aún menores (una en el Halconcito Colorado y dos en los Calancate Cabeza Azul). Para el Halconcito Colorado, las segundas puestas fueron en promedio similares a las primeras puestas, pero también fueron menores respecto a otros estudios (3,1 vs $\approx$ 4,2 huevos; Wheeler 1992). Sin embargo, ninguna de estas puestas subsiguientes resultó exitosa debido a la depredación. Otros estudios habían reportado que el éxito de eclosión de las segundas puestas era menor en proporción respecto de primeras puestas, y en Parque Luro esto se confirma (Wheeler 1992; Steenhof & Peterson 2009). No obstante, y al igual que en otras regiones, pareciera que factores externos como la potencial memoria de los depredadores sobre los nidos o la variación de la comunidad de depredadores a lo largo de la temporada podrían haber causado ese menor valor (Sonerud 1985). En el Calancate Cabeza Azul, los valores de puestas subsiguientes obtenidos en esta tesis representan el primer registro para la especie. Si bien las puestas subsiguientes en una misma cavidad suelen ser raras en los loros, los resultados obtenidos concordarían con los bajos porcentajes hallados para otras especies de psitácidos (Navarro et al. 1992; Brightsmith 2005b; Berkunsky et al. 2014). Sin embargo, estas puestas subsiguientes mostraron valores promedios mayores al primer intento,

contrariamente a lo ocurrido, por ejemplo, en otra de las especies de psitácido presente en la zona de estudio, la Cotorra (Navarro et al. 1992). Comparando los valores promedio hallados en ambas especies entre las primeras y segundas puestas, si se trataran en todos los casos de las mismas parejas, se podría sugerir que el desgaste energético de las hembras no sería muy marcado, ya que no se observó una clara disminución en los tamaños de puesta subsiguientes (Winkler & Allen 1996; Hansson et al. 2000). Sin embargo, es posible que haya también más de una hembra depositando huevos en una misma cavidad, por lo que en el futuro se necesitan de más estudios para poder aclarar esos valores.

La supervivencia de los huevos fue relativamente alta en ambas especies (Halconcito Colorado $\approx 89\%$; Calancate Cabeza Azul $\approx 77\%$). En el caso del Halconcito Colorado estos valores estuvieron por encima de otros valores promedio reportados (e.g.: $67\% \approx$ Kellner & Ritchson 1988; $72\% \approx$ Varland & Loughin 1993; $72\% \approx$ Morrow & Morrow 2021). Esto podría deberse a que las puestas de tamaño reducido son incubadas de forma más eficiente (Wiebe & Bortolotti 1993). En el Calancate Cabeza Azul, éste es el primer reporte de este parámetro para la especie. Los principales factores detectados que podrían haber causado las pérdidas parciales o totales en las puestas de huevos serían atribuibles a la depredación y la competencia. Existen varios estudios, incluidos algunos en Parque Luro, en donde se ha reportado el efecto de estos factores sobre la supervivencia de los huevos durante el periodo de incubación (Kellner & Ritchson 1988; Brightsmith 2005b; Liébana et al. 2013; Orozco-Valor 2019; Smallwood & Bird 2020). Igualmente, esta variable va ser analizada con mayor detalle en el capítulo 6.

La duración promedio del periodo de incubación para el Halconcito Colorado concuerda con los datos reportados previamente (Bird & Palmer 1988; Smallwood & Bird 2020). Para el Calancate Cabeza Azul el periodo de incubación de 24,7 días concuerda con los datos ya reportados en la especie o para otras especies similares pertenecientes a los géneros *Aratinga* o *Psittacara* (Arndt 1980; Juniper & Parr 1998; Pelham-Polk 2000; Butler et al. 2002; Carrillo 2007; Paranhos et al. 2008; de la Peña 2013). Sin embargo, los datos obtenidos en esta tesis son de los pocos que han evaluado el periodo de

incubación en cavidades naturales en estudios de campo intensivo, ya que la mayoría de los datos publicados para esta especie o similares son en su mayoría de cría en cautiverio o descripciones esporádicas en otras áreas de su distribución (Arndt 1980; Pelham-Polk 2000; Butler et al. 2002; Carrillo 2007; de la Peña 2013). Es interesante destacar para el Calancate Cabeza Azul las variaciones en días que pueden tener en el periodo de incubación (20-29 días). Si bien no se pudieron marcar los huevos para tener una mayor precisión del periodo promedio de incubación, muchos nidos mostraron casos de asincronía al momento de la eclosión (1-9 días; Ricklefs 1993; Stoleson & Beissinger 1997). Sin embargo, esta elevada diferencia de días en el momento de eclosión podría sugerir puestas comunitarias y excepcionales como ha ocurrido en otros psitácidos y fue mencionado previamente (Beissinger & Waltman 1991; Stoleson & Beissinger 1997).

El éxito de eclosión para las puestas en que se logró completar la incubación fue alto para las dos especies (Halconcito Colorado $\approx$ 88%; Calancate Cabeza Azul $\approx$ 99%) lo cual podría traducirse en buenos desempeños parentales en el cuidado y mantención de huevos. Los valores hallados se encuentran por encima del promedio general en el Halconcito Colorado, e incluso son uno de los valores más altos reportados para la especie (67% Smith et al. 1972; 79% Bloom & Hawks 1983; 76% Toland & Elder 1987; 70% Alvarez & de la Cruz Lorenzo 1987; 63-83% Wheeler 1992; 63% Varland & Loughin 1993; 54% Viana & Zocche 2016; 93% Shave & Lindell 2017; Smallwood & Bird 2020; sin embargo 89% Balgooyen 1976 y 97% Kellner & Ritchson 1988). Para el Calancate Cabeza Azul, este valor representa el más alto encontrado para la especie e incluso para la mayoría de los psitácidos (Wermundsen 1998; Masello & Quillfeldt 2002; Carrillo 2007). Aunque no se pudieron determinar las fallas en la eclosión, todos los nidos con fallas mostraron señales de ausencia de los padres durante los chequeos periódicos. La interrupción de la incubación en aves por periodos prolongados obviamente tiene consecuencias directas sobre los huevos. Más aún cuando se trata de zonas templadas, ya que, a diferencia de las zonas tropicales, las condiciones climáticas suelen ser más variables pudiendo afectar más el desarrollo de embriones (Cano et al, 1980; Casagrande et al. 2012; Maziarz et

al. 2017). Es probable que factores como la experiencia de los padres, la depredación sobre adultos o la infertilidad, puedan haber sido los causantes de esas fallas (Royle et al. 2012; Cooper et al. 2020). En el futuro sería interesante poder realizar observaciones sobre cuidado parental de los huevos, así como también análisis de fertilidad de los mismos cuando éstos fallan.

La depredación parcial fue la principal causa de muerte de pichones en nidos exitosos para el Halconcito Colorado y el Calancate Cabeza Azul. Este factor estuvo en concordancia con varios trabajos en donde se lo señala como uno de los principales que suele afectar la supervivencia de nidos en las aves usuarias de cavidades (Martin 1993; Brightsmith 2005a; Carrillo 2007; Berkunsky et al. 2016; Orozco-Valor 2019). Además, se observaron casos de reducción de nidada, uno en el Halconcito Colorado y siete en el Calancate Cabeza Azul. Si bien no se pudo determinar la causa precisa de las muertes que provocaron la reducción de la nidada, éstas parecieron estar más relacionadas a la inanición por sobre otras causas (e.g.: fratricidio o infanticidio; Stoleson & Beissinger 1997). La reducción de nidada en el Halconcito Colorado suele ser común sobre todo cuando hay déficit de alimento y afecta al último pichón nacido (Bortolotti et al. 1991). No obstante, al tratarse de un solo pichón, es probable que se deba en mayor medida a la inexperiencia de los padres para satisfacer las demandas energéticas de toda la nidada (Hamer & Hill 1994). En el caso del Calancate Cabeza Azul y aunque éste sea el primer reporte para la especie, esta característica ya ha sido reportada en varias ocasiones para otras especies de psitácidos de similares características (Stoleson & Beissinger 1997; Berkunsky et al. 2017b). En el capítulo 6 se abordará en mayor detalle las características de las pérdidas de pichones.

El periodo de permanencia coincide con los ya reportados para ambas especies, aunque se amplían los rangos, ya que en el Halconcito Colorado se observaron periodos de hasta 35 días y en el Calancate Cabeza Azul de hasta 66 días (Pelham-Polk 2000; Butler et al. 2002; de la Peña 2013; Viana & Zocche 2016; Smallwood & Bird 2020). Igualmente, sería interesante en el futuro poder ajustar más estos valores mediante un marcaje de los individuos apenas eclosionan. Algo que en la mayoría de las ocasiones resultó imposible debido a las características propias de las cavidades donde se encontraban,

sobre todo por la profundidad de las de Calancate Cabeza Azul o la altura en el caso de los nidos de Cotorra utilizados por el Halconcito Colorado.

La supervivencia de los pichones fue relativamente alta en ambas especies ($\approx 92\%$). Estos resultados son congruentes con la mayoría de los datos previamente reportados y esperables en el Halconcito Colorado (72% Smith et al. 1972; 90% Bloom & Hawks 1983; 97% Toland & Elder 1987; 90-91% Wheeler 1992; 91% Varland & Loughin 1993; 79% Viana & Zocche 2016; 91% Shave & Lindell 2017; 90% Orozco-Valor & Grande 2020; 92% Morrow & Morrow 2021; sin embargo: 53% Alvarez & de la Cruz Lorenzo 1987; 43% Kellner & Rotchson 1988). En el Calancate Cabeza Azul, este resultado está bastante por encima del único que ha sido reportado para la especie (22% Carrillo 2007) en centro América o de otras especies de géneros similares (*i.e.*: *Aratinga strenua* $\approx 50\%$ Wermundsen 1998). Sin embargo, estas diferencias con el estudio de Carrillo (2007) por ejemplo, probablemente se deban a que ese trabajo mostró que la supervivencia de pichones era baja debido a que los Calancate Cabeza Azul en Venezuela son comúnmente extraídos de los nidos para su comercio como mascota. A diferencia de la mayoría de las rapaces, el comercio de psitácidos es una de las principales causas que han llevado a numerosas especies a tener su estado poblacional decreciente, incluido el Calancate Cabeza Azul (Berkunsky et al. 2017a; BirdLife International 2021b). Sin embargo, los resultados obtenidos en esta tesis provienen de un área protegida y sumado a la prohibición de traficar fauna, sería esperable que la supervivencia de los pichones sea mayor.

Si bien existen evidencias que indican que bajo ciertas circunstancias, tanto para rapaces como para psitácidos se podría manipular la proporción de sexos en función de los costos y beneficios para producir cada sexo, los resultados obtenidos no evidenciaron esa relación (Newton 1979; Trewick 1997; Taylor & Parkin 2008). Aquí la proporción de sexos de ambas especies mostraron resultados en donde se evidenció una equidad entre sexos. Igualmente, en un futuro sería interesante ver cómo es la proporción de sexos primaria para ver si las pérdidas de huevos durante el periodo de incubación y en donde no se pudieron identificar las causas de pérdidas guardan alguna relación con el sexo de los futuros pichones.

CAPÍTULO 5

CONDICIÓN FÍSICA Y ESTADO DE SALUD



5.1 » RESUMEN

La condición física de un individuo puede ser utilizada como un indicador de estado de salud, calidad de los individuos y hasta de calidad del hábitat. Este capítulo brinda información sobre la condición física y corporal de individuos adultos y pichones de Halconcito Colorado y Calancate Cabeza Azul durante su periodo reproductivo en el Caldenal pampeano. Se describieron características morfométricas (cuerda de ala, octava primaria, cola, tarso y peso) de los individuos y se analizó la presencia/ausencia de ectoparásitos y barras de estrés en sus cuerpos. Se utilizó un Índice de Condición Física (ICF), el cual relaciona medidas morfométricas observadas con valores esperados y se analizaron posibles factores que hagan variar dicho ICF. Como resultado se obtuvo información proveniente de 87 Halconcito Colorado pertenecientes a 36 familias distintas y de 117 Calancate Cabeza Azul pertenecientes a 52 familias. El 28% de los adultos y el 14% de los pichones de la rapaz presentaron ectoparásitos, mientras que para el psitácido fueron el 6% de los adultos y 34% de los pichones. En adultos y pichones de la rapaz se encontró el ácaro *Ornithonyssus bursa* y piojos del orden Phthiraptera, mientras que en adultos y pichones del psitácido se encontró la chinche *Ornithocoris toledo* y un pichón mostró signos de haber alojado una larva de la mosca *Philornis sp.* Ambas especies presentaron barras de estrés en sus plumas. El ICF promedio para los adultos de Halconcito Colorado fue de $-0,12 \pm 0,02$ y para el Calancate Cabeza Azul de $0,08 \pm 0,01$. El ICF de adultos de ambas especies fue mejor en las hembras que en los machos. El ICF de ambas especies no se vio afectado por la presencia de barras de estrés, el tamaño de puesta ni el número de volantones producidos, aunque este último requiere de mayores análisis. Para los pichones, el ICF promedio fue de $0,09 \pm 0,01$ (Halconcito Colorado) y $0,02 \pm 0,02$ (Calancate Cabeza Azul), mostrando en ambos casos asociaciones negativas con la fecha en cual fueron anillados. Para los adultos de ambas especies se pudo observar que el ICF puede ser un potencial indicador del estado de salud de los individuos, pero no así para los pichones. La información recabada en este capítulo amplía el conocimiento sobre la condición física, características morfométricas y estado de salud del Halconcito Colorado y el Calancate Cabeza Azul en el Caldenal.

5.2 » INTRODUCCIÓN

A lo largo de su ciclo anual, el balance energético de las aves se ve alterado en función de las demandas fisiológicas del momento, siendo la etapa de crianza de los pichones una de las que mayor demanda energética requiere por parte de los padres (Carey 1996). Los desequilibrios energéticos en esta etapa pueden comprometer las necesidades de los pichones y a su vez la supervivencia de los progenitores (Doménech & Senar 1997). Como consecuencia, la variabilidad en la condición física o corporal del individuo puede ser analizado y serviría para comprender aspectos claves sobre la biología, ecología o etología de las especies (Brown 1996). De este modo, se puede asumir que la condición física, en términos generales, puede ser utilizada como un indicador de estado de salud, calidad de los individuos y hasta de calidad del hábitat (Johnson 2007; Peig & Green 2009).

La condición física o corporal puede ser definida como la energía acumulada (principalmente en forma de lípidos y proteínas) en el cuerpo de un ave y suele verse reflejada en algún aspecto morfológico o fisiológico del individuo (Brown 1996; Carey 1996; Peig & Green 2009). Aunque en las aves, la condición física suele estar determinada principalmente por los niveles de grasa acumulada y de masa muscular, no necesariamente debe asumirse que aquellos individuos con mayor peso son los que se encuentran en mejores condiciones (Evans & Smith 1975; Doménech & Senar 1997). Es por ello que, en estos casos, suele relacionarse la masa corporal del individuo con alguna medida de tamaño estructural para determinar la condición física de los individuos (Labocha & Hayes 2012). De este modo, en estudios ornitológicos, esta relación puede estar expresada a través del índice de condición física (ICF; Green et al. 2001, Labocha & Hayes 2012). Aunque la condición física de las aves guarda una estrecha relación con la disponibilidad de alimento y la eficiencia que poseen los individuos para conseguirla, otros factores extrínsecos (e.g.: características del hábitat, clima, competencia, etc.) e intrínsecos (e.g.: edad, sexo, estado fenológico, estado de salud, nivel de estrés, presencia/ausencia de parásitos, entre otros) pueden ser condicionantes (Carey 1996; Peig & Green 2009).

Numerosos estudios han abordado las ventajas y desventajas de poseer una buena o mala condición física en las aves y como las afectaría. Por ejemplo, que un individuo se encuentre en un óptimo estado corporal respecto de sus pares podría beneficiarlos al momento de usar o seleccionar un tipo de nido, en la competencia sexual por una pareja, en la adecuación de su ciclo fenológico en función de los recursos disponibles, en la posibilidad de inversión parental (tamaño de puesta o camadas mayores), en la cría de pichones con mejor condición física o hasta inclusive en la obtención de un mayor éxito reproductivo general (Wiebe & Bortolotti 1995; Brown 1996; Greenwood & Dawson 2011; Milenkaya et al. 2015). Asimismo, en algunos casos las hembras poseen mejor condición física que los machos debido a la acumulación de energía antes de la puesta de huevos, situación que le es indiferente a los machos (Sergio et al. 2007; Cresswell 2009). También se ha observado en algunas especies que los machos pueden tener peores condiciones físicas debido a los requerimientos energéticos que conllevan el cuidado y mantención de huevos, pichones y su pareja que generalmente está en el nido o cercano a éste (Newton 1979; Juniper & Parr 1998). Por otro lado, para algunos loros se ha demostrado que los ectoparásitos que se alojan en sus plumas se relacionan con una reducción en la condición física de los individuos afectando negativamente su éxito reproductivo (Burt et al. 2011). A su vez, otros estudios sobre rapaces han relacionado la presencia de barras de estrés en las plumas (*-fault bars*) con una baja condición física que, consecuentemente, puede ser producto de una baja calidad ambiental (Negro et al. 1994; Bortolotti et al. 2002).

Poco se sabe sobre aspectos relacionados a la condición física y qué factores podrían alterarla en el Halconcito Colorado y el Calancate Cabeza Azul. Sólo un estudio abordó esta temática para la rapaz, en donde no encontraron evidencias claras entre la condición física de los individuos y los diferentes ambientes que ocupan en la región (Orozco-Valor 2019). Es por ello que estudiar la condición física de los individuos a través de su relación con algunas características específicas del hábitat, de sus parámetros reproductivos y de su estado de salud, servirían como indicador de aptitud y

podrían ayudar a conocer más a las especies y sugerir acciones de manejo directamente sobre éstas.

5.2.1 » Objetivos

El objetivo general de este capítulo es brindar información básica sobre la condición física y corporal de los individuos durante el periodo reproductivo. Los objetivos específicos son: a) describir las características morfométricas generales para cada especie (cuerda de ala, octava primaria, cola, tarso y peso), b) determinar el Índice de Condición Física (ICF) general para cada especie y para cada individuo capturado (adulto y pichón), c) analizar el estado corporal de los individuos (presencia/ausencia de ectoparásitos y/o barras de estrés), d) analizar posibles factores que hagan variar el ICF en adultos (e.g.: sexo, presencia/ausencia de ectoparásitos, presencia/ausencia de barras de estrés), e) analizar si el ICF de adultos y pichones es afectado según la fecha de captura y anillamiento de los mismos y f) analizar si el ICF tiene injerencias sobre algunos parámetros reproductivos (tamaño de puesta y número de volantones producidos).

5.2.2 » Hipótesis

Se trabajó sobre las siguientes hipótesis:

- a) El sexo de los individuos afecta la condición física (predicción: dado la inversión energética según el sexo de los individuos en el cuidado y mantención de huevos y pichones, las hembras adultas presentarán mayores ICF que los machos, ya que las hembras *a priori* pasan más tiempo realizando tareas de cuidado dentro del nido y los machos por afuera del nido).
- b) La presencia/ausencia de ectoparásitos influyen en la condición física (predicción: individuos adultos con ectoparásitos presentarán menores ICF).
- c) La presencia/ausencia de barras de estrés influye en la condición física (predicción: los individuos que tengan una peor condición física lo expresarán a través de señales físicas como son las barras de estrés).
- d) La inversión diferencial de recursos y energía, tanto de los adultos como de los juveniles a lo largo de la reproducción, se verá reflejado en la

condición física de los individuos (predicción: aquellos individuos adultos y pichones anillados en fechas más tardías durante la época reproductiva presentarán menores ICF).

- e) La condición física de los adultos y familias reproductoras se relaciona con la posibilidad de inversión parental de los individuos, afectando el tamaño de puesta y número de volantones producidos (predicción: individuos o familias reproductoras con mayor ICF pondrán puestas de mayor tamaño y producirán mayor número de volantones).

5.3 » MATERIALES Y MÉTODOS

5.3.1 » Morfometría, presencia de ectoparásitos y señales de estrés

A cada individuo capturado (ver capítulo 2) de ambas especies se le tomaron medidas morfométricas utilizando reglas metálicas (1 mm), calibre analógico (0,01 mm) y a su vez se pesaron con una balanza digital (0,1 g) con el objetivo de ampliar los registros para cada especie (Ralph et al. 1993; Bub 1996). En el caso del Calancate Cabeza Azul las medidas se utilizaron para desarrollar y caracterizar el crecimiento de los pichones (ver Anexo 2). Las medidas incluyeron la cuerda de ala (no aplastada), la longitud de la octava pluma primaria, la longitud de la cola (desde la inserción de las timoneras hasta el extremo de la timonera más larga), la longitud del tarso y el peso (Ralph et al. 1993; Bub 1996). A su vez, cuando fue posible se determinó el sexo de los individuos (ver capítulo 2 y 4).

El plumaje de los individuos fue examinado en busca de ectoparásitos y barras de estrés (Jovani & Rohwer 2016). En algunos casos se empleó una lupa de mano para facilitar la tarea. Los ectoparásitos que no pudieron ser identificados en el campo, fueron recolectados, fijados en alcohol 70% e identificados en laboratorio utilizando un microscopio de disección (Olympus SZ2-ILST) y material de referencia. Todas las muestras fueron depositadas en las colecciones de la Universidad Nacional de La Pampa.

5.3.2 » Análisis

El Índice de Condición Física (ICF) de cada individuo (adulto y pichón) de Halconcito Colorado y Calancate Cabeza Azul fue estimado a partir del cálculo de los residuos de la regresión de la media geométrica del logaritmo neperiano del peso corporal y el logaritmo neperiano de la longitud de la pluma octava primaria del ala de cada individuo y del valor medio. Para ello se siguió la fórmula propuesta por Peig & Green et al. (2009):

$$ICF = M_i * \left(\frac{L_0}{L_i} \right)^{b_{RMA}}$$

M_i = ln del peso observado del individuo.
 L_0 = ln del valor medio de la octava primaria (de todos los adultos o de todos los pichones).
 L_i = ln del valor de la octava primaria del individuo.
 b_{RMA} = pendiente de la regresión del eje mayor estandarizado.

El b_{RMA} fue obtenido a partir del software RMA, el cual calcula un peso esperado para cada individuo (Bohonak 2002). El ICF puede tomar valores entre -1 a 1 en donde valores bajos representan baja condición física y altos buena condición física.

Se obtuvieron por separado los ICF de cada especie. Además, se obtuvieron por separado los ICF de adultos y de pichones en relación a las variables propuestas que se asumió que podrían tener efecto sobre dicho ICF. En el caso de los adultos y a través de los análisis exploratorios, los resultados obtenidos y las recomendaciones bibliográficas (Heath et al. 2011), se decidió analizar además los machos separados de las hembras una vez que se confirmaron diferencias. De este modo, para los adultos de cada especie se construyeron Modelos Lineales (LM; ver capítulo 2) utilizando el ICF como variable respuesta y para evaluar, en una primera instancia el efecto del sexo (macho o hembra) y, posteriormente, la presencia/ausencia de ectoparásitos y la presencia/ausencia de barras de estrés por sexo. También, se evaluaron posibles alteraciones de los parámetros reproductivos (tamaño de puesta y número de volantones) en adultos machos y hembras según su ICF. Tanto para adultos y pichones se evaluó si la fecha de anillado tenía efecto sobre el ICF.

5.4 » RESULTADOS

Se obtuvo información relacionada a las características morfométricas y condiciones corporales provenientes de 87 individuos (2016/17 = 43; 2017/18

= 32; 2018/19 = 12) de Halconcito Colorado pertenecientes a 36 familias distintas (36 adultos y 51 pichones) y de 117 individuos (2016/17 = 20; 2017/18 = 70; 2018/19 = 27) de Calancate Cabeza Azul pertenecientes a 52 familias (35 adultos y 82 pichones; Fig 5.1; Tabla 5.1; Anexo 2). El pico de captura fue en diciembre para la rapaz y en enero para el psitácido (Fig. 5.1).

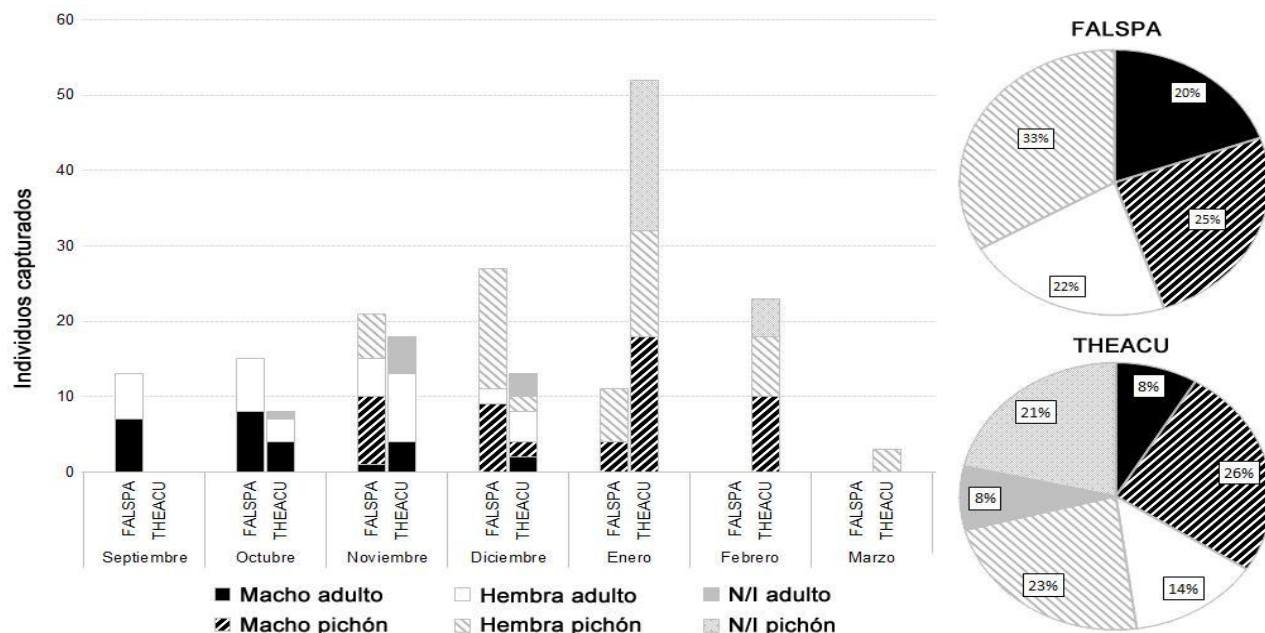


Figura 5.1: Cronología de los individuos capturados y porcentajes de éstos en función del sexo y la edad para el Halconcito Colorado (*Falco sparverius*; FALSPA) y el Calancate Cabeza Azul (*Tectocercus acuticaudatus*; THEACU) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina (N/I = sexo no identificado).

5.4.1 » Condición física y estado sanitario de adultos

En diez adultos (28%) de Halconcito Colorado se encontraron ectoparásitos: en ocho de ellos se encontró *Ornithonyssus bursa* (ácaros de la familia Arachnida) y en otros dos piojos del orden Phthiraptera. En dos adultos de Calancate Cabeza Azul (6%) se encontró *Ornithocoris toledo* (chinches de la familia Cimicidae). A su vez, diez adultos de Halconcito Colorado (28%) y nueve adultos de Calancate Cabeza Azul (26%) tenían barras de estrés en sus plumas (Fig. 5.2). En resumen, en el 28% de los Halconcito Colorado y el 26% de los Calancate Cabeza Azul se encontró al menos un tipo de afección (presencia de ectoparásitos o barras de estrés), en el 14% de los Halconcito Colorado y el 3% de los Calancate Cabeza Azul las dos tipos de afecciones y el restante 48% de los Halconcito Colorado y 71% de los Calancate Cabeza Azul ninguna.



Figura 5.2: Ejemplificación (flechas) de barras de estrés en individuos de Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina.

Tabla 5.1: Resumen de las medidas morfométricas y el peso de adultos de Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y el Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina. Los valores corresponden a Media $\pm$ EE (rango; n). N/I = sexo no identificado. Para más información ver Anexo 2.

	Halconcito Colorado		Calancate Cabeza Azul		
	Macho	Hembra	Macho	Hembra	N/I
Cuerda de ala (cm)	19,4 $\pm$ 0,1 (18,5-20,1; 17)	20,3 $\pm$ 0,1 (19,3-21,2; 19)	19,5 $\pm$ 0,2 (18,6-20,4; 10)	19,2 $\pm$ 0,1 (18,3-20,1; 16)	19,1 $\pm$ 0,1 (18,7-19,6; 9)
Octava primaria (cm)	14,9 $\pm$ 0,2 (11,4-15,6; 17)	15,8 $\pm$ 0,1 (15,3-16,6; 19)	14,8 $\pm$ 0,1 (14,3-15,6; 10)	14,6 $\pm$ 0,1 (14,0-15,3; 16)	14,8 $\pm$ 0,1 (14,5-15,2; 9)
Cola (cm)	13,4 $\pm$ 0,2 (12,6-16,1; 17)	13,1 $\pm$ 0,3 (10,1-14,5; 19)	18,1 $\pm$ 0,4 (15,2-20,0; 10)	18,0 $\pm$ 0,2 (16,9-19; 16)	18,1 $\pm$ 0,2 (17,5-19; 9)
Tarso (cm)	3,6 $\pm$ <0,1 (3,3-3,8; 17)	3,6 $\pm$ <0,01 (3,3-4,2; 19)	2,0 $\pm$ 0,1 (1,8-2,6; 10)	1,9 $\pm$ <0,1 (1,7 $\pm$ 2,3; 16)	1,9 $\pm$ <0,1 (1,7-2,0; 9)
Peso (g)	107,0 $\pm$ 1,8 (95,1-120,2; 17)	135,1 $\pm$ 3,4 (111,4-157,4; 19)	181,6 $\pm$ 6,0 (134,3-207,0; 10)	193,6 $\pm$ 2,5 (176,2-211,3; 16)	191,3 $\pm$ 3,8 (172,4-205,9; 9)

El ICF promedio para los adultos de Halconcito Colorado fue de $-0,12 \pm 0,02$ ($-0,34$ a $0,13$; 36) y no estuvo asociado a la fecha en la que fueron capturados los individuos (Tabla 5.2; Anexo 3). Los adultos de Calancate Cabeza Azul mostraron un ICF promedio de $-0,08 \pm 0,01$ ($-0,40$ a $0,04$; 35) y tampoco mostraron asociaciones con la fecha en la cual fueron capturados y marcados los individuos (Tabla 5.2).

Tabla 5.2: Resumen de los ML más competitivos que fueron seleccionados ($\Delta AIC_c < 2$) que relacionan el índice de condición física (ICF) de los adultos de Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y de Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) según la fecha en que fueron anillados en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina. Los modelos muestran los valores de: número de parámetros (k), ΔAIC_c y peso de cada modelo (W_i).

Modelo (ICF ~ Fecha de anillado)	K	logLik	AIC _c	ΔAIC_c	W_i
Halconcito Colorado					
ICF _(.)	2	19,46	-34,5	0,00	0,571
ICF _(Fecha de anillado)	3	20,36	-34,0	0,57	0,429
Calancate Cabeza Azul					
ICF _(.)	2	51,45	-98,5	0,00	0,763

Sólo en el caso del Halconcito Colorado los machos (♂) tuvieron un menor ICF respecto de las hembras (♀) ($\Delta AIC_c < 2$; Tablas 5.3 y 5.4; Fig. 5.3). También se observó gran variabilidad del ICF entre las distintas familias (Fig. 5.4). A pesar de no haber podido ser modelado debido a la falta de convergencia, para las dos especies se pudo observar que en casi todos los casos en donde

se habían capturado a los adultos reproductores de una pareja, los machos tuvieron un menor ICF que las hembras (Fig. 5.4).

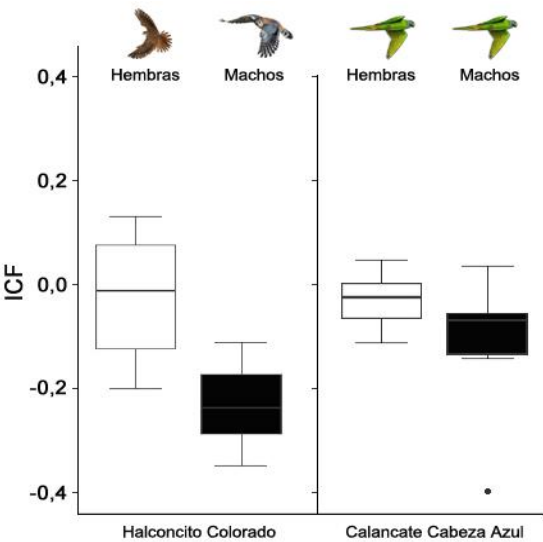


Figura 5.3: boxplots para el Índice de Condición Física (ICF) de adultos de Halconcito Colorado (*Falco sparverius*; rojo) y Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*; verde) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina.

Tabla 5.3: Resumen de los ML más competitivos que fueron seleccionados ($\Delta AIC_c < 2$) que relacionan el sexo con el índice de condición física (ICF) de los adultos de Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y de Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina. Los modelos muestran los valores de: número de parámetros (k), ΔAIC_c y peso de cada modelo (W_i).

