



Universidad de Buenos Aires

**UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES**  
**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS NATURALES**  
**MAESTRÍA EN CIENCIAS AMBIENTALES**

Efecto de las variables ambientales, la depredación de nidos y el parasitismo de cría del Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*) sobre el éxito reproductivo de la Calandria Grande (*Mimus saturninus*), en los talares de la Provincia de Buenos Aires.

Tesis presentada para optar al Título de Magister de la Universidad de Buenos Aires en Ciencias Ambientales

Jairo Alonso Castro Vela

Director/a: Vanina D. Fiorini

Codirector/a: Paola Salio

Lugar de Trabajo: Laboratorio de Ecología y Comportamiento Animal.  
Departamento de Ecología, Genética y Evolución & IEGEBA-CONICET.  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Fecha de presentación del ejemplar: marzo 2023

Fecha de Defensa: 15 de marzo 2023

FIRMA DEL MAESTRANDO

## AGRADECIMIENTOS

*A mi directora la Dra. Vanina Fiorini, por su apoyo, comprensión e infinita paciencia en la consolidación de este documento. por acompañarme y enriquecer con su conocimiento mi formación en estos años de grandes lecciones y aprendizajes y sobre todo por sus consejos en momentos donde la incertidumbre y ansiedad me tentaban a desfallecer en cumplir este sueño anhelado. Infinitas gracias!*

*A todos los integrantes del LEYCA por recibirme con la mejor disposición y energía, por abrirme un espacio dentro del laboratorio y compartir sus experiencias académicas y cotidianas, por las charlas amenas durante los recesos que rompían la rutina con una sonrisa que siempre recordaré.*

*A la Dra Paola Salio por sus aportes y disposición para consolidar la tesis de maestría.*

*A la FCEN- UBA por ofrecer no solo un espacio de conocimiento, también por permitir conocer grandes maestros, compañeros y conocidos que compartieron este camino de aprendizaje y amistad.*

*Finalmente a mi familia que desde la distancia siempre me han acompañado en alcanzar este proposito de vida, gracias por confiar y ser mi sostén.*

## INDICE

RESUMEN	5
ABSTRACT	8
INTRODUCCIÓN	11
1. Efecto de las variables ambientales sobre el éxito reproductivo de las aves	11
2. Efecto de las interacciones biológicas interespecíficas sobre el éxito reproductivo de las aves	12
2.1. Parasitismo de cría interespecífico	13
2.2. Depredación de nidos	14
SISTEMA DE ESTUDIO	14
3.1. La Calandria Grande ( <i>Mimus saturninus</i> )	14
Figura 1. Adulto de Calandria Grande ( <i>Mimus saturninus</i> ); la especie modelo de estudio.	15
Figura 2. Nido con huevos de Calandria Grande y de Tordo Renegrado	16
3.2. El parásito Tordo Renegrado ( <i>Molothrus bonariensis</i> )	16
Figura 3. Hembra (a) y macho (b) de Tordo Renegrado ( <i>Molothrus bonaeriensis</i> )	17
Figura 4. Nido de Calandria Grande con un pichón de Tordo Renegrado y otro de Calandria Grande, siendo depredado por una Culebra Ratonera ( <i>Philodryas patagoniensis</i> )	18
OBJETIVOS GENERALES Y ESPECÍFICOS	19
DATOS Y METODOLOGÍA	20
Área de estudio	20
Figura 5. a) Ubicación de la Reserva El Destino en la costa del Río de la Plata, en la Provincia de Buenos Aires, Argentina	20
Figura 5.b) Imagen aérea de la zona de estudio. c) Ambiente de pastizal con Talar	21
Información Utilizada y Adecuación de base de datos	21
Figura 6. Modelo de planilla utilizada para el análisis de los datos	21
a) variable respuesta:	22
b) variables biológicas del nido	22
c) variable estimadora del parasitismo de cría	22
d) variables ambientales	23
e) variables temporales	23
3. ANÁLISIS DE LA INFORMACIÓN	24
3.1. Análisis descriptivos	24
3.2 Análisis estadísticos del destino del nido	24