Modelo (ICF ~ Sexo)	K	logLik	AIC _c	ΔAIC_c	W_i
Halconcito Colorado					
ICF _(sexo)	3	34,53	-62,3	0,00	1,000
Calancate Cabeza Azul					
ICF _(sexo)	3	40,16	-73,2	0,00	0,619
ICF _(.)	2	38,38	-72,2	0,97	0,381

Tabla 5.4: Coeficientes beta (± 1 EE) e intervalos de confianza al 95% (IC) estimados para el sexo del modelo de índice de condición física (ICF) en adultos de Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina.

Parámetro	Coeficientes $\pm$ E.E.	95% IC	
		Inferior	Superior
Constante (β_0)	-0,02 $\pm$ 0,02	-0,07	0,02
Sexo	-0,21 $\pm$ 0,03	-0,28	-0,15

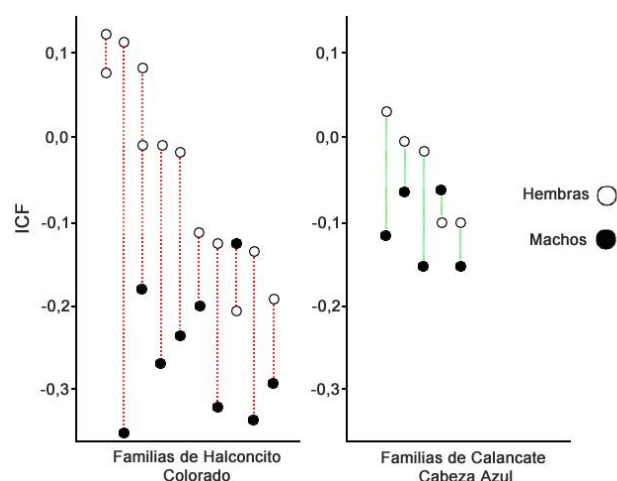


Figura 5.4: Índice de condición física (ICF) de adultos de Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina. Las líneas punteadas unen a individuos de la misma familia, los cuales son representados por círculos.

La presencia o ausencia de ectoparásitos no tuvo efecto sobre el ICF de los Halconcito Colorado. En el caso de los Calancate Cabeza Azul, la presencia/ausencia de ectoparásitos no pudo ser modelada, ya que sólo un macho y una hembra presentaron éstos y los modelos mostraron problemas de convergencia. Por otro lado, tanto para la rapaz como para el psitácido, aquellos individuos que tenían señales de estrés (Fig. 5.2) no difirieron en el ICF con respecto de aquellos que no presentaron dichas señales (Tabla 5.5; Anexo 3). Para todos los casos el modelo nulo fue el que mostró mejor soporte.

Tabla 5.5 Resumen de los MLG más competitivos ($\Delta AIC_c < 2$) que relacionan la presencia de ectoparásitos y la presencia de señales de estrés con el índice de condición física (ICF) de machos (♂) y hembras (♀) adultas de Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina. Los modelos muestran los valores de: número de parámetros (k), ΔAIC_c y peso de cada modelo (W_i).

		Modelo	K	logLik	AIC _c	ΔAIC_c	W_i
Halconcito Colorado							
♂	Ectop.	ICF _(.)	2	20,26	-35,7	0,00	0,681
		ICF _(presencia de ectoparásitos)	3	20,99	-34,1	1,52	0,319
♀	Estrés	ICF _(.)	2	20,26	-35,7	0,00	0,776
		ICF _(.)	2	15,50	-26,2	0,00	0,593
	Ectop.	ICF _(presencia de ectoparásitos)	3	16,55	-25,5	0,75	0,407
		ICF _(.)	2	15,50	-26,2	0,00	0,578
		ICF _(señales de estrés)	3	16,61	-25,6	0,63	0,422
Calancate Cabeza Azul							
♂	Estrés	ICF _(.)	2	13,80	-21,6	0,00	0,906
♀		ICF _(.)	2	26,44	-48,0	0,00	0,805

Por último, a pesar de que sólo en un modelo el número de volantones producido de Halconcito Colorado mostró relación con el ICF de los machos (Tabla 5.6), esta relación no fue clara (Tabla 5.7). En el resto de los modelos

lineales del ICF (por separado entre hembras y machos) de Halconcito Colorado no mostró relaciones claras ni con el tamaño de puesta ni con la cantidad de volantones producidos, ya que el modelo nulo (.) fue el mejor ranqueado. Para el Calancate Cabeza Azul ninguno de los modelos que relacionó el ICF mostró efectos sobre los parámetros reproductivos (Tabla 5.6).

Tabla 5.6: Resumen de los ML más competitivos ($\Delta AIC_c < 2$) que relacionan los parámetros reproductivos (tamaño de puesta y n° de volantones) con el índice de condición física (ICF) de machos (♂) y hembras (♀) en adultos de Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina. Los modelos muestran los valores de: número de parámetros (k), ΔAIC_c y peso de cada modelo (W_i).

Modelo			K	logLik	AIC _c	ΔAIC _c	W _i
Halconcito Colorado							
♂	Tamaño de puesta	ICF _(.)	2	10,67	-15,3	0,00	0,670
		ICF _(Tamaño de puesta)	3	12,36	-13,9	1,42	0,330
	N° de volantones	ICF _(Volantones)	3	22,20	-36,6	0,00	0,612
		ICF _(.)	2	20,26	-35,7	0,91	0,388
♀	Tamaño de puesta	ICF _(.)	2	12,15	-19,2	0,00	0,587
		ICF _(Tamaño de puesta)	3	13,45	-18,5	0,70	0,413
	N° de volantones	ICF _(.)	2	15,50	-26,2	0,00	0,770
		Calancate Cabeza Azul					
♂	Tamaño de puesta	ICF _(.)	2	13,80	-21,6	0,00	0,849
		ICF _(.)	2	13,80	-21,6	0,00	0,689
	N° de volantones	ICF _(Volantones)	3	15,41	-20,0	1,59	0,311
		ICF _(.)	2	26,44	-48,0	0,00	0,796
♀	N° de volantones	ICF _(.)	2	26,44	-48,0	0,00	0,772

Tabla 5.7: Coeficientes beta ($\pm$ E.E) e intervalos de confianza al 95% (IC) estimados para el número de volantones del modelo de análisis de condición física (ICF) de machos adultos de Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina.

Modelo	Parámetro	Importancia	Coeficientes ± E.E.	95% IC	
				Inferior	Superior
Halconcito Colorado					
♂	Constante (β_0)		-0,22 ± 0,03	-0,27	-0,17
	N° de volantones	0,61	-0,03 ± 0,01	-0,05	0,02

5.4.2 » Condición física y estado sanitario de pichones

En el Halconcito Colorado, siete pichones (14%) presentaron ectoparásitos: cinco tuvieron ácaros *Ornithonyssus bursa* (familia Arachnida) y dos tuvieron piojos (orden Phthiraptera). En el Calancate Cabeza Azul se encontró *Ornithocoris toledo* (chinchas de la familia Cimicidae) en 28 pichones (34%) e incluso en una ocasión se pudo observar a tres individuos de una misma nidada muertos y repletos de estas chinchas. Además, un pichón mostró signos de haber alojado una larva de *Philornis* sp. (Familia Muscidae, Fig. 5.5). Ningún pichón de Halconcito Colorado presentó barras de estrés en

sus plumas, mientras que 43 pichones de Calancate Cabeza Azul (51%) mostraron barras de estrés en sus plumas, similares a las de los adultos (Fig. 5.3). En conclusión, el 38% de los individuos de Calancate Cabeza Azul poseía algún tipo de afección (presencia de ectoparásitos o barras de estrés), el 24% los dos tipos de afecciones y el 38% restante ninguna. Las medidas morfométricas de los individuos y curvas de crecimiento son presentadas en el Anexo 2.



Figura 5.5: Pichones de Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) con presencia de *Ornithocoris toledo* (izquierda) y posible *Philornis* sp. (derecha) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina.

En general, el ICF promedio para los pichones de Halconcito Colorado fue de $0,09 \pm 0,01$ (-0,33 a 0,31; 51) y no mostró asociaciones con la fecha en cual fueron anillados (Tabla 5.8 y 5.9; Anexo 3). En el caso del Calancate Cabeza Azul el ICF de los pichones fue de $0,02 \pm 0,02$ (-0,54 a 0,50; 82) y a pesar de haber ranqueado mejor el modelo que contenía la fecha de anillamiento (Tabla 5.8), el efecto no fue claro (Tabla 5.9). Debido a que ambas especies mostraron variaciones no lineales en sus pesos observados (ver Anexo 2), donde hubo un pico de éstos a edades medias de los pichones, las

estimaciones subsecuentes carecerían de sentido y sería difícil su interpretación a diferencia de lo que ocurre con los adultos.

Tabla 5.8: Resumen de los ML más competitivos ($\Delta AIC_c < 2$) que relacionan el índice de condición física (ICF) de los pichones de Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y de Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) según la fecha en que fueron anillados en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina. Los modelos muestran los valores de: número de parámetros (k), ΔAIC_c y peso de cada modelo (W_i).

Modelo	K	logLik	AIC _c	ΔAIC_c	W_i
Halconcito Colorado					
ICF _(t)	2	45,17	-86,1	0,00	0,735
Calancate Cabeza Azul					
ICF _(Fecha de anillado)	3	49,99	-93,8	0,00	0,550
ICF _(t)	2	48,73	-93,4	0,40	0,450

Tabla 5.9: Coeficientes beta ($\pm$ EE), importancia (suma de los pesos) e intervalos de confianza al 95% (IC) estimados para la fecha de anillado del modelo de índice de condición física (ICF) de pichones de Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina.

Parámetro	Importancia	Coeficientes $\pm$ E.E.	95% IC	
			Inferior	Superior
Constante (β_0)		-0,04 $\pm$ 0,06	-0,17	0,08
Fecha de anillado	0,55	0,01 $\pm$ 0,01	-0,01	0,01

5.5 » DISCUSIÓN

La información recabada en este capítulo amplía el conocimiento sobre la condición física, características morfométricas y estado de salud del Halconcito Colorado y el Calancate Cabeza Azul. En general los machos adultos presentaron valores más bajos de condiciones físicas que las hembras adultas, siendo esto más claro en el caso del Halconcito Colorado. Ninguna de las dos especies mostró efectos claros del ICF sobre los parámetros reproductivos, sin embargo, requiere de mayores estudios. Por otro lado, no hubo relaciones claras entre la condición física y las barras de estrés o la presencia de ectoparásitos.

Si bien se podría esperar un gran desgaste energético de los adultos a medida que avanza la temporada reproductiva, debido a los requerimientos energéticos de los pichones y de los propios adultos, los resultados de este capítulo no parecen apoyar esta idea en el caso de las dos especies estudiadas (Freed 1981; Portugal & Guillemette 2011). Es probable que, entre otros factores, la condición física inicial de los padres sea el condicionante para comenzar con la temporada reproductiva, donde una buena condición

desencadenaría el resto de los procesos reproductivos (Milenkaya et al. 2015). Por ejemplo, diversos estudios han sugerido que la obtención de la suficiente energía en forma de grasa o masa muscular en estadíos tempranos es uno de los detonantes para comenzar con la postura de huevos (Drent & Daan 1980; Sergio et al. 2007; Cresswell 2009). Incluso en algunos casos, estos efectos son tan marcados que se puede predecir el éxito reproductivo en función de la condición física inicial (Milenkaya et al. 2015). Sin embargo, la baja variación aparente en el ICF durante el transcurso de la temporada que fue encontrado en esta tesis proviene de datos obtenidos en mediciones únicas y no de seguimientos continuos de los individuos durante la temporada, con lo cual es posible que variaciones individuales enmascaren esa evolución temporal de la condición física (Brown 1996; Peig & Green 2009). Aunque la fecha en que fueron anillados los adultos durante los diferentes estadíos no pareció tener efectos relevantes en el ICF, sería interesante en un futuro recapturar a los individuos varias veces durante la temporada reproductiva para así poder medir una mayor cantidad de veces los parámetros morfométricos y el peso, y de este modo obtener un mejor reflejo de cómo son las fluctuaciones completas del ICF en los individuos.

Sólo en el Halconcito Colorado se pudo observar que las hembras adultas presentaron una mayor condición física respecto de los machos. Incluso en la mayoría de los casos que se capturó tanto a las hembras como los machos adultos de la misma nidada, las hembras poseían un mayor ICF. Estas diferencias serían las esperables para el Halconcito Colorado y hasta incluso deben tenerse en cuenta en los análisis e interpretaciones posteriores (Heath et al. 2011), ya que podrían estar enmascarando el dimorfismo sexual invertido, algo común a la gran mayoría de las aves rapaces (Smallwood & Bird 2020). Sin embargo, la acumulación de grasas y proteínas que las hembras absorberían previamente, antes del comienzo de la reproducción, les produciría grandes ventajas al momento de poner los huevos, situación que le es independiente a los machos y podría reflejar estas diferencias en los ICF (Sergio et al. 2007; Cresswell 2009). Por otro lado, la provisión de alimento tanto para la hembra que incuba los huevos como para posteriormente los pichones, entre otras tareas, son realizadas (generalmente) en mayor medida

por los machos para rapaces y psitácidos (Newton 1979; Juniper & Parr 1998). De este modo, el costo energético que representa llevar a cabo esas actividades es probable que cause una reducción en el ICF de los machos respecto de las hembras.

Algunos estudios han demostrado que la presencia de parásitos y la carga parasitaria asociada que tienen las aves pueden afectar de forma negativa el estado de salud y la condición física de los individuos (Saggese 2007; Møller et al. 2009a; Burt et al. 2011; Dube et al. 2018; Segura & Palacios 2022). En particular, aquellos organismos que utilizan cavidades pueden verse especialmente afectados por los ectoparásitos (Wasylik 1971; Aramburú 2012). En el presente trabajo, en el caso de los adultos de Halconcito Colorado, la presencia de ectoparásitos como ácaros y piojos no se relacionó directamente con la condición física, a pesar de que casi un tercio de los individuos capturados tuvieron algún tipo de ectoparásito. Sin embargo, dado que la presencia de ectoparásitos fue asumida como un factor binario de presencia/ausencia y no se realizó una evaluación de la carga parasitaria, ni se tuvo en cuenta el tipo de especie parásito, este resultado debe ser tomado con cautela (Aramburú et al. 2013). Dado que estos hallazgos reafirman los registros en el área sobre la presencia de ácaros y piojos presentes en adultos y pichones de Halconcito Colorado (Liébana et al. 2011; Santillán et al. 2015), se recomienda y resalta la importancia de continuar haciendo estudios sobre estos grupos, los cuales pueden ser vectores de varias enfermedades relevantes, incluyendo el Virus del Oeste del Nilo (Nemeth et al. 2006; Orozco-Valor et al. 2019; Mansilla et al. 2020). Tanto en adultos como en pichones de Calancate Cabeza Azul se observó la presencia de chinches *Ornithocoris toledo*, ampliando los registros de éstos sobre el territorio argentino (Carpintero et al. 2011) y se deja abierta la posibilidad de la presencia de la mosca *Philornis* sp. en pichones (Aramburú et al. 2013). La presencia de chinches fue con mayor frecuencia en los pichones que en los adultos, sin embargo, esto puede deberse a que los pichones pasan más tiempo en los ambientes oscuros del nido y, posiblemente, a una menor capacidad que tienen los pichones para limpiarse de forma efectiva estos ectoparásitos (Carpintero et al. 2011; Aramburú 2012). Por otro parte, el hallazgo de tres pichones de Calancate

Cabeza Azul muertos con una severa infestación por estas chinches, sugiere que estos parásitos podrían al menos en forma puntual, tener un efecto serio sobre la supervivencia de los pichones de Calancate Cabeza Azul. En definitiva, para ambas especies y sobre todo para el caso de los pichones, los resultados concuerdan con lo ya reportado, en donde los individuos podrían sobrevivir cuando la carga parasitaria es baja (Lesko & Smallwood 2012; Orozco-Valor 2019). Sin embargo, factores no evaluados como los comportamentales podrían tener relevancia, ya que la conducta de acicalarse o limpiar los nidos constituye la primera barrera antiparasitaria, mientras que la segunda es la resistencia inmunológica o fisiológica de cada individuo (Hart 1997; Aramburú et al. 2013). En el futuro, es necesario contemplar y evaluar otros aspectos (e.g.: carga parasitaria) en relación a los ectoparásitos presentes en los individuos.

Las barras de estrés estuvieron presentes en casi un cuarto de los adultos en ambas especies y en más de la mitad (51%) de los pichones de Calancate Cabeza Azul (ausentes en pichones de Halconcito Colorado). A pesar de que diversos estudios han demostrado que las barras de estrés pueden ser utilizados como predictores de la condición física, los resultados obtenidos a partir de los modelos (sólo para adultos) sugieren que esta variable no fue buena predictora en ninguna de las dos especies (Doménech & Senar 1997; Bortolotti et al. 2002; Jovani & Rohwer 2016). Es posible que la presencia de las barras se deba a factores puntuales actuando a corto plazo en el momento de mudar las plumas y no debido a factores resultantes de periodos prolongados, como puede ser una baja condición física producto de una mala alimentación o escasez de recursos. Probablemente, las barras de estrés pueden haber sido causadas debido a factores puntuales de estrés como el contacto con la gente en la zona turística, más que a la falta de recursos alimenticios o el uso de ambientes inadecuados (King & Murphy 1984; Machmer et al. 1992; Negro et al. 1994; Prentice et al. 2008). Igualmente, no se deberían descartar otros factores, ya que existen estudios que han concluido que las barras de estrés son una consecuencia de intentos de depredación naturales que sufren las aves (Møller et al. 2009b; Jovani & Rohwer 2016). Como se observó en el capítulo anterior, una de las causas de pérdidas de

huevos y pichones identificada fue la depredación, por lo que no se descarta a este factor como señal de susceptibilidad a la depredación y no como un reflejo de la condición física individual. Sin embargo y como se observa, existen diferentes posiciones en relación a la efectividad de este parámetro como estimador de la condición física de un ave, ya que varios autores indican que la formación de estas barras sólo refleja periodos de estrés cortos y agudos en la vida de las aves, donde por algún motivo no han conseguido acumular la suficiente energía como para mantener el buen crecimiento de la pluma (Doménech & Senar 1997; Prentice et al. 2008; Jovani & Rohwer 2016). En el futuro sería necesario realizar experimentos con individuos controles para tener un mejor panorama de cómo es la formación de las barras de estrés en estas especies y, además, evaluar otro tipo de indicadores en relación al estrés y la condición física de los individuos para ver si existe alguna relación más clara entre éstos (Machmer et al. 1992; Negro et al. 1994; Doménech & Senar 1997; Nuñez et al. 2011; Jovani & Rohwer 2016; Orozco-Valor 2019).

Mientras que estados óptimos en la condición física podrían maximizar los parámetros reproductivos, malas condiciones físicas podrían producir lo contrario o hasta incluso el no poder reproducirse (Bortolotti 1994; Brown 1996; Tella et al. 2000; Sergio et al. 2007; Milenkaya et al. 2015; Orozco-Valor 2019). En esta tesis se pudo observar que los parámetros reproductivos (tamaño de puesta y cantidad de volantones) en los adultos de Halconcito Colorado no mostraron relaciones tan claras con el ICF, similar a lo observado en el caso de los Calancate Cabeza Azul. Sin embargo, sería interesante poder ampliar el número de muestreo de los individuos y familias para poder tener datos más fehacientes y, a su vez, para poder incluir otro tipo de variables como las ambientales, ya que es muy probable que estén relacionadas con la condición física de los individuos (Newton 1979; Laaksonen 2002).

La condición física de los individuos puede ser un factor determinante en la reproducción de las aves, pero es compleja de cuantificar (Peig & Green 2009; Nuñez et al. 2011). Incluso, esta medida puede reflejar el estado sanitario de un hábitat y hasta puede ser una gran ayuda en la detección temprana de problemas de degradación ambiental (Doménech & Senar 1997). Sin embargo, el principal factor que ha limitado este estudio es probablemente

el tamaño muestral, el cual nos permitió hacer inferencias limitadas. Además, se pudo observar que para los pichones, el ICF no resultó ser un buen predictor como sí lo puede ser para los adultos. En los pichones existe gran variabilidad en el peso y en la longitud de la 8^{va} primaria a medida que crecen, por lo que lo ideal sería obtener las medidas en una fecha estandarizada. Aunque ésta es una aproximación, existen otros métodos de cuantificación de la condición física que podrían tener acercamientos diferentes y reflejar de otro modo como se ve afectada la condición física por diversos factores, tales como niveles de corticosterona (Brown 1996; Nuñez et al. 2011; Labocha & Hayes 2012). A su vez, el nivel de escala utilizado o las variables analizadas es probable que muestren sólo una pequeña porción de lo que realmente puede afectar a los individuos. Las características morfométricas y la topografía de cada especie pueden ser muy diferentes entre los diversos géneros de aves, a pesar de tener requerimientos de anidación similares, como en el caso del Halconcito Colorado y el Calancate Cabeza Azul. En el futuro sería interesante evaluar cómo es la respuesta de la condición física utilizando las diferentes metodologías y escalas de trabajo, y teniendo en cuenta otros factores como la disponibilidad de alimento, el acúmulo de grasa y masa pectoral, carga parasitaria en cuerpo y sangre, la calidad de los padres y el clima, entre otros factores (Wolf et al. 1988; Orozco-Valor 2019; Cooper et al. 2020).

CAPÍTULO 6

SUPERVIVENCIA DE NIDOS



6.1 » RESUMEN

La supervivencia de los nidos, definida como la probabilidad de que al menos un volantón vuele del nido, es un parámetro clave del éxito reproductivo de las aves y su variación tiene consecuencias directas sobre la dinámica poblacional. En este capítulo se estima la supervivencia de nidos de Halconcito Colorado y de Calancate Cabeza Azul. Para el Halconcito Colorado, la probabilidad de supervivencia del nido fue del 29% y la tasa diaria de supervivencia del 98%. Para el Calancate Cabeza Azul la supervivencia acumulada del nido fue del 31% y la tasa diaria de supervivencia del 98,6%. Durante la incubación se produjeron la mayor cantidad de pérdidas de nidadas en ambas especies. En el Halconcito Colorado se observaron eventos de depredación por aves, de abandono del nido por sucesos climáticos severos y por competencia interespecífica con aves e insectos. En el Calancate Cabeza Azul se observaron eventos de depredación por aves y por mamíferos silvestres a excepción de dos nidos en donde personas extrajeron su contenido. A su vez, en el Calancate Cabeza Azul se observó que existieron casos de abandono del nidos relacionados a la competencia por la cavidad con otras aves e insectos. La tasa de supervivencia diaria de los nidos de la rapaz aumentó con la distancia hacia los nidos del psitácido, con la edad del nido, con el día de la temporada y con la altura de la cavidad, y disminuyó con la profundidad de las mismas. Las cavidades de tipo caja-nido mostraron mayor tasa diaria de supervivencia que las naturales. La tasa diaria de supervivencia de los nidos del psitácido aumentó con la edad del nido, pero también con el número de adultos por nido y disminuyó con la distancia a nidos conespecíficos. Los resultados de este capítulo muestran por primera vez los efectos de algunas características ambientales y temporales sobre la tasa diaria de supervivencia en nidos de Halconcito Colorado y el Calancate Cabeza Azul en Parque Luro, los cuales pueden ser explicados por diversos factores que actúan en forma conjunta o independiente en ambas especies.

6.2 » INTRODUCCIÓN

Los cambios en el éxito reproductivo tienen consecuencias directas sobre la dinámica de las poblaciones (Newton 1998). Es decir, tanto los factores propios de las aves, como los externos y/o ambientales, o incluso una conjugación de ambos, podrían generar variación en el éxito reproductivo y por lo tanto hacer crecer o disminuir una población. La supervivencia de los nidos, definida como la probabilidad de que al menos un volantón se desarrolle totalmente y abandone exitosamente el nido, es un parámetro clave para evaluar el éxito reproductivo de las aves (Rotella 2006). Así, con la estimación de este parámetro y la identificación de los factores que pueden afectarlo, se podrían predecir tendencias poblacionales, lo que en determinados casos, podría ser utilizado en el desarrollo de estrategias de conservación (Martin 1993; Rotella 2006).

En las aves, la depredación de huevos y pichones es la principal causa que afecta la supervivencia de nidos y tiene consecuencia sobre el reclutamiento de nuevos individuos (Ricklefs 1969; Martin 1993). Las tasas de depredación pueden variar según las características del nido (Lack 1968). En términos generales, las especies que nidifican en cavidades altas en árboles o acantilados son menos propensas a la depredación, respecto de las especies que construyen nidos abiertos sobre árboles o arbustos y éstas, a su vez, son menos propensas a la depredación que las especies que construyen nidos en el suelo (Martin & Li 1992; Newton 1998; Brightsmith 2005a). A su vez, las cajas-nido, por su diseño y recomendaciones de los sitios donde ubicarlas, son todavía menos propensas a la depredación (Bortolotti 1994; Møller 1994; Smallwood et al. 2009a). Sin embargo, otros factores que suelen afectar la supervivencia de los nidos, en menor medida, son el tipo y características del hábitat (Martin 1993; Segura & Berkunsky 2012), el comportamiento y calidad de los progenitores (Martin et al. 2000), la asistencia extra parental (Wegner 1976; Wolf et al. 1988; Royle et al. 2012) y la competencia por los sitios de anidación (Brightsmith 2005a; Cockle et al. 2015), entre otros.

Existen diversos métodos para evaluar la supervivencia. Sin embargo, en la mayoría de los casos la supervivencia de nidos es asumida como

constante, siguiendo los métodos del estimador aparente el cual tiende a sobreestimar la supervivencia y no otros métodos como el de la tasa de supervivencia diaria (TSD) que es más preciso y con mayores ventajas (Mayfield 1961 y 1975; Johnson & Shaffer 1990; Rotella et al. 2004; Rotella 2007; Burnham et al. 2011). Por ejemplo, Algunos estudios en falcónidos como el Halconcito Colorado (*Falco Sparverius*) o el Halcón Negro Chico (*Falco ruficularis*) muestran tasas de supervivencia (sobre todo aparente) del $\approx 65\%$ y del $\approx 66\%$, respectivamente (Cade 1982; Bierregaard & Kirman 2020; Smallwood & Bird 2020). En las rapaces, la principal causa de fracaso de nidos suele ser la depredación por rapaces de mayor tamaño, mamíferos o serpientes (Bildstein 2017; Smallwood & Bird 2020). Sin embargo, también se ha demostrado que la supervivencia de los nidos puede maximizarse cuando se utilizan cajas-nido, ya que se restringe el acceso de algunos depredadores (Hamerstrom et al. 1973; Miller 2002; Norris et al. 2018). Los loros suelen tener tasas de supervivencia muy variables, las cuales suelen estar entre el 30 y 60% (Masello & Quillfeldt 2002; Berkunsky et al. 2016). La depredación también suele ser el principal factor que afecta la supervivencia de nidos, la cual es causada generalmente por serpientes (Weatherhead & Blouin-Demers 2004; Brightsmith 2005a; Renton et al. 2015). No obstante, en algunas ocasiones la supervivencia de nidos en loros se ve drásticamente reducida (a valores de $<20\%$) cuando, además, existen causas ligadas a factores humanos (introducción de especies como ratas que depreden los nidos o extracción ilegal de pichones a edad temprana), como ocurre con la subespecie de Calancate Cabeza Azul *T. a. neoxena* que habita en Venezuela (Carrillo 2007).

El Caldenal pampeano es un sistema complejo y dinámico en donde se pueden encontrar alrededor de 339 especies nativas entre aves, mamíferos, reptiles y anfibios (ver capítulo 2; Menéndez & La Rocca 2006; Bruno et al. 2012). Aunque al menos el $\approx 20\%$ tiene la capacidad de depredar sobre niveles tróficos inferiores en ese sistema, sólo una fracción de estas especies puede depredar sobre animales que se encuentran dentro de las cavidades, debido a que sus características físicas restringen su acceso. Los sitios donde el Halconcito Colorado y el Calancate Cabeza Azul nidifican pueden ser muy variables (ver capítulo 3). En ambos casos, la depredación de huevos y

pichones sería una de las principales amenazas a su supervivencia (ver capítulo 4; Carrillo 2007; Smallwood & Bird 2020). No obstante, tanto como para el Halconcito Colorado como para el Calancate Cabeza Azul, existen muy pocos o ningún estudio en el que hayan evaluado que características de los sitios de nidificación o de los progenitores podrían hacer que se incremente o reduzca la probabilidad de supervivencia de los nidos en las diferentes etapas. En este sentido, el tratar de dilucidar si factores como la depredación afecta significativamente la supervivencia de los nidos resulta de gran interés para comprender aspectos relacionados a la ecología de las especies y del ecosistema que las alberga.

6.2.1 » Objetivos

El objetivo general de este capítulo es estimar la supervivencia de los nidos de Halconcito Colorado y Calancate Cabeza Azul y modelar la tasa de supervivencia diaria de los nidos (TSD) en función de características de los sitios de anidación, el momento de la temporada y el número de adultos por nido.

6.2.2 » Hipótesis

Se trabajó sobre las siguientes hipótesis:

- a) El tipo de nido condiciona la supervivencia (predicción: las cajas-nido maximizaran la tasa diaria de supervivencia en el caso del Halconcito Colorado al igual que las cavidades excavadas en el Calancate Cabeza Azul).
- b) La altura y la profundidad de la cavidad se relacionará con la supervivencia de los nidos (predicción: las cavidades localizadas a mayor altura y con mayor profundidad serán menos accesibles a los depredadores, por lo que tendrán una mayor tasa diaria de supervivencia).
- c) El número de adultos por nido influirá en el cuidado parental, en la defensa del nido y por lo tanto en su supervivencia (predicción: la tasa diaria de supervivencia será mayor en nidos con un mayor número de adultos),

- d) La distancia a nidos de conespecíficos afecta al desempeño de los adultos y por lo tanto a la tasa de supervivencia diaria de los nidos (predicción: dado que el Halconcito Colorado es una especie territorial, menores distancias a nidos de conespecíficos implicará una mayor competencia por el uso del espacio y por los recursos y, por lo tanto, tendrá efectos negativos sobre la supervivencia de los nidos. Por el contrario, en el caso del Calancate Cabeza Azul, dado que se trata de una especie social, adaptada a la vida en grupo, la supervivencia de sus nidos se incrementará al disminuir la distancia a nidos de conespecíficos).
- e) La distancia a nidos de heteroespecífico afectará a la tasa de supervivencia diaria de los nidos (predicción: dado que la cercanía a nidos de heteroespecífico aumentará la competencia por el espacio, una menor distancia a nidos de heteroespecífico se asociará con una menor supervivencia de los nidos de ambas especies),
- f) Dado que los recursos varían a lo largo de la temporada reproductiva, la estacionalidad de la fecha de puesta afectará a la supervivencia de los nidos (predicción: dado que los individuos de mejor calidad llegarán a tener las condiciones reproductivas óptimas antes, la fecha de puesta tendrá un efecto negativo sobre la probabilidad de supervivencia, siendo mayor en los nidos más tempranos, de esta manera comenzar la puesta de huevos tardíamente influirá negativamente en la supervivencia).
- g) La edad de los nidos afectarán a la tasa diaria de supervivencia (predicción: la supervivencia de los nidos disminuirá con la edad de los mismos, ya que el cebado continuo de pichones aumentaría la detectabilidad por parte de depredadores).

6.3 » MATERIALES Y MÉTODOS

6.3.1 » Trabajo de campo

Se monitorearon regularmente 100 intentos de reproducción en cavidades usadas por el Halconcito Colorado y 204 intentos por Calancate Cabeza Azul (ver capítulo 2). El intervalo entre visitas varió de 1 a 7 días, y los nidos fueron monitoreados desde la fecha de encuentro hasta que los pichones

volaron del nido o hasta que el nido fracasó. Los nidos fueron clasificados en función de su éxito (1 = exitoso, 0 = no exitoso). Una nidada fue considerada exitosa cuando produjo al menos un volantón. Los nidos que fracasaron (no exitosos) fueron considerados depredados cuando se encontraron restos de huevos, plumas, huesos u otro elemento que permita inferir la ocurrencia de un evento de depredación, o abandonados cuando luego de dos visitas consecutivas no se observaron rastros de los progenitores y los huevos estaban fríos o los pichones muertos. Se consideró como causa de abandono: 1) eventos climáticos adversos entre visitas consecutivas que produjeron inundación, degradación o caída del nido, 2) competencia, cuando se registró el fracaso en nidos en donde se observaron comportamientos agonísticos de los progenitores para con otras especies y posteriormente la otra especie usó la cavidad y 3) causa desconocida. Para identificar especies depredadoras o potenciales competidoras, se utilizaron dos cámaras trampa (Bushnell Trophy Cam HD) colocadas aleatoriamente entre el conjunto de nidos monitoreados durante las dos últimas temporadas. La configuración de éstas fue de tres fotos seguidas más un video de 10 segundos una vez detectado movimiento.

Para cada nido se determinó la fecha de encuentro (fecha en la que se vio por primera vez un nido activo, entendiendo por nido activo un nido con al menos un huevo, pichón o adulto incubando), la fecha de inicio (fecha de puesta del primer huevo), fecha de la última visita en la que el nido estuvo activo y la fecha de la última visita al nido posterior a que éste fuera exitoso, depredado o abandonado (Dinsmore et al. 2002; Rotella et al. 2004). En los nidos que no fueron encontrados en el momento de puesta, se estimó la fecha de inicio a través de un retrocálculo, el cual contemplaba el momento de la eclosión de los pichones o los días de desarrollo que éstos poseían (ver Griggs & Steenhof 1993 para Halconcito Colorado o Anexo 2 para Calancate Cabeza Azul). La fecha de fracaso del nido fue calculada como el día medio entre el último chequeo con el nido activo y el día en que se encontró el nido fracasado cuando se utilizó el estimador aparente. Cuando se usó el programa RMark (ver abajo) la fecha de fracaso fue calculada por el propio programa. El periodo de exposición considerado fue de 62 días para el Halconcito Colorado (2 días de puesta más 30 de incubación y 30 días de desarrollo de pichones en el nido)

y de 83 días para el Calancate Cabeza Azul (2 días de puesta más 25 de incubación y 56 días de desarrollo de pichones en el nido). En ambos casos se consideró puestas alternas y modales de 3 huevos y que la incubación comenzaba coincidentemente con la puesta del segundo huevo (ver capítulo 4; Arndt 1980; Pelham-Polk 2000; Butler et al. 2002; Smallwood & Bird 2020). En las puestas de huevos que fueron encontradas durante la etapa de incubación y se perdieron durante esa misma etapa, se utilizó como fecha de inicio la fecha media del periodo de incubación.

6.3.3 » Análisis

El estimador aparente de éxito fue calculado en base a los nidos encontrados en etapa de prepuesta y puesta. Se calculó tanto para el nido como para cada etapa de crianza (incubación y desarrollo de pichones) y se obtuvo a través del cociente entre los nidos exitosos y los nidos que iniciaron la puesta, expresados de manera porcentual (Johnson & Shaffer 1990).

También se calculó la tasa diaria de supervivencia (TDS), entendida como la probabilidad de una nidada de sobrevivir al día siguiente y la probabilidad de supervivencia acumulada (probabilidad de sobrevivir a un periodo completo de nidificación). La tasa diaria de supervivencia (TDS) se obtuvo según la siguiente fórmula:

$$TDS = \frac{\exp(\beta_0 + \sum_j \beta_j X_{ji})}{1 + \exp(\beta_0 + \sum_j \beta_j X_{ji})}$$

en donde los X_{ji} ($j = 1, 2, \dots, J$) son valores para J covariables en el día i y los β_j son los coeficientes a ser estimados a partir de los datos (Rotella et al. 2004).

El modelado de las TDS fue estimado usando el paquete RMark (Laake et al. 2019) a través del software Rstudio (R Core Team 2019). Para ello, se consideraron todos los nidos encontrados en las diferentes etapas (prepuesta, puesta, incubación y desarrollo de pichones), a excepción de los nidos que se excluyeron cuando la fecha de encuentro también fue la última vez que se vio activo el nido (Mayfield 1975; Dinsmore et al. 2002). Los intentos reproductivos sucesivos en una misma cavidad y entre temporadas fueron considerados como eventos independientes para el análisis de TDS. Para los nidos considerados en el análisis de TSD fue necesario que cumplieran las siguientes

condiciones: 1) la fecha y estado en que se encontró el nido, 2) la última fecha y estado en que se revisó el nido, 3) la última fecha en que se constató que el nido era viable y 4) los chequeos periódicos del nido por parte del investigador no debían superar los 7 días (Dinsmore et al. 2002; Rotella et al. 2004; Shaffer 2004).

Luego de un análisis exploratorio, las covariables (ver capítulo 3 y 4) incorporadas a los modelos de TDS fueron: 1) tipo de cavidad (natural o artificial en el caso del Halconcito Colorado y excavado o no-excavado en el caso del Calancate Cabeza Azul), 2) número de adultos relacionados a la cavidad, 3) profundidad de la cavidad (cm), 4) Altura de la cavidad (cm), 5) distancia al vecino conespecífico más cercano (m), 6) distancia al vecino heteroespecífico (entre las especies estudiadas) más cercano (m), 7) edad del nido (número de días que transcurrieron desde que se inició la puesta de huevos hasta su destino final) y 8) tiempo (número de días que transcurrieron desde el 1° de septiembre hasta que comenzó el evento reproductivo). Las distancias entre el vecino conespecífico y heteroespecífico se obtuvieron utilizando la herramienta matriz de distancia en el software QGIS 3.6.0-Noosa (QGIS Development Team 2020; ver capítulo 3). Las variables temporales fueron obtenidas mediante las funciones del RMark (Rotella et al. 2004). Las covariables no fueron estandarizadas siguiendo las recomendaciones teóricas (Dinsmore et al. 2002).

6.4 » RESULTADOS

En los nidos de Halconcito Colorado, se obtuvieron para los 100 intentos reproductivos 2705 días de exposición del nido (2016/17 = 1088; 2017/18 = 877; 2018/19 = 740), mientras que en los 204 intentos de Calancate Cabeza Azul se alcanzaron 6285 días de exposición del nido (2016/17 = 1773; 2017/18 = 2384; 2018/19 = 2128). Casi dos tercios de los nidos (67 de 100 nidos) de la rapaz fueron encontrados previo o durante la puesta de los huevos, mientras que el resto en etapa de incubación (32 nidos) o desarrollo de pichones (1 nido). En el caso del psitácido, el 65% de los nidos (132 de 204 nidos) se localizaron antes o durante la puesta de huevos, mientras que el

resto se encontró en la etapa de incubación (68 nidos) o de desarrollo de pichones (4 nidos).

Estimador aparente de la supervivencia del nido

El 45% de los nidos de Halconcito Colorado encontrados antes y durante la puesta completó la incubación (30 de 67), mientras que el 37% produjo al menos un volantón (25 de 67). En el caso del Calancate Cabeza Azul, el 52% de los nidos que fueron hallados antes o durante la etapa de puesta de huevos (68 de 132) completó la etapa de incubación, mientras que el 40% (53 de 132) produjo al menos un volantón.

Para los subconjuntos de nidos que fueron monitoreados desde la puesta, el momento más crítico, es decir, donde se produjeron el mayor número de pérdidas de nidadas, fue durante la etapa de incubación (Fig. 6.1). En ambas especies se observó que en la mayoría de los nidos que fracasaron en periodo de puesta o de crianza de los pichones, las pérdidas ocurrieron tempranamente, antes de la mitad de cada periodo (Fig. 6.1).

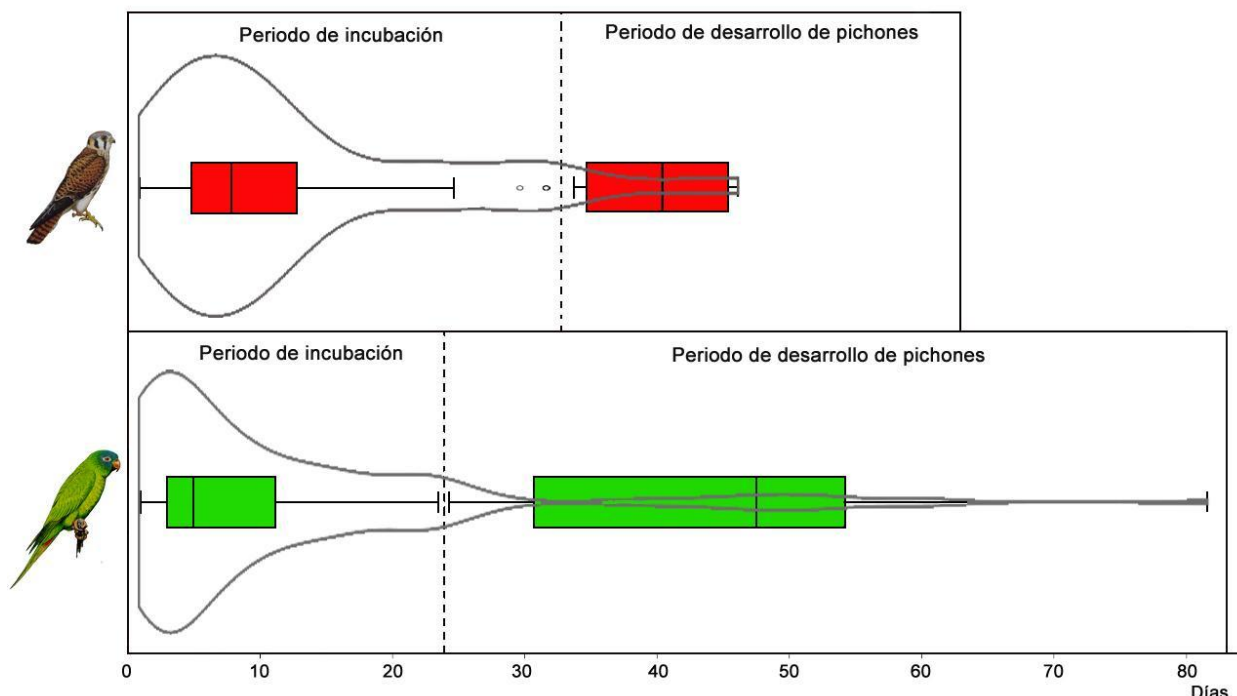


Figura 6.1: Violín plots de los nidos de Halconcito Colorado (*Falco Sparverius*) y Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) que fracasaron según el día de desarrollo y boxplots en función de cada periodo, en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina.

Tasas diarias de supervivencia (TDS) de nidos

Halconcito Colorado: De los cien intentos reproductivos monitoreados, trece debieron ser excluidos del análisis debido a que la primera vez que se los observó también resultó ser la última. La tasa diaria de supervivencia fue de $98 \pm 0,1 \%$ ($n = 87$). La probabilidad acumulada de supervivencia del nido fue del 0,288, lo cual indica que en el 29% de los nidos se esperaba que al menos un pichón sobreviviera.

Solamente en cuatro cavidades de Halconcito Colorado pudo determinarse con precisión eventos de depredación. Tres de ellos fueron causados por Caranchos (*Caracara plancus*) en donde se observó a ejemplares adultos de esta especie destruir y depredar sobre nidos de Cotorra (*Myiopsitta monachus*), los cuales contenían huevos (2 nidos) o pichones (1 nido) de la rapaz. El restante evento de depredación ocurrió en una caja-nido en donde se encontraron restos de huevos y plumas de los adultos.

Los nidos restantes que fracasaron fueron considerados abandonados ($n = 50$). Entre las causas que se pudieron identificar, los eventos climáticos severos, que dañaron o destruyeron los nidos fueron una causa importante ($n = 4$; todos ensamblados por Cotorras; Fig. 6.2), y a la competencia por la cavidad ($n = 16$) fue otra de las causas detectadas. Una de las cavidades presentó un caso de competencia simultánea por este recurso que incluyó hasta cuatro especies, el Halconcito Colorado, el Calancate Cabeza Azul, el Loro Barranquero (*Cyanoliseus patagonus*) y el Pato Barcino (*Anas flavirostris*). Incluso, durante una visita se observó y constató (a través de la temperatura de los huevos) que una hembra de Halconcito Colorado se encontraba incubando sus huevos en una cavidad no-excavada junto a un huevo de Pato Barcino (Fig. 6.2). En las quince cavidades restantes sólo se observó una especie utilizando la cavidad luego de que la rapaz fracasara por cuestiones ligadas a la competencia. Las especies que se observaron compitiendo con el Halconcito Colorado fueron: Calancate Cabeza Azul en siete oportunidades (4 en cavidades excavadas y 3 en no-excavados), abejas (*Apis mellifera*; Fig. 6.2) en tres ocasiones (sólo en cajas-nido), dos veces al Halconcito Gris (*Spizapteryx circumcincta*; en cavidades construidas por Cotorra y por Cachalote Castaño *Pseudoseisura lophotes*), una vez al Chinchero Chico (*Lepidocolaptes*

angustirostris; en cavidad no-excavada), el Pato Barcino en una oportunidad (en una cavidad no-excavada) y el Alilicucú Común (*Megascops choliba*) en otra ocasión (en cavidad no-excavada). Si bien en 30 ocasiones no pudieron ser determinadas fehacientemente las causas de abandono, en la mayoría de los nidos (n = 18; todos de Cotorra) pudo observarse la presencia de Tordos Músicos (*Agelaioides badius*), Tordos Pico Corto (*Molothrus rufoaxillaris*; especie parasitaria) y Cotorras siendo ahuyentadas por parte de los Halconcito Colorado cuando se acercaban a la cavidad que era ocupada por éstos.



Figura 6.2: Fotografías de algunas causas de fracaso de nidos de Halconcito Colorado (*Falco Sparverius*) en la Reserva Provincial Parque Luro. 1) Hembra incubando 4 huevos propios y uno de Pato Barcino (*Anas flavirostris*) que finalmente fracasaron debido a la competencia por la cavidad, 2) incubación interrumpida por abejas (*Apis mellifera*) en Caja-nido y 3) nido de Cotorra (*Myiopsitta monachus*) caído luego de una tormenta intensa.

Para el Halconcito Colorado, los modelos que incorporaron los efectos de la distancia al vecino heteroespecífico más cercano ajustaron de mejor manera que aquellos que no contenían estas variables ($\Delta AIC_c < 2$). La tasa diaria de supervivencia de los nidos fue incrementándose cuando la distancia hacia los nidos de Calancate Cabeza Azul era mayor ($\beta_{DV \text{ heteroespecífico}} = 0,01$; Tabla 6.1; Anexo 3). A su vez, la tasa diaria de supervivencia aumentó con la edad del nido ($\beta_{Edad} = 0,02$) y con los días de la temporada ($\beta_{Tiempo} = 0,02$). Las cavidades de tipo caja-nido mostraron mayores valores de supervivencia respecto de las cavidades naturales ($\beta_{Tipo} = -0,87$). La Tasa diaria de supervivencia aumentó con la profundidad de las cavidades ($\beta_{profundidad} = -0,01$) y con la altura ($\beta_{Altura} = <0,01$; Tabla 6.1). A pesar de que varias covariables quedaron seleccionadas en los mejores modelos y se pudo observar que con la adición de las mismas se producía una mejora (Tabla 6.2), para el caso del Halconcito Colorado pareciera ser que la distancia al vecino heteroespecífico y

la profundidad de la cavidad mostraron relaciones más claras y fuertes que el resto de las covariables (Fig. 6.3; Tabla 6.2).

Tabla 6.1: Resumen de los modelos más competitivos ($\Delta AIC_c < 2$) ordenados en forma decreciente que relacionan las variables de interés con la tasa diaria de supervivencia (TDS) de los nidos de Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina. Los modelos muestran los valores de: número de parámetros (k), ΔAIC_c y peso de cada modelo (W_i).

Modelo	K	AIC _c	ΔAIC_c	W_i
TDS _(Edad + Profundidad + Altura + DV Heteroespecífico)	5	334,5	0,00	0,041
TDS _(Tiempo + Profundidad + Altura + DV Heteroespecífico)	5	334,8	0,25	0,037
TDS _(Edad + Tipo + Altura + DV Heteroespecífico)	5	335,0	0,50	0,032
TDS _(Tiempo + Tipo + Altura + DV Heteroespecífico)	5	335,1	0,59	0,031
TDS _(Edad + Profundidad + DV Heteroespecífico)	4	335,2	0,63	0,030
TDS _(Tiempo + Profundidad + DV Heteroespecífico)	4	335,9	1,34	0,021

Tabla 6.2: Coeficientes beta, importancia (suma de los pesos) e intervalos de confianza al 95% (IC) estimados para las covariables de los modelos tasa diaria de supervivencia (TDS) para Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina.

Modelo	Parámetro	Importancia	Coeficientes ± E.E.	95% IC	
				Inferior	Superior
Halconcito Colorado					
TDS _(.)	Constante (β_0)		2,49 ± 0,80	0,92	4,06
TDS _(promediado)	Edad	0,54	0,02 ± 0,01	0,01	0,05
	Profundidad	0,67	-0,01 ± 0,01	-0,03	-0,003
	Altura cavidad	0,73	0,001 ± 0,001	-0,0002	0,003
	DV Heteroespecifico	1,00	0,001 ± 0,0004	0,0002	0,002
	Tiempo	0,46	0,02 ± 0,01	0,01	0,03
	Tipo cavidad	0,33	-0,87 ± 0,43	-1,72	-0,02

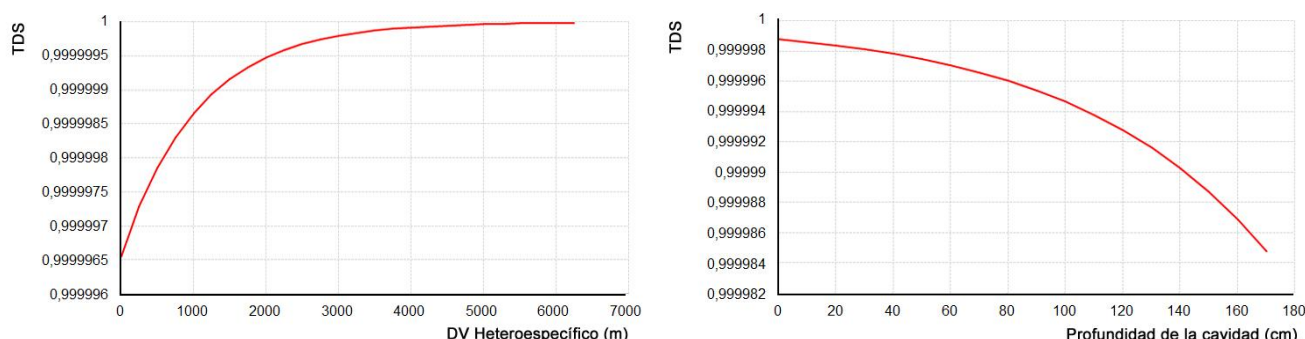


Figura 6.3: Relación entre la tasa diaria de supervivencia (TDS), la distancia al vecino heteroespecífico (Calancate Cabeza Azul; izquierda) y la profundidad vertical de la cavidad (derecha) a partir de los modelos promediados para el Halconcito Colorado (*Falco Sparverius*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina.

Calancate Cabeza Azul: De los 204 intentos reproductivos monitoreados en los nidos, 59 fueron excluidos de los análisis, ya que la primera vez que se observó contenido en el interior del nido también resultó ser la última. La tasa diaria de supervivencia fue de $98,6 \pm <0,01$ % ($n = 145$). La probabilidad acumulada de supervivencia del nido fue del 0,313, lo cual indicaría que en el 31% de los nidos al menos un pichón vuela del nido.

La depredación total de los nidos estuvo presente en 53 ocasiones, observándose restos de huevos, plumas o directamente los individuos muertos dentro de la cavidad con señales de haber sido atacados (Fig. 6.4). El 77% de las veces ocurrió en cavidades excavadas ($n = 41$), mientras que el restante 23% fue en cavidades no-excavadas ($n = 12$). Las especies depredadoras que fue posible observar (visualmente o a través de las cámaras trampa) o se detectaron indicios fueron solamente aves y mamíferos silvestres, a excepción de dos nidos en donde personas habían extraído los huevos en una ocasión y los pichones en otra.



Figura 6.4: Restos encontrados en nidos de Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro. 1) Huevos, 2) plumas y 3) pichones muertos.

El único mamífero que se observó (a través de una cámara trampa) depredando los pichones de Calancate Cabeza Azul en una oportunidad fue el Gato montés (*Leopardus geoffroyi*; Fig. 6.5). El resto de las veces fue inferido porque se los observó en reiteradas oportunidades en las cámaras trampas pudiendo depredar una vez que éstas fueron removidas o se les agotó la batería, porque se detectaron presencia de pelos o heces en el interior de los nidos o incluso se pudo observar directamente a los depredadores durante las visitas periódicas. Para estos casos se pudo detectar al Pericote Común (*Graomys griseoflavus*), la Comadreja Pampeana (*Thylamys pallidior*), el Zorrino (*Conepatus chinga*) y el Gato Montés (Fig. 6.5). El Zorro Gris fue detectado a través de las cámaras trampa en varias ocasiones intentando depredar sobre cavidades con pichones de Calancate Cabeza Azul, pero debido a las limitaciones físicas para su acceso no le fue posible (Fig. 6.5).



Figura 6.5: Eventos relacionados a la depredación por parte de mamíferos sobre el Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro. 1) Zorro Gris (*Lycalopex griseus*) intentando depredar sobre pichones, 2) Gato Montés (*Leopardus geoffroyi*) depredando sobre pichones, 3) heces de micromamíferos encontrados en nidos depredados y 4) Comadreja Pampeana (*Thylamys pallidus*) ubicada en una cavidad secundaria en el mismo árbol que nidificó y fracasó el psitácido.

Las aves que depredaron sobre huevos o pichones fueron mayoritariamente aves rapaces nocturnas como el Alilicucú Común en tres oportunidades y al Caburé Chico (*Glaucidium brasilianum*) y la Lechuza del Campanario (*Tyto alba*) en dos ocasiones cada uno (Fig. 6.6). Sin embargo, también se pudo observar en tres ocasiones al Chinchero Grande (*Drymornis bridgesii*) depredar sobre huevos.



Figura 6.6: Eventos relacionados a la depredación por parte de aves sobre el Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro. 1) Alilicucú Común sobre pichones (*Megascops choliba*), 2) Lechuza del Campanario (*Tyto alba*) sobre pichones y un adulto y 3) Chinchero Grande (*Drymornis bridgesii*) sobre huevos.

Los nidos restantes que no fueron depredados fueron considerados abandonados ($n = 33$). A excepción de un nido en donde ningún huevo logró eclosionar, la única causa que se pudo determinar fue la relacionada a la competencia por la cavidad ($n = 14$). La mayoría de las veces la competencia

estuvo relacionada con aves, a excepción de tres ocasiones en las cuales las abejas usurparon las cavidades, construyendo panales en los días posteriores (Fig. 6.7). A su vez, en cuatro ocasiones se observó a los Halconcitos Colorado utilizar las cavidades después de haber sido ocupadas por los Calancate Cabeza Azul. Las restantes ocasiones fueron por el Chinchero Grande, el Tordo Músico, el Carpintero Real (*Colaptes melanochloros*), el Alilicucú Común (Fig. 6.7) y por los propios Calancate Cabeza Azul, en donde dos parejas (con individuos marcados) se atacaron en reiteradas oportunidades, sin que ninguna logre completar el periodo de incubación. Sólo el Carpintero Real resultó exitoso luego de usurpar una cavidad al Calancate Cabeza Azul.



Figura 6.7: Eventos relacionados a la competencia por la cavidad utilizada por el Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina. Incubación interrumpida por abejas (*Apis mellifera*) (izquierda). Alilicucú Común (*Megascops choliba*) nidificando posteriormente a los Calancate Cabeza Azul (derecha).

Los modelos que incorporaron los efectos de la edad del nido fueron los que mostraron mayor ajuste respecto al resto de las covariables analizadas ($\Delta AIC_c < 2$; Tabla 6.3). La tasa diaria de supervivencia de los nidos fue aumentando con la edad de éstos ($\beta_{\text{edad}} = 0,03$). A su vez, el número de adultos por nido ($\beta_{\text{adultos}} = 0,23$) mostró una relación positiva con la supervivencia de los nidos; mientras que la distancia a otros nidos de Calancate Cabeza Azul ($\beta_{\text{DV conespecífico}} = -0,01$) y la altura de la cavidad ($\beta_{\text{altura}} = -0,01$) mostraron una relación negativa con la Tasa diaria de supervivencia (Tabla 6.3 y 6.4). Sin embargo, los efectos de estas covariables no resultaron ser tan claros como la edad del nido (Fig. 6.8; Tabla 6.4).

Tabla 6.3: Resumen de los modelos más competitivos ($\Delta AIC_c < 2$) que relacionan las variables de interés con la tasa diaria de supervivencia (TDS) de los nidos de Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina. Los modelos muestran los valores de: número de parámetros (k), ΔAIC_c y peso de cada modelo (W_i).

Modelo	K	AIC_c	ΔAIC_c	W_i
TDS _(Edad + Adultos + Altura + DV Conespecífico)	5	634,5	0,00	0,038
TDS _(Edad + Adultos + DV Conespecífico)	4	635,8	1,37	0,019
TDS _(Edad + Altura + DV Conespecífico)	4	636,2	1,70	0,016
TDS _(Edad + Adultos + Altura)	4	636,2	1,76	0,016

Tabla 6.4: Coeficientes beta, importancia (suma de los pesos) e intervalos de confianza al 95% (IC) estimados para las covariables de los modelos Tasa diaria de supervivencia (TDS) del Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina.

Modelo	Parámetro	Importancia	Coeficientes $\pm$ E.E.	95% IC	
				Inferior	Superior
TDS _(.)	Constante (β_0)		3,66 $\pm$ 0,63	2,43	4,89
TDS _(promediado)	Edad	1,00	0,03 $\pm$ 0,01	0,02	0,04
	Adultos	0,82	0,23 $\pm$ 0,13	-0,02	0,48
	Altura Cavidad	0,79	-0,001 $\pm$ 0,001	-0,003	0,0001
	DV Conespecífico	0,82	-0,01 $\pm$ 0,004	-0,02	0,0003

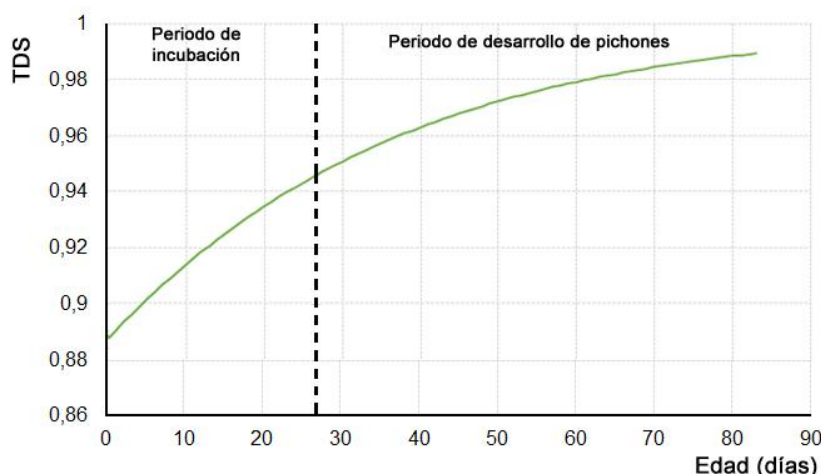


Figura 6.8: Relación entre la tasa diaria de supervivencia (TDS) y la edad del nido a partir de los modelos promediados para el Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina.

6.5 » DISCUSIÓN

Los resultados mostrados en el presente capítulo amplían los ya encontrados para el Halconcito Colorado y son los primeros reportados para el Calancate Cabeza Azul en el área de estudio (Orozco-Valor & Grande 2020). Sin embargo, para el Halconcito Colorado, éste es el primer estudio que incluye resultados obtenidos a partir de las cavidades naturales en Parque Luro. A su vez, se pudo observar que los efectos sobre la tasa diaria de supervivencia de los nidos en las dos especies pueden ser explicados por diversos factores que actúan en forma conjunta o independiente.

En ambas especies se pudo observar que la supervivencia del nido estimada fue mayor cuando se utilizó el estimador aparente respecto de la obtenida a partir de la probabilidad acumulada de la tasa diaria de supervivencia (Halconcito Colorado: 37% vs 29%; Calancate Cabeza Azul: 40% vs 31%). Una de las desventajas que suele encontrarse en el estimador aparente es que tiene un sesgo positivo el cual produce una sobreestimación de la supervivencia, al asumir una tasa de supervivencia constante (Jehle et al. 2004). Sin embargo, cuando sólo se computan en los análisis los nidos encontrados en etapa de prepuesta y puesta se podría corregir parcialmente ese sesgo a pesar de reducir el tamaño muestral (Steenhof & Kochert 1982). El software RMark permite calcular una probabilidad de supervivencia diaria, la cual asume variaciones y, a su vez, se pueden incluir covariables espacio-temporales para evaluar su posible contribución a la supervivencia diaria (Dinsmore et al. 2002; Rotella et al. 2004; Jehle et al. 2004; Laake et al. 2019). En este sentido la tasa de supervivencia diaria refleja una mejor aproximación a la “realidad” que la del estimador aparente, el cual no contempla los aspectos mencionados (Jehle et al. 2004). De este modo, es sugerible para los investigadores que se aumente los esfuerzos de muestreos para poder utilizar la tasa de supervivencia diaria, la cual permitiría obtener mejores resultados y consecuentemente mejores conclusiones y tomar medidas de manejo y conservación de las especies más adecuadas.

Para el Halconcito Colorado, los valores de éxito de nidificación fueron los más bajos reportados para la distribución de la especie, muy por debajo de los valores promedio reportados en trabajos anteriores (Tabla 6.5). Si bien es cierto que la mayoría de los trabajos publicados utilizan el estimador aparente, el valor observado en esta tesis sigue siendo el más bajo reportado, aunque muy cercano a los valores reportados para un estudio en Cuba (Álvarez & de la Cruz Lorenzo 1987). Gran parte de los trabajos en que se ha analizado el éxito reproductivo en esta especie han sido realizados en poblaciones que usan cajas-nido, una herramienta que tiende a maximizar los parámetros reproductivos, pudiendo sesgar los resultados (Korpimäki 1984; Robertson & Rendell 1990, Bortolotti 1994; ver capítulo 4). Algo similar se observa en los resultados de esta tesis, dónde la supervivencia aparente en las cajas-nido fue

mayor que en las cavidades naturales. Incluso estudios anteriores en la zona, utilizando cajas-nido, encontraron valores de supervivencia aparente superiores a los de esta tesis (Orozco-Valor & Grande 2020). De esta manera, se refuerza la idea de que restringir el estudio del Halconcito Colorado utilizando cajas-nido puede sesgar la supervivencia en relación a estudios con poblaciones restringidas al uso de nidos naturales solamente (Tabla 6.5).

Tabla 6.5: Éxito de nidificación reportados para el Halconcito Colorado (*Falco sparverius*). Valores porcentuales ordenados en función de la latitud. EA = Estimador Aparente, TDS = Tasa Diaria de Supervivencia

Tipo de cavidad utilizada en el estudio	Método empleado	Éxito de nidificación (%)	Área de estudio (≈ latitud)	Referencia
Cajas-nido	EA	>50%	Saskatchewan, Canadá (55°20'N)	Bortolotti 1994
Cajas-nido	EA ----- TDS	91% ----- 88%	Michigan, USA (44°58'N)	Shave & Lindell 2017
Cajas-nido	TDS	≈60 %	Idaho, USA (42°50'N)	Brown et al. 2013
Cajas-nido	EA	69%	Iowa, USA (41°50'N)	Varland & Loughin 1993
Cajas-nido	EA	82%	California, USA (40°31'N)	Bloom & Hawks 1983
Naturales	EA	48%	Utah, USA (40°14'N)	Smith et al. 1972
Cajas-nido ----- Naturales	EA	70% ----- 86%	Missouri, USA (39°02'N)	Toland & Elder 1987
Cajas-nido	TDS	87%	Texas, USA (33°00'N)	Mullican 2018
Naturales	EA	38%	Habana, Cuba (23°01'N)	Álvarez & de la Cruz Lorenzo 1987
Naturales	EA	67%	Sur de Brasil (28°00'S)	Viana & Zocche 2016
Cajas-nido	EA	76%	La Pampa, Argentina (36°03'S)	Orozco-Valor 2019
Cajas-nido	EA	68%	RPPL, La Pampa, Argentina (36°54'S)	
Naturales y Cajas-nido	EA ----- TDS	37% ----- 29%	RPPL, La Pampa, Argentina (36°54'S)	Este trabajo
Cajas-nido	EA	68%	RPPL, La Pampa, Argentina (36°54'S)	Liébana et al. 2009
Naturales*	EA	57%	Rio Negro, Argentina (41°02'S)	De Lucca 2016
Promedio		≈65 %		

* es el único estudio en donde las cavidades usadas estaban ubicadas en acantilados marítimos.

Para el Calancate Cabeza Azul, el valor de éxito reproductivo hallado concuerda con el valor reportado para la subespecie *T. a. neoxena* (Estimador aparente <35%; Carrillo 2007), pero está por debajo de los valores aparentes que se han encontrado en otras áreas, para las otras dos especies de

psitácidos del Parque Luro (47% Cotorra y 85% Loro Barranquero; Masello & Quillfeldt 2002). A diferencia de la Cotorra y el Loro Barranquero, que suelen construir sus propios nidos (sin embargo, ver López et al. 2018 para Loro Barranquero), el Calancate Cabeza Azul no lo hace. La competencia por los sitios de nidificación dentro de los usuarios de cavidades puede hacer que los nidos sean abandonados y fracasen, produciendo menores valores de supervivencia respecto de especies que hacen sus nidos (Wesołowski 2003; Brightsmith 2005a; Botero-Delgadillo et al. 2015; Jauregui et al. 2021b). Un aspecto que fue posible evidenciar en esta tesis, ya que principal causa de fracaso de los nidos abandonados y que pudo ser identificada fue la competencia por la cavidad.