RESULTADOS.....	26
RESULTADOS DESCRIPTIVOS.....	26
1.1. Variables ambientales por temporada .....	26
Tabla 1. Medias de las temperaturas máximas y mínima diarias.....	26
Temperatura mínima .....	26
Figura 7. Medías mensuales de las temperaturas mínimas de cada temporada reproductiva.....	27
Temperatura máxima.....	27
Figura 8. Medias mensuales de las temperaturas máximas para cada temporada reproductiva .....	27
Precipitaciones .....	28
Tabla 2. Precipitaciones acumuladas mensuales y totales (mm) en cada temporada reproductiva (2010 – 2013) .....	28
1.2) Variables ambientales calculadas durante el periodo que el nido estuvo activo. ....	28
Histogramas de variables ambientales.....	28
Precipitaciones por nido .....	28
Figura 9.a. Histograma de frecuencia de nidos que recibieron distinta cantidad de precipitaciones mientras que estuvieron activos (PP nido).....	29
Figura 9. b. Histograma de frecuencia de nidos que recibieron al menos 0.1mm de precipitaciones mientras estuvieron activos (PP nido) .....	30
Temperatura mínima del nido .....	30
Figura 10. Histograma de frecuencia de nidos para distintas temperaturas mínimas de nido (T min nido) .....	30
Temperatura máxima del nido.....	31
Figura 11. Histograma de frecuencia de nidos para distintas temperaturas máximas de nido (T max nido).....	31
2. BIOLOGÍA REPRODUCTIVA .....	32
Tamaño de nidada .....	32
Frecuencia e intensidad de parasitismo del Tordo Renegrido .....	32
Tabla 3. Frecuencia e Intensidad de las cuatro temporadas reproductivas .....	32
Relación entre variables ambientales y destino del nido .....	33
1) Éxito vs fracaso .....	33
Tabla 4. Estimadores, errores estándar (ES), estadísticos (Z) y valores de significación (P).....	34

Figura 12. (a-d) Box-plots de variables que resultaron significativas en el análisis del éxito y fracaso de los nidos de Calandria Grande.(e) Proporción de nidos exitosos de cada temporada	37
2) Abandono vs depredación	37
Tabla 5. Estimadores, errores estándar (SE), estadísticos (Z) y valores de significación (P)	38
Figura 13 (a-d). Box-plots de variables climáticas y del día juliano para el análisis del éxito, abandono y depredación de nidos de Calandria Grande	40
3) Abandono vs éxito	41
Tabla 6. Estimadores, errores estándar (SE), estadísticos (Z) y valores de significación (P)	41
4) Éxito vs. depredación	42
Tabla 7. Estimadores, errores estándar (SE), estadísticos (Z) y valores de significación (P)	42
5) Depredación en huevos vs depredación en pichones	43
Tabla 8. Estimadores, errores estándar (SE), estadísticos (Z) y valor de significancia (P)	43
Figura 14. Box-plots (a-b) de las variables con efecto significativo en el análisis de la depredación en etapa de huevos y pichones	44
DISCUSIÓN	45
Éxito y fracaso de los nidos	45
Abandono y Éxito del nido	47
Depredación y Éxito	48
Depredación en pichones y depredación en huevos	48
Depredación y Abandono	48
CONCLUSIONES FINALES	50
Tabla 9. Relación entre las variables predictoras y las variables respuesta paracada análisis realizado.	51
BIBLIOGRAFÍA	54

## RESUMEN

Los factores ambientales son determinantes en las dinámicas poblacionales y particularmente en las diferentes etapas del ciclo reproductivo de las aves. La variación en los patrones de temperatura y precipitación, puede provocar un cambio en la disponibilidad de alimento, en el comportamiento de incubación de los huevos, en el desarrollo embrionario en el huevo y en la termorregulación de los pichones. El impacto de las variables ambientales puede verse reflejado en las interacciones biológicas interespecíficas. Una de ellas es la depredación, un factor importante del fracaso de los nidos debido a la pérdida directa por el consumo de huevos o pichones. Otra es el parasitismo de cría interespecífico, que provoca altos costos a los hospedadores por pérdida de huevos, disminución del crecimiento corporal y supervivencia de los pichones y abandono de los nidos debido a la destrucción de huevos, entre otros efectos.

En este estudio se utilizó una base de datos correspondiente a 659 nidos de 40 territorios de Calandria Grande *Mimus saturninus*, ubicados en un área de 190 hectáreas, correspondientes a las temporadas reproductivas 2010 a 2013. El área de estudio está comprendida en la Reserva Privada de Flora y Fauna Autóctona “El Destino” ubicada en el partido de Magdalena, provincia de Buenos Aires, Argentina. El área de estudio se caracteriza por una comunidad boscosa compuesta por talaes. La especie de estudio es frecuentemente parasitada por el Tordo Renegrado *Molothrus bonariensis* en el sitio de estudio. La búsqueda de los nidos y su registro diario se realizó desde el mes de septiembre hasta enero de cada año analizado, dado que es el periodo reproductivo del hospedador; la Calandria Grande y del parásito de cría; el Tordo Renegrado.