Para otras regiones más tropicales, las etapas más críticas durante la reproducción suelen ser durante la cría de pichones, ya que la vulnerabilidad y detectabilidad del nido aumenta con la actividad de los adultos producto del continuo cebado de los pichones y defensa del mismo ante encuentros agonísticos (Montgomerie & Weatherhead 1988; Brawn et al. 2011). Sin embargo, aquí pareciera estar pasando lo contrario. Los resultados mostraron que la edad del nido es un factor importante en la tasa diaria de supervivencia de los nidos (sobre todo para Calancate Cabeza Azul). La mayoría de los pichones que lograron eclosionar abandonaron exitosamente el nido, por lo que para ambas especies el momento más crítico del periodo reproductivo ocurrió durante la incubación de los huevos, a pesar de que se presume que este es el momento en el que los padres suelen estar más tiempo alrededor del nido (Royle et al. 2012). Si bien pueden existir relaciones complejas que expliquen los motivos de las pérdidas, sobre todo en la etapa de incubación de huevos, es posible que mecanismos más simples como la depredación ante nidos vulnerables o el abandono de los huevos al comienzo de la incubación expliquen las pérdidas. Por un lado, en latitudes templadas es esperable una menor proporción de depredadores respecto de las tropicales, no obstante, la depredación fue uno de los principales factores de pérdida detectados en este trabajo el cual podría ser atribuible a nidos encontrados fácilmente (Martin et al. 2000). Por el otro lado y aunque existe evidencia de que el abandono de los huevos es más probable que ocurra al inicio de la incubación (lo cual coincide

con este trabajo), las causas de estos abandonos tempranos en la temporada reproductiva sólo pudieron ser atribuibles en una pequeña proporción a la competencia (Brightsmith 2005a). La competencia por las cavidades puede ser señalada como una de las principales causas de abandono de los nidos entre usuarios de cavidades (Arnold 1972; Wesolowski 2003). Sin embargo, en el futuro sería deseable realizar estudios sistemáticos para determinar las causas de fracaso de nidos (e.g.: depredación, competencia, cuidado parental, etc.) en etapas tempranas.

Algunas características de las cavidades tuvieron efectos sobre la tasa diaria de supervivencia de los nidos. Para el Halconcito Colorado, la tasa diaria de supervivencia fue mayor en las cajas-nido respecto de las cavidades naturales, aumentó con la altura y disminuyó con la profundidad de la cavidad. La altura del orificio de entrada de la cavidad suele relacionarse con la supervivencia a la depredación, en donde a mayor altura se disminuye la probabilidad de depredación por parte de depredadores terrestres (Cornelius 2008; Cockle et al. 2015). A pesar de que los resultados encontrados para el Halconcito Colorado coincidirían con este supuesto, los efectos no fueron tan claros. Podría existir un efecto enmascarado por la influencia de los nidos de Cotorra utilizados, los cuales tienen en promedio el doble de altura que el resto de los nidos (ver capítulo 3). La profundidad por su parte, fue la variable que mostró una relación más clara y fuerte en el Halconcito Colorado. Al inverso de lo que se ha propuesto, en donde las cavidades más profundas suelen ser preferidas para también evitar la depredación (Wiebe & Swift 2001; Wesolowski 2003; Cornelius et al. 2008), los resultados obtenidos sugieren que las cavidades menos profundas logran una mayor supervivencia. Sin embargo, cabe recordar que en este caso sucede lo mismo que con la altura, en donde los menores valores promedios de profundidad se hallan en cavidades de tipo ensambladas o en cajas-nido (ver Capítulo 3). Y en este tipo de cavidad, fueron los únicos casos en donde al menos un pichón voló exitosamente del nido, por lo que la supervivencia del Halconcito Colorado está estrechamente ligada a estos dos tipos de cavidades y sus características particulares que las diferencia de las excavadas y no-excavadas.

En el caso del Calancate Cabeza Azul, las cavidades mostraron una relación positiva entre la altura y la tasa diaria de supervivencia. A mayor altura se evitarían algunos depredadores terrestres, como ya se había mencionado, no se registró ningún evento de depredación por ofidios; aunque podrían quedar más expuestos a depredadores aéreos. Las serpientes han sido identificadas como la principal causa de fracaso en varias especies de loros (Weatherhead & Blouin-Demers 2004; Koenig et al. 2007; Berkunsky et al. 2011). No obstante, para el área de estudio no existen registros de especies de serpientes trepadoras de árboles, por lo cual nidificar a mayor altura no traería grandes ventajas. Por otro lado, las cavidades a menor altura suelen estar protegidas por el dosel, algo que podría reducir la localización de las cavidades por parte de depredadores aéreos y estar más protegidas de las inclemencias meteorológicas.

La tasa diaria de supervivencia de los nidos de Halconcito Colorado aumentó con la distancia a nidos de Calancate Cabeza Azul. Incluso, en siete ocasiones se observó como cavidades que eran utilizadas por el Halconcito Colorado fueron usurpadas por el Calancate Cabeza Azul. Las adaptaciones que posee cada especie en cuanto a la manera en que nidifican les podría significar grandes beneficios en términos reproductivos (Newton 1979 y 1998). En el Parque Luro, el Calancate Cabeza Azul forma colonias de diversos tamaños (ver capítulo 3). Las distancias mínimas encontradas están por debajo de las únicas reportadas para la especie (8 m = capítulo 3; 95 m = Guerrero Ayuso & Aranbiza Segundo 2004). Para el Calancate Cabeza Azul, una menor distancia entre vecinos conespecíficos podría favorecer su supervivencia, a través de la reducción en el riesgo de depredación mediante mayor vigilancia en torno a los nidos, ya sea produciendo alertas tempranas o una defensa grupal más efectiva (Brown & Hoogland 1986; Sasvari & Hegyi 1994). Muchas cavidades en donde el Halconcito Colorado intentó nidificar se encontraban en las colonias de Calancate Cabeza Azul o cercanas a ellas. En consecuencia, es probable que esto haya producido un efecto negativo sobre los propios Halconcito Colorado. Para el Calancate Cabeza Azul, la presencia cercana de Halconcito Colorado puede haberlos motivado a tener una respuesta específica de expulsión, ya que el tener un vecino depredador en las cercanías podría

comprometer el desarrollo de los huevos y pichones en la colonia, tal como ha sido observado en otras especies de usuarios de cavidades (Lindell 1996; Cockle et al. 2015). Además, esta competencia con el Halconcito Colorado, podría eventualmente terminar en la usurpación de la cavidad por parte del Calancate Cabeza Azul, algo que sí se evidenció en este trabajo, como ya se había mencionado.

Los resultados obtenidos en este capítulo brindan una base sobre algunas de las posibles causas que están afectando la tasa diaria de supervivencia de los nidos en poblaciones de Halconcito Colorado y Calancate Cabeza Azul en la Reserva Provincial Parque Luro. Asimismo, se observaron interacciones entre diferentes especies, incluyendo eventos de depredación y competencia, demostrando el grado de complejidad que existe entre algunos de los componentes de este ecosistema. Dado que en muchas cavidades no se pudo determinar la causa de fracaso del evento reproductivo, en el futuro sería interesante poner más esfuerzos en determinar este aspecto. A su vez, sería interesante analizar otras variables espacio-temporales y en cada periodo (incubación o crianza de pichones) con el objetivo de tener mayor información y más precisa sobre otros factores que podrían afectar la supervivencia de ambas especies.

CAPÍTULO 7

REUTILIZACIÓN DE LAS CAVIDADES Y FIDELIDAD AL SITIO DE CRÍA



7.1 » RESUMEN

La reutilización y fidelidad a los sitios de nidificación puede servir para establecer relaciones con el éxito reproductivo en las aves. En este capítulo se estima la proporción de cavidades usadas y reusadas por individuos de Halconcito Colorado y Calancate Cabeza Azul en el Caldenal pampeano. También, se hace una aproximación sobre la fidelidad de los individuos a los sitios de nidificación y se analiza la reutilización de las cavidades en función del éxito y algunas características de la cavidad y el árbol soporte. Durante tres temporadas reproductivas consecutivas (2016/17, 2017/18 y 2018/19), se realizó el seguimiento de cavidades en las que intentaron nidificar el Halconcito Colorado (63) y el Calancate Cabeza Azul (91). El Halconcito Colorado reutilizó el 39% de las cavidades mientras que el Calancate Cabeza Azul reutilizó el 78%. La fidelidad a la cavidad fue del 23% para la rapaz y del 21% para el psitácido. En ambas especies, el éxito fue mayor en cavidades reutilizadas respecto a las no reutilizadas, y su vez, la probabilidad de reutilización fue mayor si el nido había sido exitoso el año previo. Por otro lado, las cavidades más altas en árboles más grandes y con mayores DAP fueron las más reutilizadas. Los resultados obtenidos indican que tanto para el Halconcito Colorado como para el Calancate Cabeza Azul podría existir una tendencia a reutilizar cavidades con características asociadas a una elevada probabilidad de reuso.

7.2 » INTRODUCCIÓN

La disponibilidad de cavidades apropiadas puede limitar las poblaciones de usuarios secundarios de cavidades (Martin & Li 1992; Newton 1994; Lõhmus & Remm 2005; Cornelius et al. 2008; Cockle et al. 2010). Estos usuarios pueden tener preferencias al momento de usar una cavidad o hasta incluso al de usarlas más frecuentemente (Politi et al. 2009; Saab et al. 2009). Es de esperar que sus preferencias hacia alguna característica de la cavidad estén relacionadas a beneficios directos para los progenitores que la ocupan y para el cuidado y mantenimiento de sus pichones (Martin & Li 1992; Newton 1994). En este sentido, es posible que los progenitores presten especial atención a algunas características de la cavidad que podrían condicionar tanto su desarrollo y supervivencia como la de sus pichones.

La calidad de una cavidad puede ser evaluada de diferentes formas. Por un lado, se ha evaluado si la calidad de una cavidad puede estar estrechamente relacionada al éxito reproductivo de los individuos que la ocupan (Martin & Eddie 1999; Aitken et al. 2002; Martin et al. 2004; Stojanovic et al. 2017). Por otro lado, la reutilización de las cavidades durante diferentes temporadas reproductivas puede ser indicativa de sitios con alta calidad o de ambientes estables (Gowaty & Plissner 1997). Sin embargo, en ambos casos puede haber otros factores intervinientes que no necesariamente estén vinculados a la calidad. Por ejemplo, el éxito de nidificación puede estar relacionado, entre otras cosas, a características propias de los individuos (e.g.: condición corporal y estado de salud) y la reutilización de una cavidad puede estar relacionada a la disponibilidad de nuevas cavidades o la fluctuación en el número de competidores entre años (Newton 1994 y 1998; Aitken & Martin 2007; Johnson 2007). En consecuencia, la calidad de las cavidades podría variar entre años.

Las tasas de reutilización de las cavidades pueden relacionarse a la disponibilidad de las mismas (Aitken et al. 2002). Cuando existen pocas cavidades las tasas de reutilización y la fidelidad suelen aumentar (Wiebe et al. 2007; Wiebe 2011). No obstante, también se ha propuesto que altas tasas de reutilización y fidelidad pueden estar relacionadas a individuos de mayor edad,

con mayor experiencia, por lo que se mudan de sitios con menor frecuencia (McNicholl 1995). Sin embargo, la reutilización de cavidades puede tener asociado también efectos negativos. Por ejemplo, la detectabilidad por parte de los depredadores suele aumentar (Miller 2002; Brightsmith 2005a; Berkunsky & Reboresda 2009). De todos modos, es esperable que las mejores cavidades sean las que tienen mayor probabilidad de ser utilizadas y reutilizadas, independientemente de su disponibilidad, características y hasta incluso de la calidad de los progenitores, ya que parejas inexpertas podrían seleccionar cavidades de menor calidad.

Para el Halconcito Colorado existen algunos estudios con individuos anillados donde se han abordado cuestiones ligadas a la reutilización de las cavidades y a la fidelidad de los progenitores por la cavidad entre temporadas (Smith et al. 1972; Bowman et al. 1987; Toland & Elder 1987; Steenhof et al. 1995; Steenhof & Peterson 2009; Orozco-Valor 2019). Para el Calancate Cabeza Azul, dos estudios mencionan la reutilización de las cavidades (Carrillo 2007; Di Sallo & Cockle 2021). Es por ello que resulta de gran interés el poder evaluar la calidad de los sitios de anidación en función de la probabilidad de reutilización de las cavidades. De este modo, se podrían inferir requerimientos de anidación específicos para el manejo y la conservación de estas especies y los ambientes que las albergan.

7.2.1 » Objetivos

El objetivo de este capítulo es estimar la proporción de cavidades utilizadas y reutilizadas por individuos de Halconcito Colorado y Calancate Cabeza Azul en la Reserva Provincial Parque Luro. También, se hará una aproximación sobre la fidelidad de los individuos anillados a los sitios de nidificación y finalmente se analizará si algunas características de las cavidades influyen sobre la reutilización de las cavidades.

7.2.2 » Hipótesis

Para este capítulo se trabajó bajo las siguientes hipótesis:

- a) El éxito o fracaso reproductivo en las cavidades es un indicador de la calidad de las mismas y por lo tanto el resultado reproductivo en una

cavidad el año previo influye en su reutilización (predicción: los nidos que resulten exitosos un año tendrán una mayor probabilidad de ser reutilizados en la temporada subsiguiente).

- b) Algunas características de las cavidades y su soporte se relacionan con la reutilización (predicción 1: las cavidades más altas, con mayor profundidad y áreas de entradas más pequeñas tendrán una mayor probabilidad de evitar eventos de depredación, por ende, su tasa de reutilización serán mayores; predicción 2: los árboles con DAP y altura mayores se relacionarán a árboles maduros, por lo que las cavidades sobre éstos tendrán mayor probabilidad de ser reutilizados).

7.3 » MATERIALES Y MÉTODOS

7.3.1 » Trabajo de campo

Se monitorearon regularmente 100 intentos de reproducción en 63 cavidades usadas por el Halconcito Colorado y 204 intentos en 91 cavidades usadas por el Calancate Cabeza Azul (ver capítulo 2). Una cavidad fue considerada como reutilizada si fue usada en más de una temporada reproductiva. Se registró si la cavidad fue reutilizada por el Halconcito Colorado, el Calancate Cabeza Azul, u otras especies. Dado que la mayoría de los individuos de las especies objetivo no pudieron ser identificados, en muchos casos no fue posible determinar si los individuos que reutilizaban las cavidades eran los mismos o no. Cuando la cavidad fue reutilizada por al menos uno de los individuos identificados, se utilizó el término fidelidad al sitio de nidificación. Las cavidades que dejaron de estar disponibles en la temporada siguiente debido al deterioro de las mismas (e.g.: nido de Cotorra en el cual nidificó el Halconcito Colorado, caído luego de una tormenta) fueron excluidas de los análisis.

Para cada especie se determinó el porcentaje de reutilización de las cavidades entre temporadas. Para ello, se consideró a las cavidades con intentos reproductivos en función de las que estaban disponibles y fueron usadas en años previos. Las cavidades encontradas en la tercera temporada

no fueron incluidas en los análisis, ya que no se monitorearon al año siguiente y no se determinó su reutilización.

7.3.2 » Análisis

Se realizaron tablas de contingencia para evaluar la frecuencia de reutilización de las cavidades por individuos de la misma especie en base al éxito o fracaso de la cavidad en el año previo. Lo mismo se hizo para comparar el éxito o fracaso de las cavidades entre cavidades usadas por una única vez y las que fueron reutilizadas. Tanto la reutilización como el éxito fueron tomados como factores binarios.

Para detectar y visualizar las variaciones entre algunas características de las cavidades más comúnmente usadas en estos estudios (altura, profundidad y área de entrada de la cavidad y DAP y altura del árbol soporte) y su grado de asociación con la reutilización de las cavidades, se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA; Wold et al. 1987). Sólo se tuvieron en cuenta cavidades ubicadas en árboles.

7.4 » RESULTADOS

Sólo 51 de las 63 cavidades tuvieron posibilidades de ser reutilizadas en el Halconcito Colorado. El 39% ($n = 20$) de las cavidades fueron reutilizadas por individuos de Halconcito Colorado entre temporadas (Tabla 7.1). Dentro de las cavidades reutilizadas, el 35% ($n = 7$) fueron reutilizadas en una ocasión (seis veces en temporadas consecutivas y una vez alternando una temporada), mientras que en el restante 65% ($n = 13$) fueron utilizadas las tres temporadas de manera consecutiva.

En el caso del Calancate Cabeza Azul, sólo 81 cavidades de las 91 estuvieron disponibles para ser reutilizadas. El 78% ($n = 63$) de las cavidades fueron reutilizadas (Tabla 7.1). El 52% de las cavidades reutilizadas ($n = 33$), las cavidades fueron reutilizadas una única vez (29 veces entre años consecutivos y cuatro veces en dos años dejando uno en el medio sin ocupar la cavidad), mientras que el restante 48% de las cavidades reutilizadas ($n = 30$) fueron utilizadas las tres temporadas de manera consecutiva.

Tabla 7.1: Cavidades usadas y reutilizadas por el Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina.

		Halconcito Colorado					Calancate Cabeza Azul		
Tipo de cavidad		Excavada	No-excavada	Ensamblada	Caja-nido	Total	Excavada	No-excavada	Total
Usada		8	5	36	14	63	65	26	91
Reutilizada	1 vez	-	-	6	1	7	26	7	33
	2 veces	-	1	7	5	13	19	11	30

En cinco cavidades de Halconcito Colorado se observó que al menos un individuo (siempre adulto) reutilizó la misma cavidad en años consecutivos (23% de fidelidad). En cuatro casos fue la hembra quien reutilizó la cavidad y en un caso fue la pareja (macho y hembra). En el Calancate Cabeza Azul se observó en 14 ocasiones (21% de fidelidad) al menos un individuo reutilizar las cavidades (todos en años consecutivos). En nueve oportunidades se observó a una hembra reutilizar la cavidad. En otro caso, la cavidad fue reutilizada por la hembra adulta y se observó asimismo a una hembra nacida el año anterior en ese nido realizar tareas de incubación presumiblemente junto a su madre. En el resto de los casos se observó a una pareja (macho y hembra) reutilizar la cavidad y en otra cavidad a dos machos y a un individuo de sexo desconocido. No obstante, cabe aclarar, que en reiteradas ocasiones se pudo observar cómo los Calancate eran capaces de romper y sacarse las medallas cuando un individuo acicalaba al otro, por lo que es probable que los casos de reutilización registrados en esta tesis son sólo una parte de las reutilizaciones reales que deben haber ocurrido en nuestra área de estudio.

En el Halconcito Colorado se observó a seis hembras y dos machos que usaron una cavidad en una temporada y a la siguiente se desplazaron a otra cavidad, que en el año previo había sido usada por otros individuos de la misma especie (todos adultos). Para el Calancate Cabeza Azul, se observaron situaciones similares sólo en dos oportunidades, pero en este caso, fueron dos pichones (macho y hembra) que nacieron en una cavidad y al año siguiente se los observó usando otra que ya había sido usada por otros Calancate Cabeza Azul.

Para el Halconcito Colorado, las cavidades que fueron reutilizadas al menos una vez mostraron un mayor éxito sobre las que no fueron reutilizadas, aunque sí estuvieron disponibles en al menos otra temporada (13/20 vs 6/31; $\chi^2 = 10,8$; $p < 0,01$). La reutilización fue mayor si el nido había sido exitoso el

año previo (15 cavidades reusadas sobre 20 cavidades exitosas en la temporada anterior y estaban disponibles en esta temporada; 37 cavidades reocupadas sobre 71 cavidades que no fueron exitosas en la temporada anterior y estaban disponibles en esa temporada; $X^2 = 5,8$; $p = 0,02$). Para el Calancate Cabeza Azul, en las cavidades que estuvieron disponibles en más de una temporada, ningún intento reproductivo tuvo éxito en las que se usaron sólo una vez (0/15), a diferencia de las que sí se reutilizaron, en donde más de la mitad fueron exitosas al menos una vez (37/66; $X^2 = 15,5$; $p < 0,01$). Para esta especie, la probabilidad de reutilización también fue mayor cuando el nido había sido exitoso el año anterior (29 cavidades reocupadas sobre 30 cavidades que fueron exitosas en la temporada anterior y estaban disponibles en esta temporada; 62 cavidades reocupadas sobre 82 cavidades que no fueron exitosas en la temporada anterior y estaban disponibles en esa temporada; $X^2 = 6,4$; $p = 0,01$).

En el Halconcito Colorado, el análisis de componentes principales de la matriz de correlación de las características de las cavidades relacionadas a la reutilización, mostró que el primer componente principal (PC1) estuvo mayormente asociado de manera positiva con la altura del árbol, altura de la cavidad y el DAP del árbol. En este caso, la explicación representó un 36,9% de la varianza total. El segundo componente principal (PC2) correlacionó positivamente con la profundidad de la cavidad y el área de entrada de la misma, explicando un 25,8% de la variación total. Ambos ejes explicaron en conjunto el 62,7% de la variación total (Fig. 7.1). En el caso del Calancate Cabeza Azul, el primer componente principal (PC1) también estuvo asociado la altura del árbol, altura de la cavidad y DAP del árbol. La explicación fue de un 35,4% de la varianza total. En segundo componente principal (PC2) estuvo correlacionado la profundidad y área de entrada de la cavidad y explicó un 26,5% de la varianza. La combinación de los dos ejes explicó un 61,9% de la variación total (Fig. 7.1).

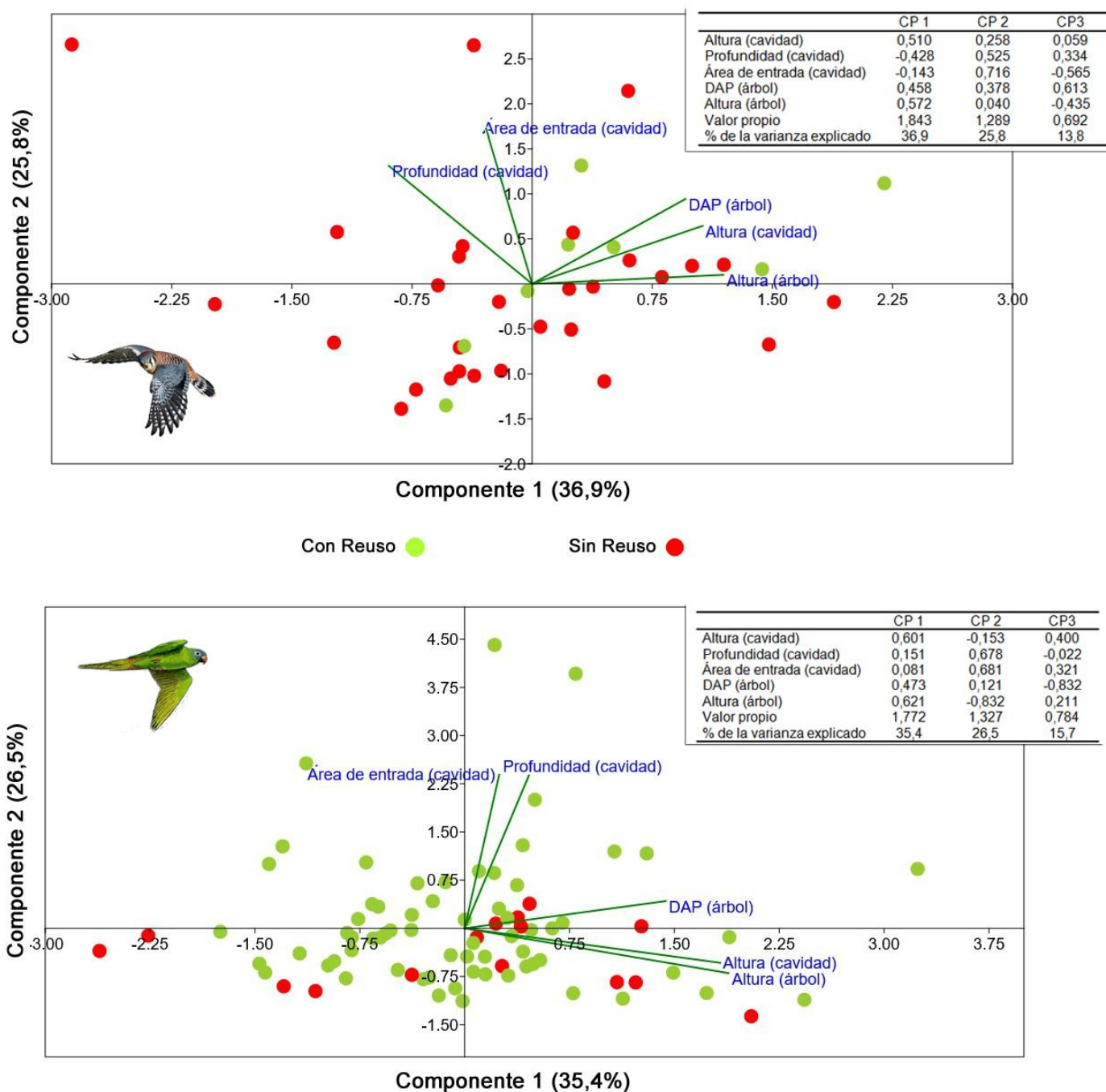


Figura 7.1: Análisis de componentes principales (PCA) de las cavidades usadas y no usadas para nidificar, por el Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y el Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*), en la Reserva Provincial Parque Luro. En el extremo superior derecho de cada figura se muestran las tablas de la contribución de cada variable a los componentes principales (PC1, PC2 y PC3),

En seis oportunidades se reutilizaron cavidades que habían sido usadas por Halconcito Colorado: en dos casos por Calancate Cabeza Azul, en dos por Halconcito Gris (*Spizapteryx circumcincta*), una por Chinchero Grande (*Drymornis bridgesii*) y una por Tordo Músico (*Agelaioides badius*). En tres oportunidades se reutilizaron cavidades que habían sido usadas por Calancate

Cabeza Azul: Caburé Chico (*Glaucidium brasilianum*), Lechuza del Campanario (*Tyto alba*) y Golondrina Ceja Blanca (*Tachycineta leucorrhoa*).

7.5 » DISCUSIÓN

Los resultados que se obtuvieron en este capítulo amplían considerablemente la información sobre la reutilización de cavidades y la fidelidad a la cavidad en ambas especies. Para el Halconcito Colorado, este trabajo es el primero que aborda estos tópicos teniendo en cuenta cavidades que naturalmente puede usar, ya que los resultados previos provienen únicamente de estudios con cajas-nidos (Steenhof & Peterson 2009; Orozco-Valor 2019; Smallwood & Bird 2020). Para el Calancate Cabeza Azul, es la primera descripción realizada teniendo en cuenta los factores y características tratados en este capítulo, ya que los estudios previos mencionan generalidades relacionadas a las cavidades que fueron reusadas entre temporadas (Carrillo 2007; Di Sallo & Cockle 2021).

En el Halconcito Colorado, la fidelidad de los individuos hacia la cavidad (23%) fue similar a la encontrada por Orozco-Valor (2019) para la zona pampeana e incluso también a la encontrada en Ontario, Canadá ($\approx 22\%$; Smallwood & Bird 2020). Sin embargo, estuvo por debajo de otros valores reportados en Norteamérica ($\approx 29-43\%$; Smallwood & Bird 2020). Como en esos trabajos, la probabilidad de reutilización de los nidos aumentó con el éxito en el año previo (Smallwood & Bird 2020). Posiblemente, esta baja fidelidad al nido sea debido a la ausencia de beneficios especiales a permanecer fiel al territorio como podría ser un mayor éxito reproductor o supervivencia asociado a esta fidelidad, lo cual no se da en esta especie (Steenhof & Paterson 2009). En el Calancate Cabeza Azul, es la primera descripción de la fidelidad ($\approx 21\%$) de los individuos hacia los sitios de anidación. Aunque no se tienen valores de referencia para la especie, sí existen para otros psitácidos usuarios de cavidades y de tamaño corporal relativamente similar. Por ejemplo, en Loro Hablador (*Amazona aestiva*) se han observado tasas de fidelidad del 68% (Berkunsky & Reboresda 2009) y en el Aratinga de Socorro (*Psittacara brevipes*) el 43% de fidelidad (Rodríguez-Estrella et al. 1995). Los psitácidos suelen tener

una fuerte fidelidad a los sitios de anidación, sin embargo, en este estudio se encontraron grandes complicaciones con las marcas utilizadas, especialmente con las medallas que se les colocó a los Calancate Cabeza Azul. Aunque se utilizó una metodología que ya había sido utilizada y probada en otras especies de psitácidos como las Cotorras (Senar et al. 2012), en el caso de los Calancate Cabeza Azul no fue efectiva. En reiteradas ocasiones se observó a los Calancate Cabeza Azul picoteando y terminando por sacarse las medallas. De esta manera, es muy probable que la fidelidad de esta especie entre temporadas sea bastante mayor a la detectada. En futuros estudios, en ambas especies, sería recomendable aumentar el esfuerzo de captura para incrementar el tamaño muestral (en Halconcito Colorado) y tener en cuenta el tipo de marca a utilizar (en Calancate Cabeza Azul), la cual debería estar reforzada con otro material más resistente.

La tasa de reutilización de las cavidades por parte del Halconcito Colorado (39%) fue similar a la reportada en otros trabajos, tanto para la zona pampeana (Orozco-Valor 2019), como para otras regiones de su distribución (Smallwood & Bird 2020). La tasa de reutilización del Calancate Cabeza Azul (78%) fue mayor a la encontrada en los bosques del Chaco húmedo argentino (41%; Di Sallo & Cockle 2021) y también mayor a la reportada para otros psitácidos como el Loro Vináceo (*Amazona vinacea*; 31%), el Loro Maitaca (*Pionus maximiliani*; 23%) y el Calancate Ala Roja (*Psittacara leucophthalmus*; 46%) en el Bosque Atlántico argentino (Bonaparte & Cockle 2017). Las tasas de reutilización de cavidades podrían ser un reflejo de la disponibilidad de las mismas, en donde sería inversamente proporcional a la disponibilidad de cavidades (Newton 1994). La disponibilidad general de cavidades en la Reserva Provincial Parque Luro podría ser un factor limitante (ver capítulo 3) a pesar de que muchas cavidades no fueron reutilizadas, principalmente por el Halconcito Colorado. Se ha propuesto que la reutilización de cavidades puede aumentar la probabilidad de depredación y la carga de ectoparásitos en el nido (Miller 2002; Brightsmith 2005a; Berkunsky & Reboresda 2009). Si bien no se analizó, los ectoparásitos no parecieron tener muchos efectos sobre los nidos para estas especies, por lo cual no sería una limitante para su reutilización en ambas especies (ver capítulo 5; Wiebe et al. 2007). No obstante, la

depredación fue uno de los factores identificados que más afectó al éxito reproductivo de ambas especies (ver capítulo 6; Sonerud 1985). Algunos Calancate Cabeza Azul pueden haberse visto motivados a no reutilizar las cavidades, ya que registraron numerosos casos de pérdidas probablemente atribuidas a la depredación (fundamentalmente en etapas reproductivas iniciales). En el Halconcito Colorado por su parte, no es tan claro que la depredación haya sido el motivo por el cual no se reusaron. Es probable que, para la rapaz, otros factores como la competencia interespecífica por la cavidad haya tenido influencia en sus tasas de reutilización (ver capítulo 6). El Calancate Cabeza Azul es uno de los principales competidores del Halconcito Colorado por las cavidades excavadas y no-excavadas dentro del bosque de Caldén. Por lo tanto, diferentes factores y mecanismos podrían explicar esas diferencias encontradas en las tasas de reutilización en las dos especies.

La probabilidad de reutilización fue mayor cuando las cavidades habían sido usadas el año anterior en ambas especies. Además, algunas características de las cavidades y los árboles soporte estuvieron asociadas a la probabilidad de reutilización. En ambas especies, cuando la altura de la cavidad aumentaba, los árboles eran más altos y el DAP más grande se observó una relación positiva con su reutilización. La probabilidad de depredación disminuye cuando la altura del nido es mayor (Cornelius et al. 2008; Norris et al. 2018). A su vez, los árboles altos y con DAP mayores se relacionan a árboles maduros, los cuales suelen estar en zonas abiertas y es este tipo de lugares por los que las especies prefieren usar y moverse (ver capítulo 3; Menéndez & La Rocca 2006; Collar et al. 2020; Smallwood & Bird 2020). Por otro lado y en menor medida, tanto como para el Halconcito Colorado como para el Calancate Cabeza Azul, también se observaron relaciones negativas y positivas respectivamente con la profundidad. En el Halconcito Colorado, las cavidades menos profundas probablemente se deban a las características propias que poseen las cajas-nidos y los nidos de Cotorra, los cuales en promedio mostraron menores valores de profundidad (ver capítulo 3). En el Calancate Cabeza Azul, las cavidades más profundas también suelen ser reutilizadas por la subespecie *T. a. neoxena* (Carrillo 2007). Al igual que lo que ocurre en el bosque de Caldén, para esta subespecie

endémica de la Isla Margarita en Venezuela, las cavidades con menor profundidad tienen un efecto negativo en su reutilización y éxito asociado. Sin embargo, para el Calancate centroamericano las cavidades menos profundas son más propensas a las inundaciones, algo que para los bosques semiáridos del centro de Argentina parece ser un fenómeno de baja importancia relativa, ya que aquí sólo se observó en una oportunidad una cavidad inundada, previo a la postura de huevos.