El objetivo de este estudio es investigar los efectos que poseen las condiciones meteorológicas predominantes y el parasitismo de cría sobre el éxito y fracaso causado por el abandono y la depredación de nidos de la Calandria Grande.

Los datos de cada nido fueron volcados en una planilla que constaba de variables biológicas (huevos puestos, destino del nido y si el nido había sido o no parasitado por el Tordo Renegrado), variables ambientales (temperatura mínima y máxima registradas mientras el nido estuvo activo y precipitación acumulada durante el periodo que el nido estuvo activo) y variables temporales (fecha de inicio del nido o día juliano y temporada). Se analizó la relación entre las variables ambientales, el parasitismo de cría, y las variables temporales con el destino de los nidos (abandonado, depredado, exitoso).

De los 659 nidos analizados durante las tres temporadas, 323 nidos fueron encontrados durante su construcción, 170 durante la puesta de huevos, 96 durante la incubación y 30 en estadio de pichones. Solo 20 nidos de los encontrados en construcción o puesta llegaron a la etapa de incubación y no

fueron parasitados, y el tamaño de nidada de la Calandria Grande en estos nidos fue estimado en  $2.95 \pm 0.18$  huevos por nido. En el total de los nidos encontrados en construcción o puesta (N=288 nidos), la frecuencia de parasitismo promedio fue de 65.4 % y la intensidad de parasitismo promedio fue de  $2.37 \pm 0.09$  huevos por nido parasitado.

En cuanto la relación de las variables ambientales con el destino del nido se encontró que el éxito del nido se relaciona con un aumento de las precipitaciones, con valores más altos de temperatura máxima y más bajos de temperatura mínima. Además se observó una relación negativa entre el avance de la temporada (día juliano) y el éxito de los nidos y hubo diferencias entre algunas de las temporadas. En el análisis del abandono y la depredación se encontró que a medida que avanza la temporada (día juliano) disminuye la depredación y aumenta el abandono de los nidos. La temperatura máxima se relaciona positivamente con la depredación y negativamente con el abandono mientras que la temperatura mínima se relaciona negativamente con la depredación y positivamente con el abandono. En el análisis del abandono del nido y el éxito se encontró que la temperatura mínima se relaciona negativamente con el éxito y positivamente con el abandono, mientras que la temperatura máxima y el avance de la temporada reproductiva (día juliano) se relacionaron negativamente con el abandono y positivamente con el éxito de los nidos. Cuando se analizó el éxito y la depredación de los nidos se encontró que el avance de la temporada (día juliano), y mayores valores de temperatura mínima se relacionaron positivamente con la depredación mientras que los valores más altos de temperatura máxima y mayor cantidad de precipitaciones se relacionaron positivamente con el éxito de los nidos. En el análisis de depredación del nido en etapa de huevos o pichones se encontró que temperaturas máximas más altas y temperaturas mínimas más bajas favorecieron la depredación de nidos en etapa de pichones. El parasitismo de cría, estimado como presencia/ausencia de al menos un huevo de Tordo Renegrado en el nido, no mostró efecto significativo en ningún análisis.

Los resultados de esta tesis mostraron que el éxito, la depredación y el abandono de los nidos se correlacionaron con variables ambientales como las temperaturas y las precipitaciones. También se observó una relación de la variación temporal (día juliano) con el éxito del nido y las causas del fracaso de los mismos. Este es el primer paso para el entendimiento de las relaciones entre ciertas variables meteorológicas con el éxito de nidificación de una especie de ave neotropical. Futuros análisis permitirán incrementar la cantidad de temporadas reproductivas de la base de datos, para realizar estudios a largo plazo y continuar explorando el efecto de otros factores sobre la biología de las aves, como variables ambientales extremas asociadas al cambio climático.

**Palabras claves:** variables ambientales, depredación de nidos, parasitismo de cría, éxito de nido.



EFFECT OF ENVIRONMENTAL VARIABLES, NEST PREDATION AND BREEDING PARASITISM OF THE SHINY COWBIRD (*MOLOTHRUS BONARIENSIS*) ON THE REPRODUCTIVE SUCCESS OF THE CHALK-BROWED MOCKINGBIRDS (*MIMUS SATURNINUS*), IN THE WOODLANDS OF THE PROVINCE OF BUENOS AIRES

**ABSTRACT**

Environmental factors are determining factors in population dynamics and particularly in the different stages of the reproductive cycle of birds. Variation in temperature and precipitation patterns can cause a change in food availability, in the incubation behavior of the parents, in the embryonic development in the egg and in the thermoregulation of the chicks. The impact of environmental variables can be reflected in interspecific biological interactions. One of these is predation, a major factor in nest failure due to the direct loss through consumption of eggs or chicks. Another is interspecific brood parasitism, which causes high costs to hosts due to loss of eggs, decrease in body growth and chick survival, and nest abandonment due to egg destruction, among other effects.

In this study, we used a database corresponding to 659 nests from 40 territories of chalk-browed mockingbirds (*Mimus saturninus*), located in an area of 190 hectares, corresponding to the reproductive seasons 2010 to 2013. The study area was carried out in the Private Reserve of Native Flora and Fauna "El Destino" located in the district of Magdalena, province of Buenos Aires, Argentina. The study area is characterized by a forest community composed of groves. The study species is frequently parasitized by the shiny cowbird (*Molothrus bonariensis*) at the study site. The search for nests and their daily registration was carried out from September to January of each year analyzed, since it is the reproductive period of the host; the chalk-browed mockingbird and the brood parasite; the shiny cowbird (*Molothrus bonariensis*)

The aim of this study is to investigate the effects of prevailing weather conditions and brood parasitism on success and failure caused by nest abandonment and predation of chalk-browed mockingbirds.

The data from each nest was entered into a spreadsheet that included biological variables (eggs laid, destination of the nest, and whether or not the nest had been parasitized by the chalk-browed mockingbirds), environmental variables (minimum and maximum temperature recorded while the nest was active and accumulated rainfall during the period that the nest was active) and temporal variables (nest start date or Julian day and season). The relationship between environmental variables, brood parasitism, and temporal variables with the fate of the nests (abandoned, predated, successful) was analyzed. In addition, to describe the environmental variables during the seasons,

histograms of the maximum daily temperature, the minimum daily temperature and the daily precipitation throughout the season were made and the means and standard errors were calculated in monthly periods and by season. Data were analyzed using generalized linear models (GLMs).

The minimum temperatures presented small interannual variations, between the 2010 and 2013 seasons they presented differences of the order of 1°C, (12.2°C and 10.9°C) while for the 2011 and 2012 seasons they were similar (11.3°C and 11.1°C), respectively). In the 2010 and 2013 seasons, the values of monthly accumulated rainfall were lower (between 30 mm and 115 mm) compared to thereproductive season of 2011, where the highest peak of accumulated rainfall was recorded (258 mm). In 2012, the monthly accumulated rainfall values were higher at the beginning of the season (100 mm). Of the total of nests, 323 nests were found in the construction stage, 170 during egg laying, 96 during incubation and 30 in the chick stage. Only 20 nests found under construction or laying lasted until the incubation stage and were not parasitized, and the clutch size of the chalk-browed mockingbirds was estimated at  $2.95 \pm 0.18$  eggs per nest. In the nests found in construction or laying (N=288 nests), the average frequency of parasitism was 65.4% and the average intensity of parasitism was  $2.37 \pm 0.09$  eggs per parasitized nest.

Regarding the relationship of the environmental variables with the fate of the nest, it was found that the success of the nest is related to an increase in rainfall, with higher values of maximum temperature and lower values of minimum temperature. In addition, a negative relationship was observed between the advance of the season (Julian day) and the success of the nests and there were differences between some of the seasons. In the analysis of abandonment and predation, it was found that as the season progresses (Julian day), predation decreases and nest abandonment increases. The maximum temperature is positively related to predation and negatively to abandonment, while the minimum temperature is negatively related to predation and positively to abandonment. In the analysis of nest abandonment and success, it was found that the minimum temperature was negatively related to success and positively to abandonment, while the maximum temperature and the advance of the reproductive season (Julian day) were negatively related to abandonment and positively with nest success. When the success and predation of the nests were analyzed, it was found that the advance of the season (Julian day), and higher values of minimum temperature were positively related to predation, while the highest values of maximum temperature and greater amount of rainfall were positively related to nest success. In the analysis of nest predation at the egg or chick stage, it was found that higher maximum temperatures and lower minimum temperatures favored predation of nests at the chick stage. Brood parasitism, estimated as the presence/absence of at least one shiny cowbird egg in the nest, did not show a significant effect in any analysis.