Los resultados encontrados indican que tanto el Halconcito Colorado como el Calancate Cabeza Azul muestran que podría existir una tendencia a reutilizar cavidades con características asociadas a una elevada probabilidad de reuso. Aunque se podría inferir que para el Parque Luro exista una limitación en cavidades que reúnan esas características óptimas para las especies, más estudios son necesarios. La competencia por las cavidades en la reserva podría ser alta y aquellos individuos que sean capaces de asegurarse cavidades de buena calidad contarían con ventajas obvias a la hora de reproducirse, como se ha visto en otros usuarios de cavidades (Cody 1985; Rodríguez-Estrellar et al. 1995; Löhmus & Remm 2005; Johnson 2007; Politi et al. 2009; Cockle et al. 2011 y 2015; Berkunsky et al. 2016; Baroni et al. 2020). De esta manera, la información recopilada en este capítulo puede servir para realizar aproximaciones sobre el reuso y la fidelidad hacia los sitios de nidificación, los cuales pueden ser relevantes para tomar medidas de manejo sobre los bosques y su fauna asociada, tanto en la Reserva Provincial Parque Luro como en otras áreas similares.

CAPÍTULO 8

CONSIDERACIONES FINALES

“El momento de proteger una especie es mientras aún es común”

Rosalie Edge

8.1 » DISCUSIONES Y CONCLUSIONES GENERALES

El desarrollo de esta tesis estuvo motivado por la falta de información sobre la ecología reproductiva de los usuarios de cavidades en el Caldén pampeano. Tanto el Halconcito Colorado como el Calancate Cabeza Azul son dos especies bastante comunes de observar en el bosque semiárido del centro de Argentina. Sin embargo, pocas veces o ninguna se había podido estudiar a estas especies haciendo un seguimiento en todos los tipos de cavidades que pueden utilizar. De este modo, el objetivo general de esta tesis fue identificar y caracterizar los principales aspectos ecológicos que intervienen en la reproducción de estas especies usuarias secundarias de cavidades, que por su abundancia y características son claves en los bosques de Caldén pampeanos.

Este estudio incluyó el seguimiento de 63 cavidades para 100 intentos de nidificación del Halconcito Colorado y de 91 cavidades para 204 intentos del Calancate Cabeza Azul, a lo largo de tres temporadas reproductivas consecutivas. Se encontró que ambas especies se movieron sobre todo por zonas abiertas independientemente de la vegetación dominante. El Halconcito Colorado mostró ser una especie mucho más territorial que el Calancate Cabeza Azul. En Calancate Cabeza Azul por su parte, alcanza densidades mucho más altas y concentradas de nidos y se comporta en general como una especie colonial.

Las características de los árboles usados y reusados, sugieren la necesidad de proteger zonas con árboles maduros para garantizar la reproducción de estas especies. A pesar de ello, el Halconcito Colorado tendría, *a priori*, la capacidad de utilizar nidos de Cotorra y cajas-nidos ante la limitante de árboles maduros.

Menos de la mitad de las cavidades excavadas y no-excavadas presentes en Parque Luro estarían disponibles para estas especies (sin contabilizar las cavidades ensambladas y las cajas-nido para el Halconcito Colorado). El hecho de que la mayoría de las cavidades utilizadas por el Calancate Cabeza Azul fueran cavidades excavadas por Carpinteros y la mayoría de las cavidades utilizadas por el Halconcito Colorado fueran

cavidades ensambladas por Cotorra, indican la importancia de estas aves como generadoras de cavidades.

La temporada reproductiva de ambas especies fue estacional, coincidiendo con la primavera-verano austral. En los bosques de Caldén, el Halconcito Colorado se reprodujo desde finales de septiembre a mediados de enero y el Calancate Cabeza Azul desde mediados de octubre a mediados de marzo, lo que indica que el loro comienza a reproducirse casi un mes después cuando la mayoría de los halconcitos ya se encuentran incubando. Además, el Calancate Cabeza Azul tuvo un periodo reproductivo un 30% más extenso, diferencias que probablemente estén relacionadas a su mayor tamaño corporal (Sæther 1987).

Ambas especies están descritas como monógamas y los resultados obtenidos lo confirmaron, sin embargo, también se encontró que es posible la participaron de más de dos adultos en la atención del nido. Es decir, en ambas especies, pero sobre todo en el Calancate Cabeza Azul, existe al menos la participación de *helpers*.

Ambas especies mostraron casos de asincronía para la eclosión, lo que se tradujo también en asincronía a la hora de los pichones abandonar el nido. Esto permitiría a estas especies espaciar la inversión parental y ajustar en caso necesario el tamaño de nidada. En el caso del Halconcito Colorado el tamaño de las puestas detectadas en esta tesis se encuentran dentro de las menores encontradas para la especie. En el Calancate Cabeza Azul, el tamaño de puesta promedio se enmarcó dentro de los parámetros esperables. Sin embargo, se amplían los registros de rangos de tamaños de puesta para el Calancate Cabeza Azul (1-9 huevos). De este modo, es posible que el Calancate Cabeza Azul pueda realizar puestas comunitarias de huevos, cría cooperativa y/o cuidado alop parental de huevos y pichones.

Para ambos casos, los principales factores que afectaron la supervivencia de huevos y pichones en nidos exitosos fue la depredación parcial. No obstante, factores ligados a la competencia, el clima y potencialmente inanición también incidieron.

La condición física fue más elevada en las hembras que en los machos. Sin embargo, el método utilizado no pareció ser el mejor predictor y por ende las estimaciones realizadas no permitieron obtener conclusiones contundentes.

En ambas especies se registraron diferentes tipos de ectoparásitos. Estos resultados amplían los registros para la zona de estudio y otras áreas de Argentina sobre la presencia de estos ectoparásitos en estas especies de aves y resaltan la importancia de hacer estudios sobre estos grupos.

La supervivencia de los nidos en ambas especies fue relativamente baja en comparación a otros estudios, menor al 40 %, siendo las estimas obtenidas evaluando la tasa de supervivencia diaria en torno a un 10 % menor que la supervivencia aparente. Sin duda serán necesarios más trabajos para evaluar si dichos valores son bajos en términos poblacionales para la especie o por el contrario son suficientes para el mantenimiento de sus poblaciones.

Para el caso del Halconcito Colorado, el éxito reportado fue el más bajo reportado en la bibliografía, aunque similar a otro estudio en nidos naturales. Las revisiones de los valores de éxito reproductor en distintas poblaciones de Halconcito Colorado claramente apuntan a que los estudios en cajas-nido consistentemente arrojan valores de éxito mayores que los que se han realizado en nidos naturales, un aspecto que sin embargo debe ser tenido en cuenta a la hora de interpretar los datos obtenidos en dichos estudios.

Para ambas especies, el momento más crítico y donde se producen el mayor número de pérdidas completas del nido es la etapa de incubación. Así, la mayoría de los pichones que logran nacer suelen abandonar con éxito el nido. Sin embargo, la competencia y la depredación en las cavidades fueron las principales causas de fracasos identificadas de los nidos.

Estudiar la historia natural de las especies a través del seguimiento de sus nidos naturales representa un desafío y debe ser tomado como tal. Es esencial contar con estimaciones confiables sobre las especies para evaluar las estrategias de conservación que se quieran adoptar. Aunque las cajas-nido pueden proporcionar conocimientos importantes sobre las necesidades y parámetros reproductivas en las especies dependientes de huecos e incluso son una importante herramienta de conservación cuando se quieren recuperar

especies o poblaciones en declive, éstas pueden llegar a ser hasta una trampa ecológica para las especies, como así también una trampa para los científicos que interpretan sus resultados. En consecuencia, en estudios sobre historia natural o dinámica poblacional, las cajas-nido deben tomarse como una alternativa, teniendo en cuenta todas sus ventajas y desventajas, y no como un sustituto de los huecos que naturalmente usa.

Si bien existían estudios en los cuales se describía el uso que hace el Halconcito Colorado de las cavidades ensambladas de Cotorra, los resultados obtenidos en esta tesis indican que este tipo de cavidad es muy importante en la historia de vida del Halconcito Colorado. En consecuencia, el Halconcito Colorado probablemente se está expandiendo con las cotorras y aumentando (o recuperando) su tamaño poblacional. Entonces, por un lado, cuando las cavidades pueden ser un recurso limitante, es probable que los nidos de Cotorra brinden cavidades adecuadas para el Halconcito Colorado o incluso sirvan para generar nuevos niveles de estabilidad en los ecosistemas, algo similar a lo ocurrido en Norteamérica luego de que se colocaran cajas-nido (Smallwood et al. 2009a; McClure et al. 2017; Shave & Lindell 2017). Por otro lado, cuando existe alto grado de competencia por las cavidades, es probable que Halconcito Colorado use este tipo de cavidad, ya que, a diferencia del Calancate Cabeza Azul, el Halconcito Colorado parece ser de las pocas especies que se logró adaptar a utilizar de forma exitosa este tipo de nido.

Es probable que existan cavidades de diferente calidad, las cuales pueden ser decisivas para el éxito de las especies usuarias de cavidades. En este sentido, las cavidades de mejor calidad probablemente sean las más reutilizadas y su vez estén asociadas a un mayor éxito reproductivo en ambas especies.

El Halconcito Colorado es un depredador generalista oportunista que además se ha adaptado al uso de diferentes tipos de nidos en diferentes ambientes, con lo cual los resultados obtenidos podrían tener un sesgo metodológico. La propia adaptación a los diferentes ambientes probablemente lo haga una especie que enmascare procesos que ocurren por detrás y que podría afectar en mayor medida a especies más especializadas. De este modo, en el futuro sería interesante estudiar otras especies de rapaces usuarias de

cavidades del bosque de Caldén con un aparente mayor grado de especialización, como por ejemplo el Halconcito Gris, el Alilicucú Común o el Caburé Chico.

Es muy posible que, al igual que ocurre con otros psitácidos, el Calancate Cabeza Azul sea un potencial dispersor de especies vegetales y sea un importante causante de generación y regeneración dentro del bosque. Fueron innumerables las ocasiones en que se observó a los Calancate Cabeza Azul consumiendo, transportando y dejando caer al suelo frutos del Caldén, Molle y Chañar, entre otras especies vegetales. Es necesario en el futuro cercano realizar estudios sobre la dieta de esta especie al igual que los otros psitácidos presentes en el área (la Cotorra y el Loro Barranquero), ya que por un lado, podrían ser importantes reguladores de la vegetación a través de sus tasas de consumo y, por otro lado, su potencial como dispersor de semillas podría hacer que estas especies sean claves para la conservación del bosque de Caldén.

Los resultados obtenidos en esta tesis ofrecen importante información sobre la ecología reproductiva del Halconcito Colorado y el Calancate Cabeza Azul en el bosque de Caldén. Además, constituye el trabajo más completo que se ha realizado sobre ambas especies teniendo en cuenta la utilización de nidos naturales. Con los resultados obtenidos se destaca la importancia que tienen los estudios sobre ciencia básica, los cuales pueden ser el puntapié inicial para conservar a las especies y a los ecosistemas que las albergan. A su vez, se han generado nuevas preguntas de interés sobre la ecología reproductiva de éstas y otras especies, las cuales servirán para realizar futuros estudios.

8.2 »RECOMENDACIONES DE MANEJO Y ESTRATEGIAS PARA LA CONSERVACIÓN

Una de las estrategias de conservación más utilizadas es la denominada *in situ*, cuya característica principal yace en conservar o proteger áreas para el mantenimiento de su biodiversidad (Altieri & Merrick 1987; Revilla 1998; Maxted et al. 2000). Las áreas a proteger deben ser lo suficientemente amplias y con tamaños poblaciones grandes para que las diferentes especies puedan

garantizar la variabilidad genética. Además, para que este tipo de estrategia sea exitoso, se debe mantener a estos ecosistemas saludables a través del tiempo (Maffe & Carroll 1994; Peres 2005; Tabarelli & Gascon 2005).

Los usuarios de cavidades cuentan con restricciones desde sus orígenes, porque necesitan cavidades preexistentes y/o árboles en donde puedan construirlas (Lack 1968). Aunque lo ideal hubiese sido poder replicar este estudio en áreas sin status de protección, para poder contrastar el grado de efectividad de la Reserva Provincial Parque Luro con los resultados obtenidos, se pueden hacer diversas recomendaciones sobre el manejo y las estrategias de conservación que debería adoptar la Reserva (las cuales también pueden ser extrapolables) en relación al desenvolvimiento y desarrollo del Halconcito Colorado, el Calancate Cabeza Azul y otras especies de usuarios secundarios de cavidades. Algunas de estas recomendaciones a corto y mediano plazo son:

- Mantener zonas de bosque abierto con pastizales y generar nuevas zonas con estas características.
- Conservar ejemplares maduros de Caldén, así como de fragmentos de bosques maduros donde se cuenten con árboles con copa dominante y vivos.
- Tomar acciones proteccionistas sobre especies claves como el Carpintero Real (*Colaptes melanochloros*), el Carpintero Campestre (*Colaptes campestris*) y la Cotorra (*Myiopsitta monachus*), todas especies “ingenieras de ecosistema” del Caldenal Pampeano y con un alto grado de relación con las especies estudiadas.
- No remover árboles que cuenten con cavidades excavadas por pájaros carpinteros, independientemente de su grado de madurez o estado de salud.
- Realizar los manejos de control sobre los de nidos de Cotorra en estructuras de origen antrópico antes o después de la temporada reproductiva de los diferentes usuarios que la utilizan y no durante.
- Dado que la colonia más grande de Calancate Cabeza Azul se encuentra en las zonas turísticas de la Reserva (parrillas y sala de carruaje), se necesitarían hacer estudios específicos de como la

actividad humana podría afectar el comportamiento y la ecología de los Calancate Cabeza Azul.

- Analizar la viabilidad y poder germinativo de las semillas consumidas por los Calancate Cabeza Azul.
- Mejorar la comunicación y articulación entre los organismos gubernamentales encargados de la Reserva Provincial Parque Luro, dado que cada uno cuenta con objetivos diferentes. Sin embargo, los principales objetivos de las áreas protegidas deberían ser conservar muestras representativas de los ambientes (el Caldenal en este caso), conservar y recuperar especies de flora y fauna nativa, promover la educación ambiental y la investigación científica y aprovechar de manera sustentable los valores paisajísticos y culturas (Plan de Manejo RPPL; Subsecretaría de Ecología 2021).
- Se debe incrementar el personal que custodia y protege la Reserva, dado que, durante el transcurso de esta tesis, se pudieron observar eventos de extracción de pichones y huevos de nidos, caza de aves (con gomera) y personas no autorizadas haciendo uso de áreas con restricciones.
- Si bien no afectaron al Halconcito Colorado y al Calancate Cabeza Azul directamente (aunque puede afectar el equilibrio del ambiente, teniendo consecuencias *a posteriori* sobre las especies estudiadas), en varias ocasiones se pudieron observar ramas caídas que contenían cavidades, las cuales eran utilizadas por otras especies de aves y micromamíferos. Estas ramas caídas fueron producto de los volteos de astas que hacen los Ciervos Colorados, en los cuales enganchan sus cornamentas contra las ramas para que éstas se les deprendan. Por ende, esta especie exótica está interviniendo en la dinámica natural de este ecosistema en las zonas bajas de los árboles, pudiendo desestructurar la dinámica natural del Caldenal.
- Colocar cartelería que haga referencia a las especies que se encuentran nidificando en el área, promoviendo el respeto hacia las mismas.
- Capacitar al personal de la Reserva en temas relacionados a la historia natural de las especies presentes.

- Brindar charlas educativas a los visitantes de la Reserva en temas relacionados a biología, ecología y conservación de especies presentes en el área.

A largo plazo, algunas de estas recomendaciones que se pueden brindar son:

- Realizar programas de monitoreo de las poblaciones del Halconcito Colorado (u otras especies como el Halconcito Gris o el Alilicucú Común) y el Calancate Cabeza Azul, las cuales pueden servir de indicadores.
- Realizar acciones de manejo del bosque para incrementar la superficie de bosque abierto, dado que en la actualidad se haya muy reducido.
- Realizar un programa de captura de ejemplares periódicamente para evaluar aspectos ligados al estado sanitario y la condición física.
- Hacer un seguimiento sistemático (año tras año) de un número considerable de cavidades (e.g.: >300) para comprender mejor aún la composición y características de la comunidad usuaria de cavidades.
- Realizar censos estacionales de aves y mamíferos usuarios de cavidades.

BIBLIOGRAFÍA

- AITKEN KEH, WIEBE KL & MARTIN K. 2002. Nest-site reuse patterns for a cavity-nesting bird community in interior British Columbia. *The Auk*, 119(2): 391-402.
- AITKEN KEH & MARTIN K. 2007. The importance of excavators in hole-nesting communities: Availability and use of natural tree holes in old mixed forests of western Canada. *Journal of Ornithology*, 148(Suppl. 2): 425-434.
- ALBANESI S, SCHAAF A, VIVANCO C, RIVERA L & POLITI N. 2016. Caracterización y selección de sitios de excavación del carpintero lomo blanco (*Campephilus leucopogon*) en dos regiones forestales del noroeste argentino. *Bosque*, 37: 33-40.
- ALTAMIRANO TA, IBARRA JT, MARTIN K & BONACIC C. 2012. Árboles viejos y muertos en pie: un recurso vital para la fauna del bosque templado de Chile. *La Chiricoca*, 15: 25-30.
- ALTAMIRANO TA, IBARRA JT, MARTIN K & BONACIC C. 2017. The conservation value of tree decay processes as a key driver structuring tree cavity nest webs in South American temperate rainforests. *Biodiversity Conservation*, 26(10): 2453-2472.
- ALTIERI MA & MERRICK L. 1987. In situ conservation of crop genetic resources through maintenance of traditional farming systems. *Economic Botany*, 41(1): 86-96.
- ALVAREZ CW & DE LA CRUZ LORENZO J. 1987. Nesting success of the American kestrel (*Falco sparverius sparverioide*s vigors) in the Boca de la Jaula, Tapaste, Havana province. *The Ancestral Kestrel*, 43.
- ANDRÉN H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*: 355-366.
- ARAMBURÚ R. 2012. Insectos parásitos que afectan a loros de Argentina y métodos para su obtención. *Hornero*, 27(1): 103-116.
- ARAMBURÚ R, BERKUNSKY I, FORMOSO A & CICCHINO A. 2013. Ectoparasitic load of blue-crowned parakeet (*Aratinga a. acuticaudata*, Psittacidae) nestlings. *Ornitología Neotropical*, 24(3): 257-265.
- ARNDT T. 1980. Zucht des Blaukopf-oder Spitzschwanz sittichs (*Aratinga a. acuticaudata*). *Gefiederte Welt*, 104: 181-182.
- ARNOLD SJ. 1972. Species densities of predators and their prey. *The American Naturalist*, 106(948): 220-236.
- BAI ML, WICHMAN F & MÜHLENBERG M. 2003. The abundance of tree holes and their utilization by hole-nesting birds in a primeval boreal forest of Mongolia. *Acta Ornithologica*, 38(2): 95-102.
- BALGOOYEN TG. 1976. Behavior and ecology of the American kestrel (*Falco sparverius* L.) in the Sierra Nevada of California. University of California Press, Los Angeles.
- BALGOOYEN TG. 1989. Natural history of the American kestrel in Venezuela. *Journal of Raptor Research*, 23: 85-93.
- BARBOSA PA. 1998. *Conservation biological control*. Elsevier, USA.
- BARONI D, KORMIMÄKI E, SELONEN V & LAAKSONEN T. 2020. Tree cavity abundance and beyond: nesting and foodstoring sites of the Pygmy owl in managed boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 460, 117818.

- BARQUEZ R, DÍAZ M & OJEDA R. 2006. *Mamíferos de la Argentina. Sistemática y distribución*. SAREM, Tucumán.
- BARTON K. 2009. Mu-MIn: Multi-model inference. *R Package Version: 0.12.2/r18*.
- BEDNARZ JC, RIPPER D & RADLEY PC. 2004. Emerging concepts and research directions in the study of cavity-nesting birds: keystone ecological processes. *Condor*, 106: 1-4.
- BEGON M, HARPER JL & TOWNSEND CR. 1996. *Ecology: Individuals, Populations and Communities* (3^{ra} ed.). Blackwell Science, Oxford.
- BEISSINGER SR & WALTMAN JR. 1991. Extraordinary clutch size and hatching asynchrony of a neotropical parrot. *The Auk*, 108(4): 863-871.
- BEISSINGER SR & WESTPHAL MI. 1998. On the use of demographic models of population viability in endangered species management. *Journal of Wildlife Management*, 62: 821-841.
- BENAVIDEZ A, PALACIO FX, RIVERA LO, ECHEVARRIA AL & POLITI N. 2018. Diet of Neotropical parrots is independent of phylogeny but correlates with body size and geographical range. *Ibis*, 160(4): 742-754.
- BERGER DD & MUELLER HC. 1959. The bal-chatri: a trap for the birds of prey. *Bird-banding*, 30: 18-26.
- BERKUNSKY I & REBOREDA JC. 2009. Nest-site fidelity and cavity reoccupation by Blue-fronted Parrots *Amazona aestiva* in the dry Chaco of Argentina. *Ibis*, 151: 145-150.
- BERKUNSKY I. 2010. *Ecología reproductiva del loro hablador (Amazona aestiva) en el chaco argentino*. Tesis Doctoral. Universidad nacional de La Plata, La Plata.
- BERKUNSKY I, KACOLIRIS FP, FAEGRE SIK, RUGGERA RA, CARRERA J & ARAMBURU RM. 2011. Nest predation by arboreal snake on cavity-nesting birds in dry Chaco woodlands. *Ornitología Neotropical*, 22: 459-464.
- BERKUNSKY I, DANIELE G, KACOLIRIS FP, DÍAZ-LUQUE JA, SILVA FRIAS CP, ARAMBURU RM & GILARDI JD. 2014. Reproductive parameters in the critically endangered Blue-throated Macaw: limits to the recovery of a parrot under intensive management. *PloS one*, 9(6): e99941.
- BERKUNSKY I, SEGURA LN, ARAMBURÚ RM, RUGGERA RA, SVAGELJ WS & REBOREDA JC. 2016. Nest survival and predation in Blue-fronted Parrots *Amazona aestiva*: effects of nesting behaviour and cavity characteristics. *Ardea*, 104: 143–151.
- BERKUNSKY I, QUILLFELDT P, BRIGHTSMITH DJ, ABBUD MC, AGUILAR JMRE, ALEMÁN-ZELAYA U, ARAMBURÚ RM, ... & MASELLO JF. 2017a. Current threats by Neotropical parrot population. *Biological Conservation*, 214: 278-287.
- BERKUNSKY I, SEGURA LN, RUGGERA RA, FAEGRE SIK, TROFINO-FALASCO C, LÓPEZ FG, VELASCO MA, KACOLIRIS FP, ARAMBURÚ RM & REBOREDA JC. 2017b. Reproductive parameters of the Turquoise-fronted Parrot (*Amazona aestiva*) in the dry Chaco forest. *Avian Conservation and Ecology*, 12(2): 6.
- BETTS MG, WOLF C, RIPPLE WJ, PHALAN B, MILLERS KA, DUARTE A., ... & LEVI T. 2017. Global forest loss disproportionately erodes biodiversity in intact landscapes. *Nature*, 547(7664): 441-444.
- BIERREGAARD RO & KIRWAN GM. 2020. Bat Falcon (*Falco ruficularis*). En: *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca.

- BILDSTEIN KL. 2017. *Raptors: The Curious Nature of Diurnal Birds of Prey*. Cornell University Press, Ithaca.
- BIRD DM & BILDSTEIN KL. 2007. *Raptor research and management techniques*. Hancock House, Surrey y Blaine.
- BIRD DM & PALMER RS. 1988. *American Kestrel*. En: Handbook of North American birds (Vol. 5: diurnal raptors). Yale University Press, New Haven.
- BIRDLIFE INTERNATIONAL. 2021a. Species factsheet: *Falco sparverius*. IUCN Red List for birds. www.birdlife.org (consultado 29/01/2021).
- BIRDLIFE INTERNATIONAL. 2021b. Species factsheet: *Psittacara acuticaudatus*. IUCN Red List for birds. www.birdlife.org (consultado 29/01/2021).
- BLANCO G, HIRALDO F, ROJAS A, DÉNES FV & TELLA JL. 2015. Parrots as key multilinkers in ecosystem structure and functioning. *Ecology and Evolution*, 5(18): 4141-4160.
- BLANCO G, BRAVO C, PACIFICO EC, CHAMORRO D, SPEZIALE KL, LAMBERTUCCI SA. ... & TELLA JL. 2016. Internal seed dispersal by parrots: an overview of a neglected mutualism. *Peer J*, 4: e1688.
- BLOOM PH & HAWKS SJ. 1983. Nest box use and reproductive biology of the American kestrel in Lassen County, California. *Raptor Research*, 1(1): 9-14.
- BOHONAK AJ. 2002. RMA: Software for Reduced Major Axis Regression. <http://www.bio.sdsu.edu/pub/andy/BohonakCV.html> (consultado 12/07/2020).
- BONAPARTE EB, IBARRA JT & COCKLE KL. 2020. Conserving nest trees used by cavity-nesting birds from endangered primary Atlantic forest to open farmland: Increased relevance of excavated cavities in large dead trees on farms. *Forest Ecology and Management*, 475: 118440.
- BONAPARTE EB & COCKLE KL. 2017. Nest niche overlap among the endangered Vinaceous-breasted Parrot (*Amazona vinacea*) and sympatric cavity-using birds, mammals, and social insects in the subtropical Atlantic Forest, Argentina. *The Condor: Ornithological Applications*, 119: 58-72.
- BORTOLOTTI GR, WIEBE KL & IKO WM. 1991. Cannibalism of nestling American Kestrels by their parents and siblings. *Canadian Journal of Zoology*, 69: 1447-1453.
- BORTOLOTTI GR. 1994. Effect of nest-box size on nest-site preference and reproduction in American Kestrels. *Journal of Raptor Research*, 28(3): 127-133.
- BORTOLOTTI GR, DAWSON RD & MURZA GL. 2002. Stress during feather development predicts fitness potential. *Journal of Animal Ecology*, 71: 333-342.
- BOTERO-DELGADILLO E, POBLETE Y & VÁSQUEZ RA. 2015. Nestling mortality as a consequence of interspecific competition between secondary cavity nesters in the Sub-Antarctic forest of Chile. *The Wilson Journal of Ornithology*, 127(1): 131-134.
- BOWMAN R, DUNCAN JR & BIRD DM. 1987. *Dispersal and inbreeding avoidance in the American Kestrel: are they related?* En: The ancestral Kestrel. Raptor Research Rep. 6.
- BRAUNING D. 1983. Nest site selection of the American Kestrel (*Falco sparverius*). *Journal of Raptor Research*, 17: 122.
- BRAWN JF, ANGEHR G, DAVROS N, ROBINSON WD, STYRSKY JN & TARWATER CE. 2011. Sources of variation in the nesting success of understory tropical birds. *Journal of Avian Biology*, 42: 61-68.

- BRICEÑO C, SANDOVAL-RODRÍGUEZ A, YÉVENES K, LARRAECHEA M, MORGADO A, CHAPPUZEAU C, ... & OLIVARES F. 2019. Interactions between invasive Monk Parakeets (*Myiopsitta monachus*) and other bird species during nesting seasons in Santiago, Chile. *Animals*, 9(11): 923.
- BRIGHTSMITH DJ. 2005a. Competition, predation and nest niche shifts among tropical cavity nesters: ecological evidence. *Journal of Avian Biology*, 36: 74-83.
- BRIGHTSMITH DJ. 2005b. Parrot nesting in southeastern Peru: seasonal patterns and keystone trees. *The Wilson Journal of Ornithology*, 117(3): 296-305.
- BROOKS DM. 2009. Behavioral ecology of a Blue-crowned Parakeet (*Aratinga acuticaudata*) in a subtropical urban landscape far from its natural range. *Bulletin of Texas Ornithology Society*, 42(1-2): 78-82.
- BROWN CR & HOOGLAND JL. 1986. Risk in mobbing for solitary and colonial swallows. *Animal Behaviour*, 34(5): 1319-1323.
- BROWN ME. 1996. *Assessing body condition in birds*. En: Current ornithology. Springer, Boston.
- BROWN JL, STEENHOF K, KOCHERT MN & BOND L. 2013. Estimating raptor nesting success: old and new approaches. *The Journal of wildlife management*, 77(5): 1067-1074.
- BROWN JL. 2014. *The role of the environment*. En: Helping and Communal Breeding in Birds. Princeton University Press, Princeton.
- BRUNO F, TALLADE P, SELTZER AC, IRIARTE AA, MACEDA JJ, POLANCO C & PASTOR C. 2012. *Categorización de la Fauna Silvestre de Vertebrados de la provincia de La Pampa*. Informe interno, La Pampa.
- BUB H. 1996. *Bird trapping and bird banding: A handbook for trapping methods all over the World*. Cornell University, Ithaca.
- BUCHER EH & ARAMBURÚ RM. 2014. La cotorra como especie invasora: el caso de las pampas. *Ciencia Hoy*, 24(141): 41-47.
- BURGIO KR, VAN REES CB, BLOCK KE, PYLE P, PATTEN MA, SPREYER MF & BUCHER EH. 2020. *Monk Parakeet (Myiopsitta monachus), version 1.0*. En: *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca.
- BURNHAM KP & ANDERSON DR. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag, New York.
- BURNHAM KP, ANDERSON DR & HUYVAERT KP. 2011. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavior Ecology Sociobiology*, 65(1): 23-35.
- BURTT JR EH, SCHROEDER MR, SMITH LA, SROKA JE & MCGRAW KJ. 2011. Colourful parrot feathers resist bacterial degradation. *Biology letters*, 7(2): 214-216.
- BUTLER C, HASLEHURST G & BUTLER K. 2002. First nesting by Blue-crowned Parakeet in Britain. *British Birds*, 95:17-20.
- BÜTLER R, LACHAT T, LARRIEU L & PAILLET Y. 2013. Habitat trees: key elements for forest biodiversity. *Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodiversity*, 84.
- CABRERA AL & WILLINK A. 1973. *Biogeografía de América*. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Washington DC.

- CABRERA AL. 1976. Enciclopedia Argentina de agricultura y ganadería. *Regiones fitogeográficas Argentinas*. ACME SACI, Buenos Aires.
- CADE TJ. 1982. *The Falcons of the World*. Cornell University Press, Ithaca.
- CAMPIONI L, SARASOLA JH, SANTILLÁN M & REYES MM. 2013. Breeding season habitat selection by Ferruginous Pygmy Owls *Glaucidium brasilianum* in central Argentina. *Bird Study*, 60(1): 35-43.
- CANEVARI M & VACCARO O. 2007. *Guía de mamíferos de América del Sur* (1^{ra} ed.). LOLA, Buenos Aires.
- CANO E, CASAGRANDE G, CONTI HA, PLAZA JSL, ZUBIATE CP, PINEDO DM., ... & MONTES MA. 1980. Inventario integrado de los recursos naturales de La Pampa. *INTA-Gobierno de La Pampa-Universidad Nacional de La Pampa*, Santa Rosa.
- CAREY AB. 1983. Cavities in trees in hardwood forests. Snag habitat management symposium. *General Technical Report GTR-RM-99, US Department of Agriculture Forest Service*, 167-184.
- CAREY C. 1996. *Avian energetics and nutritional ecology*. Chapman & Hall, New York.
- CARPINTERO D, BERKUNSKY I & ARAMBURÚ R. 2011. Primer registro del Calancate Común *Aratinga a. acuticaudata* (Aves: Psittacidae) como huésped nativo primario de *Ornithocoris toledo* Pinto (Hemiptera: Heteroptera: Cimicidae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie*, 13(2): 205-212.
- CARRILLO DJ. 2007. Factores que afectan el éxito reproductivo del ñángaro en la Isla de Margarita, Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales*, 167: 89-99.
- CASAGRANDE GA, DEANNA ME, FARRELL & BABINEC F. 2012. *Agroclimáticas de la EEA Anguil "Ing. Agr. Guillero Covas": Período 1973-2011*. Ediciones INTA, Anguil.
- CASTRO CABRAL J, GRANZINOLLI MA & MOTTA JC. 2006. Dieta do quiquiri, *Falco sparverius* (Aves: Falconiformes), na Estação Ecológica de Itirapina, SP. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 14: 393-399.
- CATRY I, FRANCO AMA & SUTHERLAND WJ. 2012. Landscape and weather determinants of prey availability: Implications for the Lesser Kestrel *Falco naumanni*. *Ibis*, 154: 111-123.
- COCKLE K, MARTIN K & WIEBE K. 2008. Availability of cavities for nesting birds in the Atlantic forest, Argentina. *Ornitología Neotropical*, 19(Suppl): 269-278.
- COCKLE K, MARTIN K & DREVER MC. 2010. Supply of tree-holes limits nest density of cavity-nesting birds in primary and logged subtropical Atlantic forest. *Biological Conservation*, 143: 2851-2857.
- COCKLE K, MARTIN K & WESOŁOWSKI T. 2011a. Woodpeckers, decay, and the future of cavity-nesting vertebrate communities worldwide. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(7): 377-382.
- COCKLE K, MARTIN K & WIEBE K. 2011b. Selection of Nest Trees by Cavity-nesting Birds in the Neotropical Atlantic Forest. *Biotropica*, 43(2): 228-236.
- COCKLE KL, BODRATI A, LAMMERTINK M & MARTIN K. 2015. Cavity characteristics, but not habitat, influence nest survival of cavity-nesting birds along a gradient of human impact in the subtropical Atlantic forest. *Biological Conservation*, 184: 193-200.
- CODY ML. 1985. *Habitat selection in birds*. Academic Press, New York.