The results of this thesis showed that nest success, predation and abandonment were correlated with environmental variables such as temperatures and rainfall. A relationship between temporal variation (Julian day) with nest success and the causes of nest failure was also observed. This is the first step in understanding the relationship between certain meteorological variables and the nesting success of a Neotropical bird species. Future analyses will allow us to increase the number of breeding seasons in the database, to carry out long-term studies and continue exploring the effect of other factors on the biology of birds, such as extreme environmental variables associated with climate change.

Keywords: environmental variables, nest predation, breeding parasitism, nesting success.

# **Efecto de las variables ambientales, la depredación de nidos y el parasitismo de cría del Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*) sobre el éxito reproductivo de la Calandria Grande (*Mimus saturninus*), en los talares de la Provincia de Buenos Aires.**

## **INTRODUCCIÓN**

### **1. Efecto de las variables ambientales sobre el éxito reproductivo de las aves**

La dinámica poblacional es el estudio del tamaño de las poblaciones, de su variación en el tiempo y en el espacio, así como de los procesos biológicos y ambientales que condicionan dichas variaciones (Newton 1979). Tanto la variación anual del éxito reproductivo como la tasa de supervivencia de los adultos afectan la dinámica poblacional en los vertebrados (Crick et al. 1997, Curry y Grant 1989, Jenouvrier et al. 2003). En el caso de las aves, existen evidencias que muestran que la dinámica poblacional es sensible a las variables ambientales, debido a sus efectos sobre el éxito reproductivo de las poblaciones (Curry y Grant 1989, Crick et al. 1997, Jenouvrier et al. 2003).

Se ha visto que el efecto de los factores ambientales es crucial en las diferentes etapas del ciclo reproductivo de las aves, como son la incubación y posterior eclosión de los huevos, así como en la supervivencia de los pichones y la composición de las poblaciones de aves (Lebreton et al. 1992, Dinsmore et al. 2002, Arcese 2003, Germain et al. 2015, Crombie et al. 2018).

La temperatura del aire es una variable meteorológica que se mide en diversas estaciones del mundo, según estándares homogéneos (Organización Meteorológica Mundial 2018). La temperatura del aire; temperatura a partir de este momento, ha tenido un efecto causal en el cambio de las historias de vida de las poblaciones, provocando un efecto directo en el comportamiento de incubación de los padres y en el desarrollo embrionario en el huevo (Mueller et al. 2019). En algunos casos, la duración del período de incubación se correlaciona negativamente con la temperatura. Esto se debe a que un aumento de la temperatura reduce el tiempo requerido para que eclosionen los huevos, reduciendo los costos de la incubación para los padres (Mueller et al. 2019). Por su parte, las bajas temperaturas dificultan el mantenimiento de la temperatura óptima de los huevos causando fallas en la eclosión (Elkins 2004) y afectan a los pichones que son proclives al enfriamiento, incrementando su mortalidad (Elkins 2004).

En relación a las precipitaciones, distintos autores encontraron correlaciones negativas entre las precipitaciones y la supervivencia de pichones (Potapov

1997, Jovani y Tella 2004). Esto se debe a que la precipitación incrementa el riesgo de hipotermia para los pichones y empeora las condiciones de caza para los adultos que se vuelven menos eficientes y disminuyen la entrega de alimento al nido (Lehikoinen et al. 2009, Bionda y Brambilla 2012).

La variación en los patrones de temperatura y precipitación, puede provocar un cambio en la disponibilidad de alimento, ya sea de frutos o insectos (Morrison y Bolger 2002, Ogaya y Peñulas 2007, Greven et al. 2009), que afecte la supervivencia de los pichones y juveniles o la habilidad de los padres para encontrar el alimento (Wingfield 1985, Radford et al. 2001, Syroechkovsky et al. 2002, Carey 2009, MacDonald et al. 2013, Oberg et al. 2015). Por ejemplo, en condiciones de sequía, las plantas pueden sufrir un retraso en su fenología o una disminución de su área foliar (Rathcke y Lacey 1985, Larsson y Ohmart 2008, Gutbrodt et al. 2011). Además puede verse afectada la cobertura vegetal en los sitios de forrajeo y nidificación, incrementando la depredación. Por otro lado, la exposición a condiciones climáticas adversas y extremas como las fuertes ráfagas de viento, las tormentas, las bajas temperaturas prolongadas y las olas de calor pueden aumentar la tasa de mortalidad aviar (Walsberg 1981, McKechnie y Wolf 2010, Saunders et al. 2011, Colon, 2017, Crombie et al. 2018) ya que pueden relacionarse con el abandono de huevos o pichones por parte de los adultos (McClure 1942, Best and Stauffer 1980, Wingfield 1985, MacDonald et al. 2004, Pipoly et al. 2013, Wingfield et al. 2011, Crombie et al. 2018).

## **2. Efecto de las interacciones biológicas interespecíficas sobre el éxito reproductivo de las aves**

Existen múltiples tipos de interacciones biológicas interespecíficas que pueden afectar el éxito reproductivo de los individuos. Una de ellas es la depredación, que es el consumo de huevos o pichones. La depredación puede disminuir el éxito reproductivo a través de un efecto directo, como es la reducción del número de huevos y pichones del nido, o a través de un efecto indirecto provocando la reducción de la tasa de alimentación de los adultos a los pichones del nido, debido a la percepción de un mayor riesgo en zonas de mayor depredación (Martin 2011, Zanette et al. 2011, Crombie et al. 2018). Otro de los factores es el parasitismo de cría interespecífico obligado, que provoca costos a través de una reducción del número de huevos y pichones del nido (Sealy 1992, Smith y Arcese 1994, Crombie et al. 2018)

## 2.1. Parasitismo de cría interespecífico

El parasitismo de cría obligado en aves es una estrategia reproductiva en la que los individuos de la especie parásita, depositan sus huevos en nidos de individuos de la especie hospedadora. Las especies con parasitismo de cría interespecífico son parásitos obligados ya que no poseen la habilidad de construir nidos ni de incubar huevos, y tampoco pueden alimentar a sus pichones (Sealy et al. 2002). El hospedador se encarga de la incubación de los huevos y de la alimentación de los pichones del parásito. Generalmente, el cuidado parental de los pichones parásitos por parte del hospedador continúa por un tiempo variable luego de que éstos abandonan exitosamente el nido (Davies 2000).

El parasitismo de cría obligado es una estrategia reproductiva poco común, presente sólo en el 1 % de las especies de aves y que ha evolucionado en forma independiente en al menos siete oportunidades dentro del grupo de las aves (Rothstein 1990). El parasitismo es costoso para los hospedadores porque reduce su éxito reproductivo a través de diferentes mecanismos (Soler 2017). Los parásitos de cría pueden reducir el éxito al destruir los huevos del hospedador (Arcese et al. 1996, Elliott 1999, Hauber 2000) ya que las hembras parásitas suelen dañar los huevos del hospedador cuando visitan o parasitan sus nidos (Peer 2006, Fiorini et al. 2014). Además, el éxito de eclosión de los huevos del hospedador puede disminuir por la presencia de huevos o pichones parásitos (Davies y Brooke 1988). En algunas especies, al nacer, el pichón parásito remueve del nido a huevos o pichones, quedando como el único ocupante del nido (Davies y Brooke 1988). En las especies en las que los pichones parásitos comparten el nido con los del hospedador, pueden reducir su tasa de crecimiento y supervivencia debido a la competencia por alimento (Payne y Payne 1998, Tuero et al. 2007). El parasitismo también suele asociarse a una mayor probabilidad de abandono del nido debido a la pérdida de huevos o a la presencia del huevo parásito (Hill y Sealy 1994, Mermoz y Reborada 1998).

Los parásitos de cría pueden clasificarse en generalistas o especialistas, según la cantidad de especies hospedadoras que utilicen. Los parásitos generalistas pueden llegar a utilizar un gran número de hospedadores de taxa muy diversos (Ortega 1998).

El grupo de los Tordos (Icterinae) posee distribución americana (Ortega 1998) y abarca a 5 especies parásitas, todas incluidas dentro del género *Molothrus* (Lanyon 1992). Estas especies varían en el número de hospedadores que utilizan. *M. ater* y *M. bonariensis* son especies sumamente generalistas que parasitan a más de 200 hospedadores.