- COLLAR N, BOESMAN PFD & SHARPE CJ. 2020. Blue-crowned Parakeet (*Thectocercus acuticaudatus*). En: *Bird of the World* (versión 1.0). Cornell Lab of Ornithology. Ithaca.
- CONROY MJ & JP CAROLL. 2009. *Quantitative conservation of vertebrates*. John Wiley and Sons, Oxford.
- COOPER EB, BONNET T, OSMOND H, COCKBURN A & KRUUK LEB. 2020. Do the ages of parents or helpers affect offspring fitness in a cooperatively breeding bird? *Journal of Evolutionary Biology*, 33(12): 1735-1748.
- CORNELIUS C, COCKLE K, POLITI N, BERKUNSKY I, SANDOVAL L, OJEDA V, RIVERA L, HUNTER JR.M & MARTIN K. 2008. Cavity-nesting birds in Neotropical forests: cavities as a potentially limiting resource. *Ornitología Neotropical*, 19: 253-268.
- CORNELIUS C. 2008. Spatial variation in nest-site selection by secondary cavity-nesting bird in human-altered landscape. *Condor*, 110(4): 615-626.
- CORTES J. 2005. Probable nesting of the Blue-crowned Conure *Aratinga acuticaudata* in Gibraltar. *Gibraltar Bird Report*, 5: 59-61.
- CRESSWELL W. 2009. The use of mass and fat reserve measurements from ringing studies to assess body condition. *Ringing & Migration*, 24(3): 227-232.
- CURTIS PG, SLAY CM, HARRIS NL, TYUKAVINA A & HANSEN MC. 2018. Classifying drivers of global forest loss. *Science*, 361(6407): 1108-1111.
- CZESZCZEWIK D, WALANKIEWICZ W & STANSKA M. 2008. Small mammals in nest of cavity nesting birds: Why should ornithologists study rodents? *Canadian Journal of Zoology*, 86: 286-293.
- DANIEL TW, HELMS JA & BAKER FS. 1979. *Principles of silviculture* (2^{da} edición). McGraw-Hill Book Company, New York.
- DARWIN CR. 1859. *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of the favored races in the struggle for Life*. John Murray, London.
- DAWSON RD & BORTOLOTTI GR. 2000. Reproductive Success of American Kestrels: the role of prey abundance and weather. *The Condor*, 102: 814-822.
- DE LA PEÑA MR & SALVADOR SA. 2010. *Manual de la alimentación de las aves argentinas*. Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe.
- DE LA PEÑA MR & TITARELLI RF. 2011. *Guía de aves de La Pampa*. Gobierno de La Pampa, Santa Rosa.
- DE LA PEÑA MR. 2013. Nidos y reproducción de las aves argentinas. *Serie Naturaleza, Conservación y Sociedad*, 8.
- DE LUCCA ER. 1992. Nidificación del halconcito colorado (*Falco sparverius*) en nidos de cotorra (*Myiopsitta monachus*). *Hornero*, 13: 238-240.
- DE LUCCA ER & SAGGESSE M. 1993. Nidificación del Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) en la Patagonia. *Hornero*, 13: 302-305.
- DE LUCCA ER. 2016. Una población de Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) reproduciéndose en acantilados marítimos. Un hallazgo inédito para el más común de los Falconiformes del Nuevo Mundo. *Historia Natural (Tercera Serie)*, 6: 97-117.
- DE LUCCA ER. 2018. Historia natural del halconcito gris (*Spizapteryx circumcincta*) (Kaup, 1852). Compendio, revisión y nuevos aportes. *Historia Natural* 8(1): 41-61.

- DEL HOYO J, ELLIOTT A & SARGATAL J. 1994a. *Handbook of the birds of the world* (Vol. II: New world vultures to guinea fowl). Lynx editions, Barcelona.
- DEL HOYO J, ELLIOTT A & SARGATAL J. 1994b. *Handbook of the birds of the world* (Vol. IV: Sandgrouse to Cuckoos). Lynx editions, Barcelona.
- DI GIACOMO AG. 2005. *Aves de la Reserva El Bagual*. En: Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual, provincia de Formosa, Argentina. Inventario de la fauna de vertebrados y de la flora vascular de un área del Chaco Húmedo. *Temas de Naturaleza y Conservación 4*. Aves Argentinas/AOP, Buenos Aires.
- DI PANGRACIO A. 2009. *El bosque de Caldén pampeano: en estado terminal*. Los que se van. <https://www.losquesevan.com/el-bosque-de-calden-pampeano-en-estado-terminal.105c> (consultado: 03/12/2020).
- DIAMOND JM. 2017. First North American report of an American kestrel (*Falco sparverius*) roosting in a monk parakeet (*Myiopsitta monachus*) nest. *Florida Field Naturalist*, 45(1): 18-20.
- DINSMORE SJ, WHITE GS & KNOPF FL. 2002. Advanced techniques for modeling avian nest survival. *Ecology*, 83:3476-3488.
- DI SALLO FG & COCKLE KL. 2021. The role of body size in nest-site selection by secondary cavity-nesting birds in a subtropical Chaco forest. *Ibis*, 164(1): 168-187.
- DOMÉNECH J & SENAR JC. 1997. Medición de la condición física de las aves a través de la Ptilocronología. *Etologuía*, (15): 37-44.
- DONALD PF. 2007. Adult sex ratios in wild bird populations. *Ibis*, 149(4): 671-692.
- DRENT RH & DAAN S. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea*, 68: 225–252.
- DREVER MC, AITKEN KE, NORRIS AR & MARTIN K. 2008. Woodpeckers as reliable indicators of bird richness, forest health and harvest. *Biological conservation*, 141(3): 624-634.
- DUBE WC, HUND AK, TURBEK SP & SAFRAN RJ. 2018. Microclimate and host body condition influence mite population growth in a wild bird-ectoparasite system. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 7(3): 301-308.
- DUCATEZ S & LEFEBVRE L. 2014. Patterns of research effort in birds. *PLoS One*, 9(2): e89955.
- DUFFY JE. 2002. Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos*, 99: 201-219.
- DUNN JL & ALDERFER J. 2017. *Field Guide to the birds of North America* (Seven edition). National Geographic, Washington DC.
- DURÃES R, CARRASCO L, SMITH TB & KARUBIAN J. 2013. Effects of forest disturbance and habitat loss on avian communities in a Neotropical biodiversity hotspot. *Biological Conservation*, 166: 203-211.
- DUSSART EG, LERNER P & PEINETTI RH. 1998. Long-term dynamics of two populations of *Prosopis caldenia* Burkart. *Journal of Range Management*, 51: 685-691.
- DUSSART EG, CHIRINO CC, MORICI EA & PEINETTI RH. 2011. Reconstrucción del paisaje del Caldenal pampeano en los últimos 250 años. *Quebracho-Revista de Ciencias Forestales*, 19(1-2): 54-65.

- DUVAL VS, BENEDETTI GM & CAMPO AM. 2012. Patrón de distribución de la vegetación en la Reserva provincial Parque Luro. *Huellas*, 16: 93-107.
- DUVAL VS. 2017. *Estudio integral de áreas protegidas: Reserva Provincial Parque Luro y Parque Nacional Lihué Calel, provincia de La Pampa*. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Sur, Bahía Blanca.
- EBERHARD JR. 1998. Breeding biology of the Monk Parakeet. *The Wilson Bulletin*, 110(4): 463-473.
- EBIRD. 2021. An online database of bird distribution and abundance. <http://ebird.org/home/> (consultado 27/01/2021). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca.
- ECOREGISTROS. 2021. Registros Ecológicos de la Comunidad. <http://www.ecoregistros.org/site/index.php> (consultado 27/01/2021).
- EDELAAR P, ROQUES S, HOBSON EA, GONÇALVES DA SILVA A, AVERY ML, RUSSELLO MA., ... & TELLA JL. 2015. Shared genetic diversity across the global invasive range of the monk parakeet suggests a common restricted geographic origin and the possibility of convergent selection. *Molecular ecology*, 24(9): 2164-2176.
- EDWORTHY AB & MARTIN K. 2014. Long-term dynamics of the characteristics of tree cavities used for nesting by vertebrates. *Forest Ecology and Management*, 334: 122-128.
- EDWORTHY AB, TRZCINSKI MK, COCKLE K, WIEBE KL & MARTIN K. 2018. Tree cavity occupancy by nesting vertebrates across cavity age. *The Journal of Wildlife Management*, 82(3): 639-648.
- EHRlich PR. 1988. *The loss of diversity*. National Academy of Sciences, Washington, DC.
- ELLEGREN H. 1996. First gene on the avian W chromosome (CHD) provides a tag for universal sexing of non-ratite birds. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 263: 1635-41.
- ELLEGREN H & SHELDON BC. 1997. New tools for sex identification and the study of sex allocation in birds. *Trends in ecology & evolution*, 347: 255-259.
- ELY TE, BRIGGS CW, HAWKS SE, KALTENECKER GS, EVANS DL, NICOLETTI FJ, ... & DELONG, JP. 2018. Morphological changes in American kestrels (*Falco sparverius*) at continental migration sites. *Global Ecology and Conservation*, 15: e00400.
- EVANS P & SMITH P. 1975. Studies of shorebirds at Lindisfarne, Northumberland. 2. Fat and pectoral muscle as indicators of body condition in the bar-tailed godwit. *Wildfowl*, 26: 64-76.
- EVERITT BS & HOTHORN T. 2014. *A Handbook of Statistical Analyses Using R*. CRC press, New York.
- FARMER CJ, SMITH JP & ARMER CH. 2009. Migration monitoring indicates widespread declines of American Kestrels (*Falco sparverius*) in North America. *Journal of Raptor Research*, 43: 263-273.
- FERGUSON-LEES J & CHRISTIE DA. 2001. *Raptors of the world*. Christopher Helm, London.
- FERNÁNDEZ P, CAREZZANO F & BEE DE SPERONI N. 1997. Análisis cuantitativo encefálico e índices cerebrales en *Aratinga acuticaudata* y *Myiopsitta monachus* de Argentina (Aves: Psittacidae). *Revista Chilena de Historia Natural*, 70: 269-275.

- FERNÁNDEZ-JURICIC E, ALVAREZ EV & MARTELLA MB. 1997. Seasonal variation in abundance of Blue-crowned Conures (*Aratinga acuticaudata*) at the Chancaní Reserve, Córdoba, Argentina. *El Hornero*, 14(04): 259-262.
- FERNÁNDEZ-JURICIC E, ALVAREZ EV & MARTELLA MB. 1998. Vocalizations of blue-crowned conures (*Aratinga acuticaudata*) in the Chancaní Reserve, Córdoba, Argentina. *Ornitología Neotropical*, 9: 31-40.
- FIGUEROA ROJAS RA & CORALES STAPPUNG ES. 2002. Winter diet of the American Kestrel (*Falco sparverius*) in the Forested Chilean Patagonia, and its relation to the availability of prey. *International Hawkwatcher* 5.
- FIGUEROA ROJAS RA & CORALES STAPPUNG ES. 2004. Summer diet comparison between the American Kestrel (*Falco sparverius*) and Aplomado Falcon (*Falco femoralis*) in an Agricultural Area of Araucanía, Southern Chile. *Hornero*, 19: 53-60.
- FORSHAW JM. 1989. *Parrots of the World*. Lansdowne, Melbourne.
- FOX J & WEISBERG S. 2011. *An R Companion to Applied Regression*. SAGE Publications, Thousand Oaks.
- FRANKLIN J. 2010. *Mapping species distributions: spatial inference and prediction*. Cambridge University Press, Cambridge.
- FREED LA. 1981. Loss of mass in breeding wrens: Stress or adaptation? *Ecology*, 62(5): 1179-1186.
- FREILE JF, GREENEY HF & BONACCORSO E. 2014. Current Neotropical ornithology: Research progress 1996-2011. *The Condor*, 116: 84-96.
- GARCÍA-HERAS MS, ARROYO BE, MOUGEOT F, AMAR A & SIMMONS RE. 2016. Does timing of breeding matter less where the grass is greener? Seasonal declines in breeding performance differ between regions in an endangered endemic raptor. *Nature Conservation*, 15: 23-45.
- GARBARINO S. 2008. Los inicios de la explotación y el comercio forestal en el Territorio Nacional de La Pampa. En: *Historia de La Pampa*. UNLPam (Eds.), Santa Rosa.
- GIORGETTI HD, MANUEL Z, MONTENEGRO OA, RODRÍGUEZ GD & BUSO CA. 2000. Phenology of some herbaceous and woody species in central, semiarid Argentina. *Phyton-Revista Internacional de Botanica Experimental*, 69: 91-108.
- GOLDINGAY RL., ROHWEDER D & TAYLOR BD. 2020. Nest box contentions: Are nest boxes used by the species they target? *Ecological Management & Restoration*, 21(2): 115-122.
- GONZÁLEZ-ROGLICH M, SOUTHWORTH J & BRANCH LC. 2012a. The role of private lands for conservation: land cover change analysis in the Caldenal savanna ecosystem, Argentina. *Applied Geography*, 34: 281-288.
- GONZÁLEZ-ROGLICH M, VILLARREAL D & CASTRO MG. 2012b. Assessment of Parque Luro Reserve effectiveness as a conservation tool for the Pampean Caldenal. *Ecología Austral*, 22(01): 11-21.
- GRANDE JM, OROZCO-VALOR PM, LIÉBANA MS & SARASOLA JH. 2018. *Birds of prey in agricultural landscapes: The role of agriculture expansion and intensification*. En: *Birds of prey. Ecology and conservation in the XXI century*. Springer, New York.
- GOWATY PA & PLISSNER JH. 1997. Breeding dispersal of Eastern Bluebirds depends on nesting success but not on removal of old nests: An experimental study. *Journal of Field Ornithology*, 68: 323-330.

- GREEN AJ. 2001. Mass/length residuals: measures of body condition or generators of spurious results. *Ecology*, 82(5): 1473-1483.
- GREENWOOD JL & DAWSON RD. 2011. Nest and territory scale predictors of nest-site selection, and reproductive investment and success in a northern population of American kestrels (*Falco sparverius*). *Ecoscience*, 18(2): 145-156.
- GREGORY RD, NOBLE D, FIELD R, MARCHANT J, RAVEN M & GIBBONS DW. 2003. Using birds as indicators of biodiversity. *Ornis hungarica*, 12(13): 11-24.
- GRIFFITHS R, DOUBLE MC, ORR K & DAWSON RJG. 1998. DNA test to sex most birds. *Molecular Ecology*, 7: 1071-1075.
- GRIGGS GR & STEENHOF K. 1993. *Photographic guide for aging nestling American kestrels*. US Department of the Interior Bureau of Land Management, Boise.
- GUERRERO AYUSO J & ARAMBIZA SEGUNDO A. 2004. Nidificación de *Amazona aestivay Aratinga acuticaudata* en la tierra comunitaria de origen del Isoso, Santa Cruz, Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología*, 16: 11-28.
- HAMER K & HILL J. 1994. The regulation of food delivery to nestling cory's shearwaters *Calonectris diomedea*: the roles of parents and offspring. *Journal of Avian Biology*, 25: 198-204.
- HAMMER Ø, HARPER DAT & RYAN PD. 2001. PAST-palaeontological statistics (ver. 4.07b). *Palaeontología Electronica*, 4(1): 1-9.
- HAMERSTROM F, HAMERSTROM FN & HART J. 1973. Nest boxes: an effective management tool for kestrels. *The Journal of Wildlife Management*, 37(3): 400-403.
- HANSEN MC, STEHMAN SV & POTAPOV PV. 2010. Quantification of global gross forest cover loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(19): 8650-8655.
- HANSSON B, BENSCH S & HASSELQUIST D. 2000. The quality and timing hypotheses evaluated using data on Great Reed Warblers. *Oikos*, 90: 575-581.
- HART B. 1997. *Behavioural defence*. En: Host-parasite evolution. General principles and avian models. Oxford University Press, Oxford.
- HARTMUT SW. 1997. Ecology of American Kestrels wintering on Socorro Island, Mexico. *Journal of Raptor Research*, 31: 384-385.
- HEATH JA, STRASSER EH, FOSTER MA, BARDO L & BIRD DM. 2011. Challenges in creating an American Kestrel body condition index based on size-adjusted mass. *Journal of Raptor Research*, 45: 324-334.
- HEINSOHN R & LEGGE S. 2003. Breeding biology of the reverse-dichromatic, co-operative parrot *Eclectus roratus*. *Journal of Zoology*, 259(2): 197-208.
- HELENO RH, ROSS G, EVERARD AMY, MEMMOTT J & RAMOS JA. 2011. The role of avian seed predators' as seed dispersers. *Ibis*, 153(1): 199-203.
- HERNÁNDEZ-BRITOD, CARRETE M, BLANCO G, ROMERO-VIDAL P, SENAR JC, MORI E, ... & TELLA JL. 2021. The role of Monk Parakeets as nest-site facilitators in their native and invaded areas. *Biology*, 10(7): 683.
- HOFFMAN ML & COLLOPY MW. 1987. *Distribution and nesting ecology of the American Kestrel (Falco sparverius paulus) near Archer, Florida*. En: The ancestral kestrel. Raptor Research Rep. 6.

- IBARRA JT, NOVOA FJ, JAILLARD H & ALTAMIRANO TA. 2020. Large trees and decay: Suppliers of a keystone resource for cavity-using wildlife in old-growth and secondary Andean temperate forests. *Austral ecology*, 45(8): 1135-1144.
- INFOSTAT. 2004. *InfoStat* (ver. 2004). Grupo InfoStat. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba.
- ISASI-CATALÁ E. 2011. Los conceptos de especies indicadoras, paraguas, banderas y claves: su uso y abuso en ecología de la conservación. *Interciencia*, 36(1): 31-38.
- JAMES G, WITTEN D, HASTIE T & TIBSHIRANI R. 2013. *An introduction to statistical learning with applications in R*. Springer, New York.
- JAUREGUI A, RODRÍGUEZ SA, GARCÍA LNG, GONZALEZ E & SEGURA LN. 2021a. Wood density and tree size used as cues to locate and excavate cavities in two Colaptes woodpeckers inhabiting a threatened southern temperate forest of Argentina. *Forest Ecology and Management*, 502: 119723.
- JAUREGUI A, GONZALEZ E & SEGURA LN. 2021b. Impacts of the invasive European Starling on two neotropical woodpecker species: agonistic responses and reproductive interactions. *Emu-Austral Ornithology*, 121(3): 223-230.
- JEHLE G, YACKEL ADAMS AA, SAVIDGE JA & SKAGEN SK. 2004. Nest survival estimation: a review of alternatives to the Mayfield estimator. *The Condor*, 106(3): 472-484.
- JIMÉNEZ JE & WHITE JR. TH. 2011. Use of tree cavities for nesting by Speckled Teal (*Anas flavirostris*) in southern Chile: potential competition with the Slender-billed Parakeet (*Enicognathus leptorhynchus*). *Ornitología Neotropical*, 22: 465-469.
- JOHNSON DH & SHAFFER TL. 1990. Estimating nest success: When Mayfield wins. *Auk*, 107: 595-600.
- JOHNSON MD. 2007. Measuring habitat quality: a review. *The Condor*, 109: 489-504.
- JONES CG, LAWTON JH & SHARCHAK M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69: 373-386.
- JONES CG, LAWTON JH & SHARCHAK M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, 78(7): 1946-1957.
- JOVANI R & ROHWER S. 2016. Fault bars in bird feathers: mechanisms, and ecological and evolutionary causes and consequences. *Biological Reviews*, 92(2): 1113-1127.
- JUNIPER T & PARR M. 1998. *Parrots: A guide to the parrots of the world*. Pica, Sussex.
- KATZNER T, ROBERTSON S, ROBERTSON B, KLUCSARITS J, MCCARTY K & BILDSTEIN KL. 2005. Results from a long-term nest-box program for American Kestrels: implications for improved population monitoring and conservation. *Journal of Field Ornithology*, 76(3): 217-226.
- KEENAN RJ, REAMS GA, ACHARD F, DE FREITAS JV, GRAINGER A & LINDQUIST E. 2015. Dynamics of global forest area: Results from the FAO Global Forest Resources Assessment 2015. *Forest Ecology and Management*, 352: 9-20.
- KELLNER C & RITCHISON G. 1988. Nesting success and incubation behavior of American Kestrels in central Kentucky. *The Wilson Bulletin*, 100(2): 317-319.
- KIMBALL RT, PARKER PG & BEDNARZ JC. 2003. Occurrence and evolution of cooperative breeding among the diurnal raptors (Accipitridae and Falconidae). *The Auk*, 120(3): 717-729.

- KING JR & MURPHY ME. 1984. Fault bars in the feathers of White-crowned Sparrows: dietary deficiency or stress of captivity and handling? *The Auk*, 101: 168-169.
- KLUCSARITS JR & RUSBULT J. 2007. *A photographic timeline of Hawk Mountain Sanctuary's Kestrel American nestlings*. U.S Zip Publishing, Columbus.
- KOCH EB, CASTAÑO-MENESES G & DELABIE JHC. 2019. The Guild Concept: From Feudalism to Community Ecology. *Acta Biológica Colombiana*, 24(2): 224-231.
- KOENIG SE, WUNDERLE JR & ENKERLIN-HOEFLICH EC. 2007. Vines and canopy contact: a route for snake predation on parrot nests. *Bird Conservation International*, 17(1): 79-91.
- KOENIG WD & DICKINSON JL. 2004. *Ecology and evolution of cooperative breeding in birds*. Cambridge University Press, Cambridge.
- KORPIMÄKI E. 1984. Clutch size and breeding success of Tengmalm's Owl *Aegolius funereus* in natural cavities and nest-boxes. *Ornis*, 61: 80-83.
- KORPIMÄKI E. 1985. Clutch size and breeding success in relation to nest-box size in Tengmalm's Owl *Aegolius funereus*. *Holarctic Ecology*, 8: 175-180.
- KRAMER J, KLAUKE N, BAUER M & MARTIN SCHAEFER H. 2016. No evidence for enforced alloparental care in a cooperatively breeding parrot. *Ethology*, 122(5): 389-398.
- LAAKE J, RAKHIMBERDIEV BA, TUREK D, MCCLINTOCK B, PHILLIPS JI & WOOD C. 2019. Package RMark'. R Code for Mark Analysis.
- LAAKSONEN T. 2002. Interactive effects of parental age and environmental variation on the breeding performance of Tengmalm's owls. *Journal of Animal Ecology*, 71: 23-31.
- LABOCHA MK & HAYES JP. 2012. Morphometric indices of body condition in birds: A review. *Journal of Ornithology*, 153: 1-22.
- LACK D. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Chapman and Hall, London.
- LAMBRECHTS MM, ADRIAENSEN F, ARDIA DR, ARTEMYEV AV, ATIÉNZAR F, BAÑBURA J, ... & ZIANE N. 2010. The design of artificial nestboxes for the study of secondary hole-nesting birds: a review of methodological inconsistencies and potential biases. *Acta Ornithologica*, 45(1): 1-26.
- LE ROUX DS, IKIN K, LINDENMAYER DB, BISTRICER G, MANNING AD & GIBBONS P. 2016. Effects of entrance size, tree size and landscape context on nest box occupancy: Considerations for management and biodiversity offsets. *Forest Ecology and Management*, 366: 135-142.
- LELL J. 1990. Incendios en bosques de La Pampa. *Revista de la Facultad de Agronomía de la Universidad de La Pampa*, 5: 29-33.
- LELL J. 2004. *El Caldenal: una visión panorámica del mismo enfatizando en su uso*. En: Ecología y manejo de los bosques de Argentina, 18.
- LERNER P. 2004. *El Caldenal: dinámica de poblaciones de caldén y procesos de expansión de leñosas en pastizales*. En: Ecología y manejo de los bosques de Argentina. UNLP (Eds.), Santa Rosa.
- LESKO MJ & SMALLWOOD JA. 2012. Ectoparasites of American Kestrels in northwestern New Jersey and their relationship to nestling growth and survival. *Journal of Raptor Research*, 46(3): 304-313.

- LEY NACIONAL N° 26.331. 2007. Presupuestos mínimos de protección ambiental de los bosques nativos. Publicada el 26/12/2007 en el Boletín oficial de la República Argentina, 31310: 2.
- LIÉBANA MS, SARASOLA JH & BÓ MS. 2009. Parental care and behavior of breeding American Kestrels (*Falco sparverius*) in central Argentina. *Journal of Raptor Research*, 43(4): 338-344.
- LIÉBANA MS, SANTILLÁN MÁ, CICCHINO AC, SARASOLA JH, MARTÍNEZ P, CABEZAS S & BÓ MS. 2011. Ectoparasites in free-ranging American Kestrels in Argentina: implications for the transmission of viral diseases. *Journal of Raptor Research*, 45(4): 335-341.
- LIÉBANA MS, SARASOLA JH & SANTILLÁN MÁ. 2013. Nest-box occupancy by neotropical raptors in a native forest of central Argentina. *Journal of Raptor Research*, 47(2): 208-213.
- LIMA NCB, SOARES AER, ALMEIDA LGDP, COSTA, IRD, SATO FM, SCHNEIDER P, ... & MIYAKI C. 2018. Comparative mitogenomic analyses of *Amazona* parrots and Psittaciformes. *Genetics and molecular biology*, 41(3): 593-604.
- LINDELL C. 1996. Patterns of nest usurpation: when should species converge on nest niches? *The Condor*, 98(3): 464-473.
- LINDENMAYER DB, CUNNINGHAM RB, TANTON MT & SMITH AP. 1990. The conservation of arboreal marsupials in the Montane Ash forests of the central highlands of Victoria, South-East Australia: II. The loss of trees with hollows and its implications for the conservation of Leadbeater's Possum *Gymnobelideus leadbeateri* McCoy (Marsupialia: Petauridae). *Biology Conservation*, 54: 133-145.
- LÖHMUS A & REMM J. 2005. Nest quality limits the number of hole-nesting passerines in their natural cavity-rich habitat. *Acta Oecologica*, 27: 125-128.
- LÓPEZ FG, GRANDE JM, BERKUSKY I, SANTILLÁN MA & REBOLLO ME. 2018. First report of Burrowing Parrot (*Cyanoliseus patagonus*) nesting in tree cavities. *Ornitología Neotropical*, 29: 71-75.
- LORDA H, ROBERTO Z, BELLINI SAIBENE Y, SIPOWICZ A & BELMONTE ML. 2008. *Descripción de zonas y subzonas agroecológicas RIAP*. Área de influencia de la EEA Anguil. Ediciones INTA, Anguil.
- LORENZO F, MELH A & ZÁRATE M. 2013. Sedimentología y estratigrafía de depósitos del Mioceno tardío de los valles transversales de la provincia de La Pampa, Argentina. *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis*, 20(2): 67-84.
- LUNEAU MD & NOEL BL. 2010. A wireless video camera for viewing tree cavities. *Journal of Field Ornithology*, 81(2): 176-185.
- MACEDA J, MERO MI, RIESCO H & DOLSAN M. 2003. Lista de las aves de la Reserva Parque Luro, La Pampa. *Revista de la Facultad de Agronomía*, 12(2): 47-59.
- MACHMER MM, ESSELINK H, STEEGER C & YDENBERG RC. 1992 The occurrence of fault bars in the plumage of nestling ospreys. *Ardea*, 80: 261-272.
- MAFFE G & CARROLL CR. 1994. *Principles of conservation biology*. Sinauer Ass. Inc., Sunderland.
- MÄND R, TILGAR V, LÖHMUS A & LEIVITS A. 2005. Providing nest boxes for hole-nesting birds – Does habitat matter? *Biodiversity and Conservation*, 14(8): 1823-1840.

- MANSILLA AP, SOLARO C, OROZCO-VALOR PM, GRANDE JM, SARASOLA JH & DIAZ A. 2020. Exposure of raptors in central Argentina to St. Louis encephalitis and West Nile viruses. *Journal of Raptor Research*, 54(3): 279-286.
- MARTIN K & EADIE JM. 1999. Nest webs: a community-wide approach to the management and conservation of cavity-nesting forest birds. *Forest Ecology and Management*, 115: 243-257.
- MARTIN K, AITKEN KEH & WIEBE KL. 2004. Nest sites and nest webs for cavity-nesting communities in interior British Columbia, Canada: Nest characteristics and niche partitioning. *Condor*, 106: 5-19.
- MARTIN TE. 1992. Breeding productivity considerations: What are the appropriate habitat features for management? *Ecology and conservation of neotropical migrant landbirds*: 455-473.
- MARTIN TE & LI P. 1992. Life history traits of open- vs. cavity-nesting birds. *Ecology*, 72: 579-592.
- MARTIN TE. 1993. Nest predation and nest sites new perspectives on old patterns. *BioScience*, 43:523-532.
- MARTIN TE, SCOTT J & MENGE C. 2000. Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity. *Proceedings of the Royal Society B*, 267: 2287-2293.
- MARTIN TE. 2004. Avian life-history evolution has an eminent paste: does it have a bright future? *Auk*, 121: 289-301.
- MARTINO D. 2004. Conservación de praderas en el cono sur: valoración de las áreas protegidas existentes. *Ecosistemas*, 13(2): 114-123.
- MASELLO JF & QUILLFELDT P. 2002. Chick growth and breeding success of the Burrowing Parrot. *The Condor*, 104(3): 574-586.
- MAXTED N, FORD-LLOYD BV & HAWKES JG. 2000. Complementary conservation strategies. En: *Plantgenetic conservation*. Springer, Dordrecht.
- MAYDS Y AA (MINISTERIO DE AMBIENTE Y DESARROLLO SUSTENTABLE Y AVES ARGENTINAS). 2017. *Categorización de las Aves de la Argentina (2015)*. Informe del Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación y de Aves Argentinas, Buenos Aires.
- MAYFIELD H. 1961. Nesting success calculated from exposure. *Wilson Bulletin*, 73: 255-261
- MAYFIELD H. 1975. Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bulletin*, 87: 456-466.
- MAZIARZ M, BROUGHTON RK & WELOLOWSKI T. 2017. Microclimate in tree cavities and nest-boxes: Implications for hole-nesting birds. *Forest Ecology and Management*, 389: 306-313.
- MCCLURE CJW, SCHULWITZ, VAN R, PAULI BP & HEATH JA. 2017. Commentary: Research recommendations for understanding the decline of American Kestrels (*Falco sparverius*) across much of North America. *Journal of Raptor Research*, 51: 455-464.
- MCNICHOLL MK. 1975. Larid site tenacity and group adherence in relation to habitat. *The Auk*, 92(1), 98-104.

- MEHLER SJ, BRISCOE JA, HENDRICK MJ & ROSENTHAL KL. 2007. Infiltrative lipoma in a blue-crowned conure (*Aratinga acuticaudata*). *Journal of avian medicine and surgery*, 21(2): 146-149.
- MENÉNDEZ JL & LA ROCCA SM. 2006. *Primer inventario nacional de bosques nativos*. Informe Regional Espinal, Segunda Etapa. ANEXO I: Estado de Conservación del Distrito Caldén.
- MILENKAYA O, CATLIN DH, LEGGE S & WALTERS JR. 2015. Body condition indices predict reproductive success but not survival in a sedentary, tropical bird. *PLoSOne*, 10(8): e0136582.
- MILESI FA, MARONE L, LOPEZ DE CASENAVE J, CUETO VR & MEZQUIDA ET. 2002. Gremios de manejo como indicadores de las condiciones del ambiente: un estudio de caso con aves y perturbaciones del hábitat en el Monte central, Argentina. *Ecología Austral*, 12(2): 149-161.
- MILLER KE. 2002. Nesting success of the Great Crested Flycatcher in nest boxes and in tree cavities: are nest boxes safer from nest predation? *The Wilson Bulletin*, 114(2): 179-185.
- MILLS LS, SOULÉ ME & DOAK DF. 1993. The keystone-species concept in ecology and conservation. *BioScience*, 43(4): 219-224.
- MØLLER AP. 1992. Nest boxes and the scientific rigour of experimental studies. *Oikos*, 63(2): 309.
- MØLLER AP. 1994. Facts and artefacts in nest-box studies: implications for studies of birds of prey. *Journal of Raptor Research*, 28: 143-148.
- MØLLER AP, ARRIERO E, LOBATO E & MERINO S. 2009a. A meta-analysis of parasite virulence in nestling birds. *Biological Reviews*, 84(4): 567-588.
- MØLLER AP, ERRITZØE J & NIELSEN JT. 2009b. Frequency of fault bars in feathers of birds and susceptibility to predation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 97(2): 334-345.
- MONTEERRUBIO-RICO TC & ESCALANTE-PLIEGO P. 2006. Richness, distribution and conservation status of cavity nesting birds in Mexico. *Biological Conservation*, 128: 67-78.
- MONTGOMERIE RD & WEATHERHEAD PJ. 1988. Risks and rewards of nest defence by parent birds. *The Quarterly Review of Biology*, 63(2): 167-187.
- MORROW J & MORROW L. 2021. Reproductive parameters of American Kestrels (*Falco sparverius*) using nest boxes in the Shenandoah Valley of Virginia 2008–2020. *Maryland Birdlife*, 70(1): 7-25.
- MULLICAN SDL. 2018. Breeding ecology of American Kestrels on the Llano Estacado of Texas. Tesis Doctoral. Texas Tech University, Shea Mullican.
- MUMME RL. 1992. Do helpers increase reproductive success? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31(5): 319-328.
- MUÑOZ AR & REAL R. 2006. Assessing the potential range expansion of the exotic monk parakeet in Spain. *Diversity and Distributions*, 12(6): 656-665.
- MURRAY JR. BG. 2000. Measuring annual reproductive success in birds. *The Condor*, 102(2): 470-473.
- NAROSKY S & YZURIETA D. 2010. *Birds of Argentina & Uruguay: a field guide total edition* (16ª ed.). Vazquez Mazzini Editores, Buenos Aires.