Las hembras parásitas buscan los nidos a través de la observación del comportamiento de sus hospedadores, aunque también pueden hacerlo

moviéndose a través de la vegetación, o espantando a los hospedadores de sus nidos (Norman y Robertson 1975, Wiley 1988, Strausberger 1998). Los huevos de este grupo de aves no son miméticos con los de sus hospedadores (Rothstein y Robinson 1998). Los pichones parásitos comparten el nido con los pichones del hospedador, pero poseen ciertas características como ser un comportamiento de pedido de alimento intenso (Redondo 1993, Lichtenstein y Sealy 1998, Dearbon y Lichtenstein 2002) y un rápido desarrollo (Wiley 1986, Kattan 1996), que les ayuda a competir por el alimento con los demás pichones del nido (Rothstein 1990)

## **2.2. Depredación de nidos**

La depredación suele ser el factor principal del fracaso de los nidos debido a la pérdida directa por el consumo de huevos o pichones que realizan los depredadores (Martin 1993, Schmidt y Ostfeld 2003, Borgmann et al. 2013, Crombie et al. 2018). En consecuencia, ejerce una gran presión de selección sobre diversos rasgos de la historia de vida de las especies (Martin y Briskie 2009). En paseriformes que construyen nidos abiertos, son necesarios varios intentos de nidificación para lograr uno exitoso (Ricklefs 1969). Además, los depredadores pueden afectar el éxito reproductivo de forma indirecta, ya que las parejas que perciben un mayor riesgo de depredación pueden disminuir su tamaño de nidada, reducir el tiempo que pasan incubando, que se refleja en un menor éxito de eclosión y presentar una menor tasa de supervivencia de pichones asociada a una disminución en la tasa de alimentación de los padres (Martin 2011, Zanette et al. 2011).

## **SISTEMA DE ESTUDIO**

### **3.1. La Calandria Grande (*Mimus saturninus*)**

Esta especie pertenece a la familia Mimidae y es la especie más grande en su género, alcanzando los adultos un peso de 75 g (Sackmann y Rebores 2003, Fiorini 2007, Tuero 2010). Su plumaje es gris-pardusco en el dorso con un leve estriado (Figura 1). Sus alas son negras y poseen filetes blancos en las cubiertas. La cola también es negra, larga, semierecta, con vaxilo externo y ancho ápice de timoneras (salvo las centrales) blanco. Posee una conspicua ceja y ventral blancuzcos (Narosky y Yzurieta 1993). Su distribución es neotropical y abarca el este de América del Sur, desde las sabanas dispersas al norte de la cuenca baja del Río Amazonas hasta la latitud 40° S entre las llanuras pampeanas y el norte de Patagonia en Argentina (Fraga 1985).



**Figura 1. Adulto de Calandria Grande (*Mimus saturninus*); la especie modelo de estudio.**

Habita en ambientes semiabiertos incluyendo zonas intervenidas por el hombre para agricultura o ganadería (Fraga 1985) y es una especie frecuente en los talares de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. Construyen nidos abiertos en forma de taza con un diámetro de 20 - 25 cm, utilizando ramas pequeñas, yrevistiéndolo con barro o bosta y tapizándolo con hierbas o pasto y pelos de ganado (Fiorini et al. 2009). Suelen construir sus nidos en arbustos o árboles con follaje denso (Fiorini et al. 2009).

El inicio de la temporada reproductiva de la Calandria Grande comienza a mitad de septiembre y finaliza a mitad de enero (Fraga 1985). El tamaño de puesta varía entre 3 y 5 huevos (Fiorini y Reboreda 2006, Gloag et al. 2012), el tamaño promedio de los huevos es de 28.2 mm de largo por 20.3 mm de ancho (Hanley et al. 2019) y el periodo de incubación es de 13 a 15 días (Fiorini 2007). Los huevos poseen manchas marrones con un color de fondo verde- celeste (Hanley et al. 2019) (Figura 2). Esta especie es un hospedador frecuente del parásito de cría Tordo Renegrado (66%-89% de los nidos parasitados, con una intensidad de 2-3 huevos de Tordo por nido parasitado, Fiorini y Reboreda 2006, Gloag et al. 2012).





**Figura 2. Nido de Calandria Grande con tres huevos de Calandria Grande (verdosos con manchas amarronadas) y cuatro huevos de Tordo Renegrado (con fondo claro y distinta densidad de manchas)**

### **3.2. El parásito Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*)**

Miembro del género *Molothrus*, de la familia Icteridae, es un parásito de cría generalista (Ortega 1998). Se han identificado aproximadamente 270 especies hospedadoras de las cuales se sabe que al menos 97 crían con éxito a los pichones de Tordo Renegrado (Lowther 2018).