- NAVARRO JL, MARTELLA MB & BUCHER EH. 1992. Breeding season and productivity of Monk Parakeets in Cordoba, Argentina. *The Wilson Bulletin*, 104(3): 413-424.
- NEGRET BES. 2015. *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.
- NEGRO JJ, BILDSTEIN KL & BIRD DM. 1994. Effects of food deprivation and handling stress on fault-bar formation in nestling American Kestrels. *Ardea*, 82: 263-267.
- NEMETH N, GOULD D, BOWEN R & KOMAR N. 2006. Natural and experimental West Nile virus infection in five raptor species. *Journal of Wildlife Diseases*, 42(1): 1-13.
- NEWTON I. 1979. *Population ecology of raptors*. Buteo Books, Vermillion.
- NEWTON I. 1994. The role of nest-sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: a review. *Biology Conservation*, 70: 265-276.
- NEWTON I. 1998. *Population Limitation in birds*. Academic Press, London.
- NEWTON I. 2003. *Speciation and Biogeography of Birds*. Academic Press, London.
- NORRIS AR, AITKEN KE, MARTIN K & POKORNY S. 2018. Nest boxes increase reproductive output for Tree Swallows in a forest grassland matrix in central British Columbia. *PLoS One*, 13(10): e0204226.
- NORRIS K & PAIN DJ. 2002. *Conserving Bird Biodiversity*. Cambridge University Press, New York.
- NUÑEZ CEBRIÁN C, CANESTRARI D & BAGLIONE V. 2011. Evaluación de la condición física en las aves y su aplicación a los estudios etológicos. *Sociedad Española de Etología*, 23: 13-42.
- OCAMPO EN & ORQUIN LE. 1990. Aspectos fenológicos de 19 especies del bosque de caldén y sus posibles relaciones con la temperatura y las precipitaciones pluviales. *Revista de la Facultad de Agronomía (UNLP)*, 65(1-2): 5-12.
- OJEDA V. 2016. Tree-cavity nesting in Buff-winged Cinclodes (*Cinclodes fuscus*) population from Northwestern Argentine Patagonia. *Ornitología Neotropical*, 27, 35-46.
- OLACIREGUI C, OLIVEROS-SALAS H & BOTERO-DELGADILLO E. 2020. Breeding biology of the endangered Santa Marta Parakeet *Pyrrhura viridicata*. *Ardea*, 108(1): 49-54.
- ORFILA RN. 1936. Los psittaciformes argentinos. *El Hornero*, 6(2): 197-224.
- OROZCO-VALOR PM & GRANDE JM. 2016. Exceptionally large clutches in two raptors breeding in nest boxes. *Journal of Raptor Research*, 50(2): 232-236.
- OROZCO-VALOR PM, SANTILLÁN MA, REBOLLO ME, LÓPEZ FG, BRAGAGNOLO LA & MARTÍNEZ PA. 2016. Biología reproductiva del Jilguero Dorado (*Sicalis flaveola*) en el bosque semiárido del centro de Argentina. *Revista Chilena de Ornitología*, 22(2): 165-170.
- OROZCO-VALOR PM. 2019. Efectos de la intensificación agrícola sobre la demografía y la salud de una rapaz típica de agroecosistemas, el Halconcito colorado (*Falco sparverius*) en el centro de Argentina. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Comahue, Bariloche.
- OROZCO-VALOR PM, SANTILLÁN MÁ, LARESCHI M & GRANDE JM. 2019. Ectoparasites of American Kestrels: should fleas be considered? *Journal of Raptor Research*, 53(4): 446-448.

- OROZCO-VALOR PM & GRANDE JM. 2020. Weather and agricultural intensification determine the breeding performance of a small generalist predator. *Scientific reports*, 10: 19693.
- OWEN JC. 2011. Collecting, processing, and storing avian blood: a review. *Journal of Field Ornithology*, 82: 339-354.
- OYARZABAL M, CLAVIJO J, OAKLEY L, BIGANZOLI F, TOGNETTI P, BARBERIS I, ... & OESTERHELD M. 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología austral*, 28(1): 40-63.
- PAKKALAA T, TIAINENC J, PIHAD M & KOUKIB J. 2018. Three-toed Woodpecker cavities in trees: A keystone structural feature in forests shows decadal persistence but only short-term benefit for secondary cavity-breeders. *Forest Ecology and Management*, 413: 70-75.
- PARANHOS SJ, ARAÚJO CB & MACHADO LOM. 2008. Comportamento reprodutivo de *Aratinga aurea* (Psittacidae) no sudoeste de Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 16(1): 1-7.
- PARDIÑAS UF & CIRIGNOLI S. 2002. Bibliografía comentada sobre los análisis de egagrópilas de aves rapaces en Argentina. *Ornitología Neotropical*, 13: 31-59.
- PATTANAVIBOOL A & EDGE WD. 1996. Single-tree selection silviculture affects cavity resources in mixed deciduous forests in Thailand. *Journal of Wildlife Management*, 60: 67-73.
- PEIG J & GREEN AJ. 2009. New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos*, 118(12): 1883-1891.
- PEINETTI R, MARTINEZ O & BALBOA O. 1991. Intraspecific variability in vegetative and reproductive growth of a *Prosopis caldenia* Burkart population in Argentina. *Journal of arid environments*, 21(1): 37-44.
- PELHAM-POLK K. 2000. Breeding the Blue-crowned Conure (*Aratinga acuticaudata*). *AFA Watchbird*, 27(3): 38-40.
- PERES CA. 2005. Why we need mega reserves in Amazonia. *Conservation Biology*, 19(3): 728-733.
- PEREYRA J. 1937. *Contribución al estudio y observaciones ornitológicas de las aves de la zona norte de la gobernación de La Pampa*. En: Memorias del Jardín. La Plata.
- PIRES SF. 2012. The illegal parrot trade: a literature review. *Global crime*, 13(3): 176-190.
- POLITI N, HUNTER M & RIVERA L. 2009. Nest selection by cavity-nesting birds in subtropical montane forests of the Andes: Implications for sustainable forest management. *Biotropica*, 41(3): 354-360.
- POLITI N, HUNTER M & RIVERA L. 2010. Availability of cavities for avian cavity nesters in selectively logged subtropical montane forests of the Andes. *Forest Ecology and Management*, 260: 893-906.
- PORTUGAL SJ & GUILLEMETTE M. 2011. The use of body mass loss to estimate metabolic rate in birds. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 158(3): 329-336.
- POWER ME, TILMAN D, ESTES JA, MENGE BA, BOND WJ, MILLS LS, ... & PAINE RT. 1996. Challenges in the quest for keystones: identifying keystone species is difficult—

- but essential to understanding how loss of species will affect ecosystems. *BioScience*, 46(8): 609-620.
- PRENTICE S, JOBES AP & BURNES G. 2008. Fault bars and fluctuating asymmetry in birds: are the two measures correlated? *Journal of Field Ornithology*, 79(1): 58-63.
- PRINA A, MUIÑO W, GONZÁLEZ M, TAMAME A, BEINTICINCO L, MARIANI D & SARAVIA V. 2015. *Guía de Plantas del Parque Nacional Lihué Calel*. Editorial Visión, Santa Rosa.
- PROVOST KL, JOSEPH L & SMITH BT. 2018. Resolving a phylogenetic hypothesis for parrots: implications from systematics to conservation. *Emu-Austral Ornithology*, 118(1): 7-21.
- PULLIN AS. 2002. *Conservation Biology*. Cambridge University Press, New York.
- PURCELL KL, VERNER J & ORING LW. 1997. A comparison of the breeding ecology of birds nesting in boxes and tree cavities. *The Auk*, 114(4): 646-656.
- QGIS DEVELOPMENT TEAM. 2020. *QGIS Geographic Information System: version 3.6.0-Noosa*. Open Source Geospatial Foundation Project. www.qgis.org (consultado 20-02-2020).
- R CORE TEAM. 2019. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- RAGGIO JM. 2011. *Aves pampeanas* (1^{ra} ed.). Sempe ediciones, Buenos Aires.
- RALPH CJ, GEUPEL GR, PYLE P, MARTIN TE & DESANTE DF. 1993. *Handbook of field methods for monitoring landbirds*. Pacific Southwest Research Station, Albany.
- REBOLLO ME, BRAGAGNOLO LA, SANTILLÁN MA, LÓPEZ FG, OROZCO PM & REYES MM. 2013. Registro de nidada de cinco huevos y cinco pichones para el Coludito Copetón (*Leptasthenura platensis*) en cajas nido, en la provincia de La Pampa, Argentina. *Nuestras Aves*, 58: 91-94.
- REBOLLO ME, JAHN AE, CEREGHETTI J, FERNANDEZ SAP & SARASOLA JH. 2020. Nest-site selection and breeding success of two neotropical austral migrant birds in a semiarid forest: A comparison of sites with and without livestock. *Journal of Arid Environments*, 177: 104121.
- REMSEN JV, SCHIRTZINGER EE, FERRARONI A, SILVEIRA LF & WRIGHT TF. 2013. DNA-sequence data require revision of the parrot genus *Aratinga* (Aves: Psittacidae). *Zootaxa*, 3641(3): 296-300.
- RENTON K, SALINAS-MELGOZA A, DE LABRA-HERNÁNDEZ MA & DE LA PARRA-MARTÍNEZ SM. 2015. Resource requirements of parrots: nest site selectivity and dietary plasticity of Psittaciformes. *Journal of Ornithology*, 156: 73-90.
- REVILLA E. 1998. Estrategias de Conservación en Vertebrados: El papel de la conservación -ex situ-. *Galemys*, 10, 20-31.
- RICKLEFS RE. 1969. An analysis of mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 9: 1-48.
- RICKLEFS RE. 1993. *Sibling competition, hatching asynchrony, incubation period, and lifespan in altricial birds*. En: Current ornithology. Springer, Boston.
- ROBERTO ZE & CARREÑO LV. 2018. *Estado actual del bosque nativo pampeano: tipos fisonómicos de vegetación*. Ediciones INTA, Anguil.

- ROBERTSON RJ & RENDELL WB. 1990. A comparison of the breeding ecology of a secondary cavity nesting bird, the Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*), in nest boxes and natural cavities. *Canadian Journal of Zoology*, 68: 1046-1052.
- ROBLES H & MARTIN K. 2014. Habitat-mediated variation in the importance of ecosystem engineers for secondary cavity nesters in a nest web. *PlosOne*, 9(2): e90071.
- RODRÍGUEZ-ESTRELLA R, RODRÍGUEZ LR & ANGUIANO F. 1995. Nest-site characteristics of the Socorro Green Parakeet. *Condor*, 97: 575-577.
- RODRÍGUEZ-PASTOR R, SENAR JC, ORTEGA A, FAUS J, URIBE F & MONTALVO T. 2012. Distribution patterns of invasive Monk parakeets (*Myiopsitta monachus*) in an urban habitat. *Animal Biodiversity and Conservation*, 35(1): 107-117.
- ROHRBAUG JR RW & YAHNER RH. 1997. Effects of macrohabitat and microhabitat on nest-box use and nesting success of American Kestrels. *The Wilson Bulletin*, 109(3): 410-423.
- ROBB GN, MCDONALD RA, CHAMBERLAIN DE, REYNOLDS SJ, HARRISON THE & BEARHOP S. 2008. Winter feeding of birds increases productivity in the subsequent breeding season. *Biological Letters*, 4: 220-223.
- ROOT R. 1967. The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher. *Ecological Monographs*, 37: 317-350.
- ROOT RB. 2001. Guilds. *Encyclopedia of Biodiversity*, 4: 295-302.
- ROSENBERG KV, DOKTER AM, BLANCHER PJ, SAUER JR, SMITH AC, SMITH PA, ... & MARRA PP. 2019. Decline of the North American avifauna. *Science*, 366(6461): 120-124.
- ROTELLA J, DINSMORE SJ & SHAFFER TL. 2004. Modeling nest-survival data: A comparison of recently developed methods that can be implemented in MARK and SAS. *Animal Biodiversity and Conservation*, 27: 187-205.
- ROTELLA J. 2006. Chapter 17: *Nest survival models*. En: Program MARK: a gentle introduction.
- ROTELLA J. 2007. Modeling nest-survival data: Recent improvements and future directions. *Studies in Avian Biology*, 34: 145-148.
- ROYLE NJ, SMISETH PT & KÖLLIKER M. 2012. *The evolution of parental care*. Oxford University Press, Oxford.
- RUGGERA RA, SCHAAF AA, VIVANCO CG, POLITI N & RIVERA LO. 2016. Exploring nest webs in more detail to improve forest management. *Forest Ecology and Management*, 372: 93-100.
- SAAB VA, RUSSELL RE & DUDLEY JG. 2009. Nest-site selection by cavity-nesting birds in relation to postfire salvage logging. *Forest Ecology and Management*, 257: 151-159.
- SÆTHER BE. 1987. The influence of body weight on the covariation between reproductive traits in European birds. *Oikos*, 79-88.
- SAGGESE M. 2007. Medicina de la conservación, enfermedades y aves rapaces. *Hornero*, 22:117-130.
- SALVADOR SA. 2014. Nidos abandonados: utilización para criar por aves en Argentina. *Biológica*, 17: 5-19.

- SALVADOR SA & DI GIACOMO A. 2014. Datos de pesos de aves argentinas: parte 3. *Historia Natural*, 4(2): 63-88.
- SANTILLÁN MÁ, TRAVAINI A, ZAPATA SC, RODRÍGUEZ A, DONÁZAR JA, PROCOPIO DE & ZANÓN JI. 2009. Diet of the American Kestrel in Argentine Patagonia. *Journal of Raptor Research*, 43: 377-381.
- SANTILLÁN MÁ, GRANDE JM, LIÉBANA MS, MARTÍNEZ P, DIAZ LA, BRAGAGNOLO LA., ... & SARASOLA JH. 2015. New hosts for the mite *Ornithonyssus bursa* in Argentina. *Medical and veterinary entomology*, 29(4): 439-443.
- SARASOLA JH, SANTILLÁN MÁ & GALMES MA. 2003. Food habits and foraging ecology of American Kestrels in the semiarid forests of central Argentina. *Journal of Raptor Research*, 37: 236-243.
- SARASOLA JH, BRAGAGNOLO LA & SOSA RA. 2005. Changes in woody plant structure in fire-disturbed Caldén forest of the Parque Luro Reserve, Argentina. *Natural Areas Journal*, 24: 374-380.
- SARASOLA JH & SANTILLÁN MÁ. 2014. Spatial and temporal variations in the feeding ecology of Ferruginous pygmy-owls (*Glaucidium brasilianum*) in semiarid forests of central Argentina. *Journal of arid environments*, 109: 39-43.
- SASVARI L & HEGYI Z. 1994. Colonial and solitary nesting choice as alternative breeding tactics in Tree Sparrow Passer-Montanus. *Journal of Animal Ecology*, 63: 265-274.
- SCHAAF AA, TALLEI E, RUGGERA RA, VIVANCO CG, RIVERA L & POLITI N. 2020. An assessment of the availability of cavities for secondary cavity-nesting birds in certified and conventionally-logged Neotropical. *iForest*, 13: 318-322
- SCHAAF AA, GARCÍA CG, RUGGERA RA, TALLEI E, VIVANCO CG, RIVERA L & POLITI N. 2022. Influence of logging on nest density and nesting microsites of cavity-nesting birds in the subtropical forests of the Andes. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 95 (1): 73-82.
- SCHODDE R, REMSEN JV, SCHIRTZINGER EE, JOSEPH L & WRIGHT TF. 2013. Higher classification of New World parrots (Psittaciformes; Arinae), with diagnoses of tribes. *Zootaxa*, 3691(5): 591-596.
- SEDGWICK JA & KNOPF FL. 1992. Cavity turnover and equilibrium cavity densities in a cottonwood bottomland. *Journal of Wildlife Management*, 56: 477-484.
- SEGURA LN & BERKUNSKY I. 2012. Supervivencia de nidos del Cardenal Común (*Paroaria coronata*) en un hábitat modificado en Argentina. *Ornitología Neotropical*, 23(4): 489-498.
- SEGURA LN & PALACIO FX. 2022. Quantifying the relative importance of direct and indirect effects influencing bird nestling growth. *Integrative Zoology*, 17: 408-419.
- SENAR JC, CARRILLO-ORTIZ J & ARROYO L. 2012. Numbered neck collars for long-distance identification of parakeets. *Journal of Field Ornithology*, 83(2): 180-185.
- SERGIO F, RIZZOLLI F, MARCHESI L & PEDRIN P. 2004. The importance of interspecific interactions for breeding-site selection: peregrine falcons seek proximity to raven nests. *Ecography*, 27: 818-826.
- SERGIO F, BLAS J, FORERO MG, DONÁZAR JA & HIRALDO F. 2007. Size-related advantages for reproduction in a slightly dimorphic raptor: opposite trends between the sexes. *Ethology*, 113: 1141-1150.

- SHAFFER TL. 2004. A unified approach to analyzing nest success. *Auk*, 121:526-540.
- SHAVE ME & LINDELL CA. 2017. American Kestrels occupying nest boxes in Michigan cherry orchards show high reproductive rates and tolerance of monitoring. *Journal of Raptor Research*, 51(1): 50-60.
- SIBLEY DA. 2000. *National Audubon Society: The Sibley guide to birds*. Alfred Knopf Inc., New York.
- SINCLAIR ARE, FRYXELL JM & CAUGHLEY G. 2006. *Wildlife ecology, conservation and management*. Blackwell Publishing, Oxford.
- SINGENTALER GB, TIRANTI SI & FIORUCCI EA. 2004. *Relevamiento de los vertebrados de la provincia de La Pampa*. En: Inventario integrado de los recursos naturales de la provincia de La Pampa. INTA - UNLPam - Gobierno de La Pampa.
- SKUTCH AF. 1961. Helpers among birds. *The Condor*, 63(3): 198-226.
- SMALLWOOD JA. 1987. Sexual segregation by habitat in American Kestrels wintering in South central Florida: Vegetative structure and responses to differential prey availability. *The Condor*, 89: 842.
- SMALLWOOD JA. 1988. A mechanism of sexual segregation by habitat in American Kestrels (*Falco Sparverius*) wintering in South-Central Florida. *The Auk*, 105: 36-46.
- SMALLWOOD JA, CAUSEY MF, MOSSOP DH, KLUCSARITS JR, ROBERTSON B, ROBERTSON S, MASON S, MAURER MJ, MELVIN RJ, DAWSON RD, ... & BORTOLOTTI GR. 2009a. Why are American Kestrel (*Falco sparverius*) populations declining in North America? Evidence from Nest-Box Programs. *Journal of Raptor Research*, 43: 274-282.
- SMALLWOOD JA, WINKLER P, FOWLES I, GRETCHEN & CRADDOCK MA. 2009b. American Kestrel breeding habitat: the importance of patch size. *Journal of Raptor Research*, 43: 308-314.
- SMALLWOOD JA & BIRD D. 2020. American kestrel (*Falco sparverius*), version 1.0. En: Bird of the World. Cornell Lab of Ornithology. Ithaca.
- SMITH DG, WILSON & FROST HH. 1972. The biology of the American kestrel in central Utah. *The Southwestern Naturalist*, 17(1): 73-83.
- SMITH GA. 1975. Systematics of Parrots. *Ibis*, 117: 18-68.
- SMITH SH, STEENHOF K, MC CLURE CJW & HEATH JA. 2017. Earlier nesting by generalist predatory bird is associated with human responses to climate change. *Journal of Animal Ecology*, 86: 98-107.
- SNYDER NFR, WILEY JW & KEPLER CB. 1987. *The Parrots of Luquillo Natural History and Conservation of the Puerto Rican Parrot*. The western foundation of vertebrate zoology, Los Angeles.
- SONERUD GA. 1985. Nest hole shift in Tengmalm's owl *Aegolius funereus* as defence against nest predation involving long-term memory in the predator. *The Journal of Animal Ecology*, 179-192.
- STEENHOF K & KOCHERT MN. 1982. An evaluation of methods used to estimate raptor nesting success. *The Journal of Wildlife Management*, 46(4): 885-893.
- STEENHOF K, CARPENTER G & DRYSDALE M. 1995. Nest box fidelity and dispersal distances of American Kestrels in southwest Idaho. *Journal of Raptor Research*, 29: 67.

- STEENHOF K. & NEWTON I. 2007. *Assessing nesting success and productivity*. En: BIRD Raptor Research and Management Techniques. Hancock House Publishers, Blaine.
- STEENHOF K & PETERSON BE. 2009. American Kestrel reproduction in southwestern Idaho: annual variation and long-term trends. *Journal of Raptor Research*, 43(4): 283-290.
- STOJANOVIC D, RAYNER L, WEBB M & HEINSOHN R. 2017. Effect of nest cavity morphology on reproductive success of a critically endangered bird. *Emu-Austral Ornithology*, 117(3): 247-253.
- STOLESON SH & BEISSINGER SR. 1997. Hatching asynchrony, brood reduction, and food limitation in a neotropical parrot. *Ecological Monographs*, 67(2): 131-154.
- STRASSER EH & HEATH JA. 2013. Reproductive failure of a human-tolerant species, the American kestrel, is associated with stress and human disturbance. *Journal of Applied Ecology*, 50: 912-919.
- SUBSECRETARÍA DE ECOLOGÍA. 2014. Reservas naturales protegidas de la provincia de La Pampa. *Ecología para todos*, 5: 1-48.
- SUBSECRETARÍA DE ECOLOGÍA, GOBIERNO DE LA PROVINCIA DE LA PAMPA. 2021. *Plan de Manejo Reserva Provincial Parque Luro*. Subsecretaría de Ecología de la provincia de La Pampa, Santa Rosa.
- SUNQUIST M & SUNQUIST F. 2002. *Wild cats of the world*. University of Chicago press, Chicago y London.
- SUTHERLAND WJ. 2000. *The conservation handbook. Research, management, and policy*. Blackwell Science, Oxford.
- TABARELLI M & GASCON C. 2005. Lessons from fragmentation research: improving management and policy guidelines for biodiversity conservation. *Conservation Biology*, 19(3): 734-739.
- TAYLOR TD & PARKIN DT. 2008. Sex ratios observed in 80 species of parrots. *Journal of Zoology*, 276: 89-94.
- TELLA JL, BORTOLOTTI GR, DAWSON RD & FORERO MG. 2000. The T-cell-mediated immune response and return rate of fledgling American kestrels are positively correlated with parental clutch size. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267: 891-895.
- TELLA JL, BLANCO G, DÉNES FV & HIRALDO F. 2019. Overlooked parrot seed dispersal in Australia and South America: insights on the evolution of dispersal syndromes and seed size in Araucaria trees. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7: 82.
- TERBORGH J, ROBINSON SK, PARKER TA, MUNN CA & PIERPONT N. 1990. Structure and organization of an Amazonian forest bird community. *Ecological Monographs*, 60: 213-238.
- THEUERKAUF J, ROUYS S & MÉRIOT JM. 2009. Cooperative breeding, mate guarding, and nest sharing in two parrot species of New Caledonia. *Journal of Ornithology*, 150: 791-797.
- THORSTROM RK. 1996. Methods for capturing tropical forest birds of prey. *Wildlife Society Bulletin*, 24(3): 516-520.
- TOLAND BR & ELDER WH. 1987. Influence of Nest-Box Placement and Density on Abundance and Productivity of American Kestrels in Central Missouri. *The Wilson Bulletin*, 99(4): 712-717.

- TOMASEVIC JA & ESTADES CF. 2006. Stand attributes and the abundance of secondary cavity-nesting birds in southern beech (*Nothofagus*) forests in south-central Chile. *Ornitología Neotropical*, 17: 1-4.
- TRACEWSKI Ł, BUTCHART SH, DI MARCO M, FICETOLA GF, RONDININI C, SYMES A., ... & BUCHANAN GM. 2016. Toward quantification of the impact of 21st-century deforestation on the extinction risk of terrestrial vertebrates. *Conservation Biology*, 30(5): 1070-1079.
- TRACEY KF & MILLER KE. 2018. Monk Parakeets provide nesting opportunities for the threatened southeastern American Kestrel. *The Journal of Raptor Research*, 52(3): 389-392.
- TREWICK SA. 1997. On the skewed sex ratio of the Kakapo *Strigops habroptilus*: Sexual and natural selection in opposition? *Ibis*, 139: 652-663.
- URANTOWKA AD, STRZAŁA T, KROCZAK A & MACKIEWICZ P. 2016. The first complete genome of "true" *Aratinga* genus in comparison to mitogenomes of other parrots from *Arini* tribe. *Mitochondrial DNA Part B*, 1(1): 853-855.
- VAN BALEN JH, BOOY CJH, VAN FRANEKER JA & OSIECK ER. 1982. Studies on hole-nesting birds in natural nest sites. *Ardea*, 70(1): 1-24.
- VAN DER HOEK Y, GAONA GV & MARTIN K. 2017. The diversity, distribution and conservation status of the tree-cavity-nesting birds of the world. *Diversity and Distribution*, 23(10): 1120-1131.
- VARLAND DE & LOUGHIN TM. 1993. Reproductive success of American Kestrels nesting along interstate highway in central Iowa. *Wilson Bulletin*, 105: 465-474.
- VERGARA-TABARES DL, CORDIER JM, LANDI MA, OLAH G & NORI J. 2020. Global trends of habitat destruction and consequences for parrot conservation. *Global change biology*, 26(8): 4251-4262.
- VERHULST S & NILSSON JA. 2008. The timing of birds' breeding seasons: a review of experiments that manipulated timing of breeding. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1490): 399-410.
- VIANA IR & ZOCHE JJ. 2016. Biologia Reprodutiva de *Falco sparverius* Linnaeus, 1758 (Aves: Falconiformes) nos Campos de Cima da Serra e Planalto Serrano, Sul do Brasil. *Ornithologia*, 9(1): 4-11.
- VIGLIZZO EF & JOBBÁGY E. 2010. *Expansión de la frontera agropecuaria en Argentina y su impacto ecológico-ambiental*. INTA (Eds.), Buenos Aires.
- WAGNER N. 2012. Occupation of monk parakeet (*Myiopsitta monachus*) nest cavities by house sparrows (*Passer domesticus*) in Rio Grande do Sul, Brazil. *Boletín SAO*, 20(2): 72-78.
- WASYLIK A. 1971. Nest types and abundance of mites. *Ekologia Polska*, 19: 689-699.
- WEATHERHEAD PJ & BLOUIN-DEMERS G. 2004. Understanding avian nest predation: Why ornithologists should study snakes. *Journal of Avian Biology*, 35: 185-190.
- WEGNER WA. 1976. Extra-parental assistance by male American Kestrel. *Wilson Bulletin*, 88: 670.
- WERMUNDSEN T. 1998. Colony breeding of the Pacific Parakeet *Aratingas trenua* Ridgway 1915 in the Volcán Masaya National Park, Nicaragua. *Tropical Zoology*, 11(2): 241-248.

- WESOŁOWSKI T. 2003. Bird community dynamics in a primeval forest - is interspecific competition important? *Ornis Hungarica*, 12(13): 51-62.
- WESOŁOWSKI T. 2007. Lessons from long-term hole-nester studies in a primeval temperate forest. *Journal of Ornithology*, 147(2): 395-405.
- WHEELER AH. 1992. Reproductive parameters for free ranging American kestrel (*Falco sparverius*) using nest boxes in Montana and Wyoming. *Journal of Raptor Research*, 26(1): 6-9.
- WIEBE KL & BORTOLOTTI GR. 1995. Egg size and clutch size in the reproductive investment of American Kestrels. *Journal of Zoology*, 237: 285-301.
- WIEBE KJ & SWIFT TL. 2001. Clutch size relative to tree cavity size in Northern Flickers. *Journal of Avian Biology*, 32: 167-173.
- WIEBE KL, KOENIG WD & MARTIN K. 2007. Costs and benefits of nest reuse versus excavation in cavity-nesting birds. *Annales Zoologici Fennici*, 44: 209-217.
- WIEBE KL. 2011. Nest sites as limiting resources for cavity-nesting birds in mature forest ecosystems: a review of the evidence. *Journal of Field Ornithology*, 82(3): 239-248.
- WIENS JA. 1984. *Resource systems, populations, and communities*. En: A New Ecology. John Wiley & Sons, New York.
- WIENS JA. 1989. The ecology of bird communities. Processes and variation. Cambridge University Press, Cambridge.
- WILEY JW, GNAM RS, KOENIG SE, DORNELLY A, GALVEZ X, BRADLEY PE, WHITE T, ZAMORE M, REILLO PR & ANTHONY D. 2004. Status and conservation of the family Psittacidae in the West Indies. *Journal of Caribbean Ornithology* (Special Issue): 94-154.
- WINKLER DW & ALLEN PE. 1996. The seasonal decline in Tree Swallow clutch size: physiological constraint or strategic adjustment. *Ecology*, 77: 922-932.
- WOLD S, ESBENSEN K & GELADI P. 1987. Principal component analysis. *Chemometrics and intelligent laboratory systems*, 2(1-3): 37-52.
- WOLF L, KETTERSON ED & NOLAN JR V. 1988. Paternal influence on growth and survival of dark-eyed junco young: do parental males benefit? *Animal Behaviour*, 36(6): 1601-1618.
- XIAO H, HU Y, LANG Z, BOHAO F, GUO W, ZHANG Q, PAN X & LU X. 2017. How much do we know about the breeding biology of bird species in the world? *Journal of Avian Biology*, 48: 513-518.
- YAÑEZ JL, NÚÑEZ H, SCHLATTER RP & JAKSIĆ FM. 1980. Diet and weight of American Kestrels in central Chile. *Auk*, 97: 629-631.
- ZILIO F. 2006. Dieta de *Falco sparverius* (Aves: Falconidae) e *Athene cunicularia* (Aves: Strigidae) em uma região de dunas no sul do Brasil. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 14: 379-392.
- ZYSKOWSKI K & PRUM RO. 1999. Phylogenetic analysis of the nest architecture of Neotropical ovenbirds (Furnariidae). *Auk*, 116(4): 891-911.

Anexo I

Usuarios de cavidades

La siguiente tabla y figura son complementos del capítulo 2 que sirven para entender la composición de los usuarios de cavidades (Tabla 2.a) en la Reserva Provincial Parque Luro y como son las interacciones teóricas entre los usuarios directos e indirectos de las cavidades (Fig. 2.b).

Tabla 2.a: Usuarios de cavidades, gremio al que pertenecen y tipo de cavidad natural que utilizan (EX = excavado; NE = no-excavado; EN = ensamblado) o de las que se tiene registro utilizando cajas-nido (CN) en la zona de estudio.

	Código	Nombre Común	Nombre Científico	Gremio	EX	NE	EN	CN
Aves	DRYMIX	Carpintero Bataraz Chico	<i>Dryobates mixtus</i>	1 ^{rio}	X			
	COLMEL	Carpintero Real	<i>Colaptes melanochloros</i>	1 ^{rio}	X			
	COLCAM	Carpintero Campestre	<i>Colaptes campestris</i>	1 ^{rio}	X			
	MYIMON	Cotorra	<i>Myiopsitta monachus</i>	1 ^{rio}			X	
	RHILAN	Gallito Copetón	<i>Rhinocrypta lanceolata</i>	1 ^{rio}			X	
	FURRUF	Hornero	<i>Furnarius rufus</i>	1 ^{rio}			X	
	ANUANN	Leñatero	<i>Anumbius annumbi</i>	1 ^{rio}			X	
	CORALA	Crestudo	<i>Coryphistera alaudina</i>	1 ^{rio}			X	
	ASTBAE	Canastero Chaqueño	<i>Asthenes baeri</i>	1 ^{rio}			X	
	ASTPYR	Canastero Coludo	<i>Asthenes pyrrholeuca</i>	1 ^{rio}			X	
	CRAPYR	Curutié Blanco	<i>Cranioleuca pyrrhophia</i>	1 ^{rio}			X	
	PSELOP	Cacholote Castaño	<i>Pseudoseisura lophotes</i>	1 ^{rio}			X	
	SYNALB	Pijuí de Cola Parda	<i>Synallaxis albescens</i>	1 ^{rio}			X	
	SYNFRO	Pijuí Frente Gris	<i>Synallaxis frontalis</i>	1 ^{rio}			X	
	CAMOBS	Piojito Silbón	<i>Camptostoma obsoletum</i>	1 ^{rio}			X	
	PITSUL	Benteveo	<i>Pitangus sulphuratus</i>	1 ^{rio}	X	X	X	
	SETPIT	Pitiayumí	<i>Setophaga pitiayumi</i>	1 ^{rio}			X	
	CALLEU	Pato de Collar	<i>Callonetta leucophrys</i>	2 ^{rio}	X	X	X	
	ANAFLA	Pato Barcino	<i>Anas flavirostris</i>	2 ^{rio}	X	X	X	X
	TYTALB	Lechuza del Campanario	<i>Tyto alba</i>	2 ^{rio}	X	X		X
	MEGCHO	Alilicucú Común	<i>Megas copscholia</i>	2 ^{rio}	X	X	X	X
	GLABRA	Caburé Chico	<i>Glaucidium brasilianum</i>	2 ^{rio}	X	X	X	X
	SPICIR	Halconcito Gris	<i>Spizapteryx circumcincta</i>	2 ^{rio}	X	X	X	
	FALSPA	Halconcito Colorado	<i>Falco sparverius</i>	2 ^{rio}	X	X	X	X
	THEACU	Calancate Cabeza Azul	<i>Thectocercus acuticaudatus</i>	2 ^{rio}	X	X		
	DRYBRI	Chincheró Grande	<i>Drymornis bridgesii</i>	2 ^{rio}	X	X		
	LEPANG	Chincheró Chico	<i>Lepidocolaptes angustirostris</i>	2 ^{rio}	X	X		
	TARCER	Bandurrita Chaqueña	<i>Tarphononotus certhioides</i>	2 ^{rio}	X	X	X	
	LEPPLA	Coludito Copetón	<i>Leptasthenura platensis</i>	2 ^{rio}	X	X	X	X
	LEPAEG	Coludito Cola Negra	<i>Leptasthenura aegithaloides</i>	2 ^{rio}	X	X	X	
	MACRIX	Picabuey	<i>Machetornis rixosa</i>	2 ^{rio}	X	X	X	
	MYIMAC	Benteveo Rayado	<i>Myiodynastes maculatus</i>	2 ^{rio}	X	X	X	
	MYASWA	Burlisto Pico Canela	<i>Myiarchus swainsoni</i>	2 ^{rio}	X	X	X	
	XOLIRU	Monjita Blanca	<i>Xolmis irupero</i>	2 ^{rio}	X	X	X	
	PROTAP	Golondrina Parda	<i>Progne tapera</i>	2 ^{rio}		X	X	
	TACLEU	Golondrina Ceja Blanca	<i>Tachycineta leucorrhoa</i>	2 ^{rio}	X	X	X	
	TACMEY	Golondrina Patagónica	<i>Tachycineta meyeri</i>	2 ^{rio}	X	X		
	TROAED	Ratona	<i>Troglodytes aedon</i>	2 ^{rio}	X	X	X	X

	AGEBAD	Tordo Músico	<i>Agelaioides badius</i>	2 ^{rio}	X	X	X	X	
	SICFLA	Jilguero Dorado	<i>Sicalis flaveola</i>	2 ^{rio}	X	X	X	X	
	COLLIV	Paloma Doméstica	<i>Columba livia</i>	3 ^{rio}			X		**
	ZENAU	Torcaza	<i>Zenaida auriculata</i>	3 ^{rio}			X		**
	COLPIC	Torcacita Picuí	<i>Columbina picui</i>	3 ^{rio}			X		**
	GUIGUI	Pirincho	<i>Guira guira</i>	3 ^{rio}			X		
	TAPNEV	Crespín	<i>Tapera naevia</i>	3 ^{rio}		X	X		
	CORATR	Jote Cabeza Negra	<i>Coragyps atratus</i>	3 ^{rio}		X			
	CATAUR	Jote Cabeza Colorada	<i>Cathartes aura</i>	3 ^{rio}		X			
	BUTCOR	Águila Coronada	<i>Buteogallus coronatus</i>	3 ^{rio}			X		**
	BUBVIR	Ñacurutú	<i>Bubo virginianus</i>	3 ^{rio}			X		**
	ASICLA	Lechuzón Orejudo	<i>Asio clamator</i>	3 ^{rio}			X		
	CARPLA	Carancho	<i>Caracara plancus</i>	3 ^{rio}			X		**
	MILCHI	Chimango	<i>Milvago chimango</i>	3 ^{rio}		X			
	FALFEM	Halcón Plomizo	<i>Falco femoralis</i>	3 ^{rio}			X		**
	CYAPAT	Loro Barranquero	<i>Cyanoliseus patagonus</i>	3 ^{rio}		X			
	PROELE	Golondrina Negra	<i>Progne elegans</i>	3 ^{rio}	X	X			
	MOLRUF	Tordo Pico Corto	<i>Molothrus rufoaxillaris</i>	3 ^{rio}	X	X	X		*
	MOLBON	Tordo Renegrido	<i>Molothrus bonariensis</i>	3 ^{rio}	X	X	X		*
	DIUDIU	Diuca	<i>Diuca diuca</i>	3 ^{rio}			X		**
Mamíferos	DIDALB	Comadreja Overa	<i>Didelphis albiventris</i>	3 ^{rio}		X			
	THYPAL	Comadreja Pampeana	<i>Thylamys pallidior</i>	3 ^{rio}			X	X	**
	GRAGRI	Pericote Común	<i>Graomys griseoflavus</i>	3 ^{rio}	X	X		X	
	TADBRA	Murciélago Cola de Ratón	<i>Tadarida brasiliensis</i>	3 ^{rio}	X	X	X		
	EPTFUR	Murciélago Pardo Común	<i>Eptesicus furinalis</i>	3 ^{rio}		X			
	LASBLO	Murciélago Escarchado Chico	<i>Lasiurus blossevilli</i>	3 ^{rio}			X		**
	LASVIL	Murciélago Escarchado Grande	<i>Lasiurus villosissimus</i>	3 ^{rio}			X		**
	LYNCOL	Gato del Pajonal	<i>Leopardus colocolo</i>	3 ^{rio}			X		
	LEOGEO	Gato Montes	<i>Leopardus geoffroyi</i>	3 ^{rio}		X			
	LYCGRI	Zorro Gris	<i>Lycalopex griseus</i>	3 ^{rio}		X			
	CONCHI	Zorrino Común	<i>Conepatus chinga</i>	3 ^{rio}		X		X	
	Total			69	31	39	50		

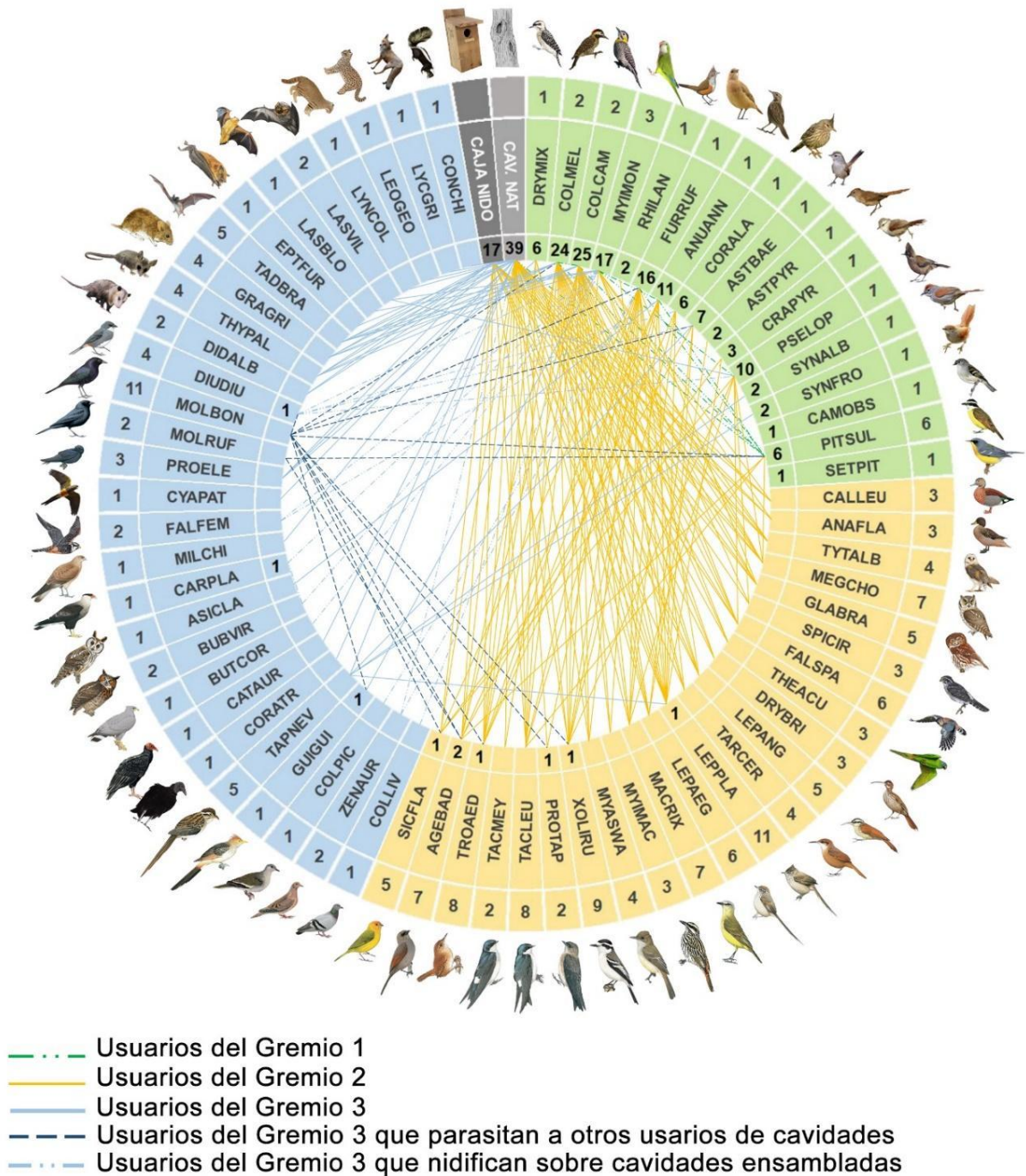


Figura 2.b.: Red de interacciones teóricas entre usuarios de cavidades y nidos. La unión mediante diferentes tipos de líneas hace referencia a las interacciones que se producen entre las especies y determinados tipos de nidos. Celdas de colores pálidos y código de 6 letras figuran los nombres de las especies y el gremio al que pertenecen (Gremio 1 = verde; Gremio 2 = naranja; Gremio 3 = celeste). Números externos indican la cantidad de nidos que las especies pueden utilizar. Números internos indican el número de especies que hacen uso de un determinado tipo de nido. Red de elaboración propia.

Anexo II

DESARROLLO DE PICHONES

Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*)

A continuación, se detalla una breve descripción relacionada al crecimiento y principales características morfológicas (Fig. A1) visibles en el desarrollo de los pichones de Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) por semana, y a posterior se indican en una tabla (A1) imágenes representativas para cada día.

1° semana: Los pichones presentan un plumón de color blanco poco denso, dejando al descubierto varias partes de su cuerpo. No poseen control sobre el peso de su cabeza y los parpados (grisáceos oscuros) están fusionados. El pico y las patas presentan un color rosáceo similar al resto del cuerpo. Es frecuente la presencia de adultos en el nido debido a la incapacidad de termorregulación por parte de los pichones.

2° semana: El plumón comienza a desaparecer y se empieza a observar la aparición de cánulas grisáceas en la zona dorsal, ventral y primaria de las alas. Sin embargo, la mayor parte del cuerpo todavía sigue estando con la piel desnuda. Los pichones aún presentan dificultades para mantener el control de su cabeza y postura. A partir del día 9 es cuando se puede empezar a observar la apertura parcial de los ojos, los cuales en su periferia y a medida que transcurre la semana van disminuyendo la intensidad del color grisáceo para obtener un tono más semejante al de la piel. Las patas continúan teniendo un color rosado pálido similar al del cuerpo y sólo la punta del pico empieza a tomar una tonalidad amarillenta sobre finales de esta semana. Los adultos siguen frecuentando y ayudando a la termorregulación de los pichones.

3° semana: Aparece un nuevo plumón con mayor densidad de color grisáceo que recubrirá la mayor parte del cuerpo. Los pichones ya pueden mantener una postura más erguida y con la cabeza levantada. Los ojos están completamente abiertos y el periocular se empieza a pigmentar de blanquecino, quedando desnudo. El pico se empieza a solidificar y empieza a obtener una pigmentación naranja-amarillenta. En las patas aparecen las uñas de color negro. Sobre comienzos de esta semana empiezan a aparecer los primeros vestigios de plumas verdes en la cola y primarias del ala, y las primeras cánulas en la cabeza desde la zona frontal hacia la nuca. Sobre el final de esta semana se puede observar una mayor cantidad de plumas verdes en la cola y primarias del ala. A su vez, sobre el fin de esta semana empiezan a aparecer las primeras plumas azules en la cabeza, aunque estas últimas en ocasiones pueden tener por periodos cortos tonalidades rojizas o verdosas.

4° semana: La cabeza se recubre de cánulas y casi todo el cuerpo posee al menos plumón denso. El desarrollo de las plumas de la cola y las alas empieza a ser más notable, incluso todas éstas con al menos cánula, a excepción de la zona de cobertoras interiores (‐tapadas‐) y superiores del ala. Los adultos ya no pasan tanto tiempo dentro del nido ayudando a la termorregulación.

5° semana: El desarrollo de las plumas de la cabeza se hace más notorio, llegando a cubrir casi el 100% de ésta hacia finales de esta semana. En la zona de la comisura del pico empiezan a aparecer colores negruzcos. El periocular está totalmente desnudo de color blanco. Las patas se tornan de un color más naranja-grisáceo. En las alas quedan vestigios de plumón sobre todo en la zona de cobertoras primarias. La parte inferior del lomo y la rabadilla también poseen plumón blanco-grisáceo. En las plumas de la cola ya es notoria la diferenciación de colores entre verde y un rojizo-amarillento.

6° semana: Los plumones de las cobertoras primarias empiezan a ser reemplazadas por plumas. Se desarrollan las plumas del lomo, pero quedan algunos restos de plumón en la zona inferior y la rabadilla. El pico posee un color naranja-rosáceo y casi no quedan rastros de la comisura. Los pichones poseen buena movilidad e incluso pueden trepar las paredes de la cavidad.

7° semana: La cabeza totalmente emplumada similar a un adulto. El resto del cuerpo está casi totalmente con plumas a excepción de lugares como el lomo o la zona ventral donde se pueden encontrar vestigios de plumones.

8° y 9° semana: El plumaje se desarrolla por completo y se densifica, quedando sólo algunos mínimos restos de plumón. A diferencia de un adulto, el pico suele ser considerablemente más liso en el primer año de vida.

Debido a las dificultades para acceder a los individuos dentro de los nidos, sólo se pudo recabar información relacionada a algunas medidas morfométricas (cuerda de ala, octava primaria, cola, tarso y peso) a partir del día 18 desde que habían nacido. Ya que no se pudo realizar el seguimiento de los pichones para tener una mejor medida de aproximación a su crecimiento y desarrollo, cada punto representado en los diversos parámetros de la Figura A1 son el resultado de una única medida realizada cuando se hizo el marcado o anillamiento de los pichones, por lo que la línea de ajuste no podría resultar como buen indicador. De todos modos, en este anexo se intenta mostrar datos generales y la amplitud que pueden tomar los mismos.

Figura A1: Imágenes representativas del desarrollo y crecimiento de pichones de Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina.

Día 1		Día 2	
Día 3		Día 4	
Día 5		Día 6	

Día 7		Día 8	
Día 9		Día 10	
Día 11		Día 12	

Día 13	
Día 15	
Día 17	
Día 14	
Día 16	
Día 18	

Día 19	 	 
Día 21	 	 
Día 23	 	  

Día 25		Día 26	
Día 27		Día 28	
Día 29		Día 30	

Día 31		
Día 33		
Día 35		

Día 37	Sin dato	Día 38 
Día 39		Día 40 
Día 41		Día 42 

Día 43		Día 44	Sin dato
Día 45		Día 46	
Día 47		Día 48	

Día 49



Día 50



Día 51



Día 52



Día 53



Día 54



Día 55



Día 56



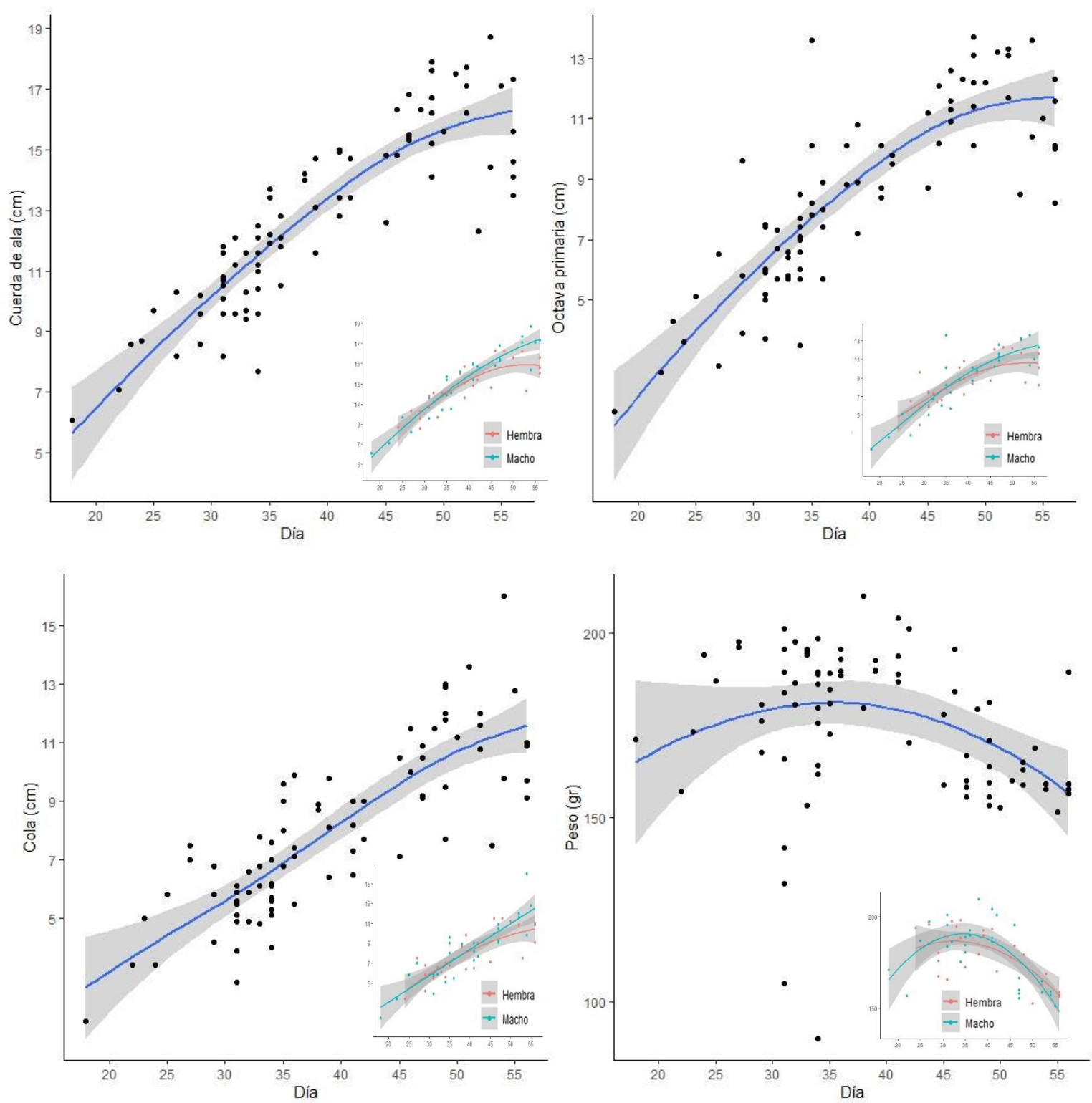


Figura A1: curvas de crecimiento aparente para pichones de Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro. Cada punto representa una medición única de cada individuo, por lo que el ajuste (línea) puede carecer de precisión. Gráficos grandes incluyen individuos con sexo sin identificar.

Halconcito Colorado (*Falco Sparverius*)

Debido a la existencia de información relacionada al crecimiento y desarrollo de pichones de Halconcito Colorado (Griggs & Steenhof 1993; Klucsarits & Rusbuldt 2007), para esta tesis se optó por capturar y realizar los procesamiento de anillado de los pichones a partir del día 20 desde su nacimiento. De este modo, las curvas de desarrollo (Fig. A2) presentadas aquí sólo sirven a modo ilustrativo y como materia de apoyo para los autores previamente mencionados.

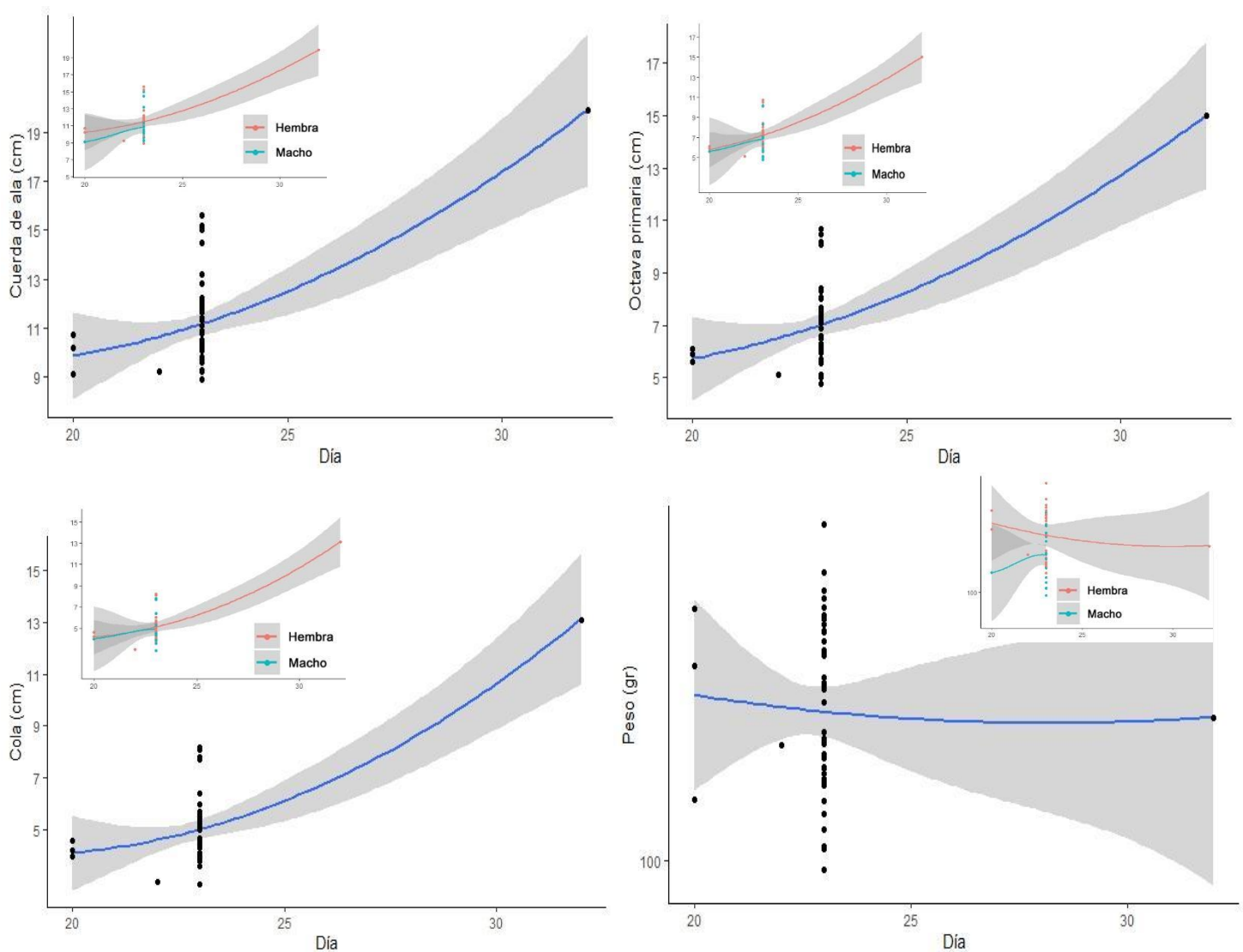


Figura A2: Curvas de crecimiento aparente para la etapa final de pichones de Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina. Cada punto representa una medición única de cada individuo, por lo que el ajuste (línea) puede carecer de precisión. Gráficos grandes incluyen ambos sexos.

Anexo III

Extensiones de tablas

Las siguientes tablas, son complementarias a las tablas mostradas en cada capítulo ya que añaden los modelos que no fueron considerados por su delta ($\Delta AIC_c \geq 2$) y tampoco cumplían con los criterios de selección (ver capítulo 2). Sin embargo, sirven de referencia según los valores de ΔAIC_c que obtuvieron.

Capítulo 5

Tabla 5.2: Resumen completo del modelo lineal en donde se relaciona el índice de condición física (ICF) de los adultos de Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) según la fecha en que fueron anillados en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina. Los modelos muestran los valores de: número de parámetros (k), ΔAIC_c y peso de cada modelo (W_i).

Modelo (ICF ~ Fecha de anillado)	K	logLik	AIC _c	ΔAIC_c	W_i
Halconcito Colorado					
ICF _(.)	2	19,46	-34,5	0,00	0,571
ICF _(Fecha de anillado)	3	20,36	-34,0	0,57	0,429
Calancate Cabeza Azul					
ICF _(.)	2	51,45	-98,5	0,00	0,763
ICF _(Fecha de anillado)	3	51,48	-96,2	2,34	0,237

Tabla 5.4: Resumen completo del modelo lineal en donde se relaciona el índice de condición física (ICF) con el sexo de adultos de Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina. Los modelos muestran los valores de: número de parámetros (k), ΔAIC_c y peso de cada modelo (W_i).

Modelo	K	logLik	AIC _c	ΔAIC_c	W_i
Halconcito Colorado					
ICF _(sexo)	3	34,53	-62,3	0,00	1,000
ICF _(.)	2	19,46	-34,5	27,77	0,000
Calancate Cabeza Azul					
ICF _(sexo)	3	40,16	-73,2	0,00	0,619
ICF _(.)	2	38,38	-72,2	0,97	0,381

Tabla 5.6: Resumen completo de los modelos lineales en donde se relaciona la presencia de ectoparásitos y la presencia de señales de estrés con el índice de condición física (ICF) de machos (♂) y hembras (♀) adultas de Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina. Los modelos muestran los valores de: número de parámetros (k), ΔAIC_c y peso de cada modelo (W_i).

Modelo	K	logLik	AIC _c	ΔAIC_c	W_i
Halconcito Colorado					
ICF _(.)	2	20,26	-35,7	0,00	0,681
♂ ICF _(ectoparásitos)	3	20,99	-34,1	1,52	0,319
ICF _(.)	2	20,26	-35,7	0,00	0,776
ICF _(estrés)	3	20,57	-33,3	2,37	0,224
Calancate Cabeza Azul					
♀ ICF _(.)	2	15,50	-26,2	0,00	0,593
♀ ICF _(ectoparásitos)	3	16,55	-25,5	0,75	0,407

	ICF _(.)	2	15,50	-26,2	0,00	0,578
	ICF _(estrés)	3	16,61	-25,6	0,63	0,422
Calancate Cabeza Azul						
♂	ICF _(.)	2	13,80	-21,6	0,00	0,906
	ICF _(estrés)	3	13,94	-17,1	4,52	0,094
♀	ICF _(.)	2	26,44	-48,0	0,00	0,805
	ICF _(estrés)	3	26,56	-45,1	2,83	0,195

Tabla 5.8: Resumen completo de los modelos lineales que relacionan los parámetros reproductivos (tamaño de puesta y n° de volantones) con el índice de condición física (ICF) de machos (♂) y hembras (♀) en adultos de Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina. Los modelos muestran los valores de: número de parámetros (k), ΔAIC_c y peso de cada modelo (W_i).

		Modelo	K	logLik	AIC _c	ΔAIC _c	W _i
Halconcito Colorado							
♂	Tamaño de puesta	ICF _(.)	2	10,67	-15,3	0,00	0,670
		ICF _(Tamaño de puesta)	3	12,36	-13,9	1,42	0,330
	N° de volantones	ICF _(Volantones)	3	22,20	-36,6	0,00	0,612
		ICF _(.)	2	20,26	-35,7	0,91	0,388
♀	Tamaño de puesta	ICF _(.)	2	12,15	-19,2	0,00	0,587
		ICF _(Tamaño de puesta)	3	13,45	-18,5	0,70	0,413
	N° de volantones	ICF _(.)	2	15,50	-26,2	0,00	0,770
		ICF _(Volantones)	3	15,72	-23,8	2,42	0,230
Calancate Cabeza Azul							
♂	Tamaño de puesta	ICF _(.)	2	13,80	-21,6	0,00	0,849
		ICF _(Tamaño de puesta)	3	14,48	-18,1	3,46	0,151
	N° de volantones	ICF _(.)	2	13,80	-21,6	0,00	0,689
		ICF _(Volantones)	3	15,41	-20,0	1,59	0,311
♀	Tamaño de puesta	ICF _(.)	2	26,44	-48,0	0,00	0,796
		ICF _(Tamaño de puesta)	3	26,62	-45,2	2,73	0,204
	N° de volantones	ICF _(.)	2	26,44	-48,0	0,00	0,772
		ICF _(Volantones)	3	26,76	-45,5	2,44	0,228

Tabla 5.10: Resumen del modelo lineal que no fue considerado ($\Delta AIC_c \geq 2$) y que es complementario a la Tabla 5.10 que relacionan el índice de condición física (ICF) de los pichones de Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) y de Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) según la fecha en que fueron anillados en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina. También se muestran a modo de referencia el modelo nulo ($\Delta AIC_c \geq 2$) que no fue considerado. Los modelos muestran los valores de: número de parámetros (k), ΔAIC_c y peso de cada modelo (W_i).

	Modelo	K	logLik	AIC _c	ΔAIC_c	W_i
Halconcito Colorado						
	ICF _(.)	2	45,17	-86,1	0,00	0,735
	ICF _(Fecha de anillado)	3	45,29	-84,1	2,04	0,265
Calancate Cabeza Azul						
	ICF _(Fecha de anillado)	3	49,99	-93,8	0,00	0,550
	ICF _(.)	2	48,73	-93,4	0,40	0,450

Capítulo 6

Tabla 6.1: Resumen completo de los que relacionan las variables de interés con la tasa diaria de supervivencia (TDS) de los nidos de Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina. Los modelos muestran los valores de: número de parámetros (k), ΔAIC_c y peso de cada modelo (W_i).

Modelo	K	AIC _c	ΔAIC_c	W_i
TDS _(Edad + Profundidad + Altura + DV Heteroespecífico)	5	334,5	0,00	0,041
TDS _(Tiempo + Profundidad + Altura + DV Heteroespecífico)	5	334,8	0,25	0,037
TDS _(Edad + Tipo + Altura + DV Heteroespecífico)	5	335,0	0,50	0,032
TDS _(Tiempo + Tipo + Altura + DV Heteroespecífico)	5	335,1	0,59	0,031
TDS _(Edad + Profundidad + DV Heteroespecífico)	4	335,2	0,63	0,030
TDS _(Tiempo + Profundidad + DV Heteroespecífico)	4	335,9	1,34	0,021
TDS _(Edad + DV Heteroespecífico)	3	338,1	3,52	0,007
TDS _(DV Heteroespecífico)	2	349,8	15,25	0,000
TDS _(Edad)	2	350,1	15,52	0,000
TDS _(Profundidad)	2	353,7	19,16	0,000
TDS _(Tiempo)	2	355,2	20,65	0,000
TDS _(Tipo)	2	358,0	23,42	0,000
TDS _(DV Conespecífico)	2	363,7	29,15	0,000
TDS _(.)	1	365,5	30,90	0,000
TDS _(Adultos)	2	367,1	32,60	0,000
TDS _(Altura)	2	367,3	32,72	0,000

Tabla 6.3: Resumen completo de los modelos que relacionan las variables de interés con la tasa diaria de supervivencia (TDS) de los nidos de Calancate Cabeza Azul (*Thectocercus acuticaudatus*) en la Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa, Argentina. Los modelos muestran los valores de: número de parámetros (k), ΔAIC_c y peso de cada modelo (W_i).

Modelo	K	AIC _c	ΔAIC_c	W_i
TDS _(Edad + Adultos + Altura + DV Conespecífico)	5	634,5	0,00	0,038
TDS _(Edad + Adultos + DV Conespecífico)	4	635,8	1,37	0,019
TDS _(Edad + Altura + DV Conespecífico)	4	636,2	1,70	0,016
TDS _(Edad + Adultos + Altura)	4	636,2	1,76	0,016
TDS _(Edad + Adultos)	3	636,7	2,25	0,012
TDS _(Edad)	2	638,4	3,94	0,005
TDS _(Tiempo)	2	645,9	11,44	0,000
TDS _(Adultos)	2	669,0	34,50	0,000
TDS _(Altura)	2	669,0	34,55	0,000
TDS _(DV Conespecífico)	2	670,0	35,51	0,000
TDS _(Profundidad)	2	670,4	35,94	0,000
TDS _(.)	1	670,9	36,45	0,000
TDS _(DV Heteroespecífico)	2	671,5	37,00	0,000
TDS _(Tipo)	2	672,7	38,27	0,000