Este parásito de cría es dimórfico, tanto en tamaño como en coloración. El macho posee un plumaje negro iridiscente entre purpúreo y azul-verdoso y su peso es de aproximadamente 55 g. La hembra posee un plumaje marrón ceniciento, siendo más claro a lo largo del vientre y su peso aproximado es de 45 g (Mason 1987, Ortega 1998) (Figura 3).

a.

b.



**Figura 3. Hembra (a) y macho (b) de Tordo Renegrado (*Molothrus bonaeriensis*). Esta especie es parásita de cría obligada y utiliza como principal hospedador en el área de estudio a la Calandria Grande (*Mimus saturninus*).**

La temporada reproductiva del Tordo Renegrado comienza a finales de septiembre y termina a principios de febrero (Fraga 1985). Sus huevos poseen un alto polimorfismo en cuanto a la coloración de la cáscara, que puede ser totalmente blanca o poseer diferentes patrones de manchas que varían en su coloración (Hudson 1874, Friedmann 1929, Hanley et al. 2019). El tamaño aproximado de los huevos es de 22.6 x 18.5 mm (Hanley et al. 2019). El periodo de incubación suele ser más corto que el de sus hospedadores y puede variar entre 11 a 13 días (Cruz et al. 1990, Mermoz y Reboreda 1994, Massoni y Reboreda 1998). La eclosión temprana le brinda al pichón parásito una ventaja inicial de tamaño que lo beneficia en la competencia por alimento frente a los pichones del hospedador.

Los costos que produce el parasitismo del Tordo Renegrado sobre sus hospedadores son variados. Por un lado, cuando las hembras parásitas visitan los nidos, suelen punzar uno o más huevos del hospedador, que son retirados del nido por los adultos hospedadores, reduciendo el tamaño de la nidada (Lichtenstein 1998, Fiorini et al. 2014, Gloag et al. 2014). Además, este comportamiento de destrucción de huevos incrementa la frecuencia de abandono de los nidos por parte de los hospedadores (Massoni y Reboreda 1998, Astié y Reboreda 2006, Geoghegan 2019). Por otro lado, la hembra de Tordo Renegrado se yergue extendiendo sus patas durante la puesta haciendo que el huevo parásito golpee al huevo del hospedador desde cierta altura, lo cual en ocasiones provoca una abolladura del huevo del hospedador y afecta su probabilidad de eclosión (López et al. 2018, Ellison et al. 2019). Durante la etapa de pichones, la presencia del Tordo Renegrado, debido a la competencia por alimento, puede disminuir la tasa de crecimiento y la supervivencia de los

pichones del hospedador (Tuero et al. 2007, Fiorini et al. 2009, Gloag et al. 2012). Además, debido a la intensidad de los llamados de pedido de alimento que realizan los pichones de Tordo Renegrado, su presencia puede aumentar considerablemente la depredación de los nidos (Massoni y Reboresda 1998) (Figura 4).



**Figura 4. Nido de Calandria Grande con un pichón de Tordo Renegrado y otro de Calandria Grande, siendo depredado por una Culebra Ratonera (*Philodryas patagoniensis*).**

## OBJETIVOS GENERALES Y ESPECÍFICOS

Trabajos recientes han comenzado a analizar la intrincada red de variables que afecta el éxito reproductivo de distintas especies de aves (Crombie y Arcese 2018, Mwangi et al. 2018). Sin embargo, en el Neotrópico, y específicamente a nivel local, este tipo de estudios son aún sumamente escasos. Por lo tanto, el objetivo general de este trabajo es analizar la relación entre algunos factores ambientales y biológicos con el éxito reproductivo de una especie modelo, la Calandria Grande.

Los objetivos específicos son:

1. Investigar los efectos que poseen las condiciones meteorológicas predominantes y el parasitismo de cría sobre, sobre el éxito y fracaso de nidos de la Calandria Grande.
2. Analizar el efecto de las condiciones meteorológicas predominantes y el parasitismo de cría sobre la depredación y el abandono de los nidos de la Calandria Grande.
3. Determinar el efecto de las condiciones meteorológicas predominantes y el parasitismo de cría sobre la depredación de huevos y pichones de los nidos de la Calandria Grande.

## DATOS Y METODOLOGÍA

### Área de estudio

El área de estudio está ubicada en la Reserva Privada de Flora y Fauna Autóctona "El Destino" ubicada en el partido de Magdalena (35° 08' S, 57° 23' O), provincia de Buenos Aires, Argentina (Figura 5). Esta reserva cuenta con una superficie de 2400 hectáreas y forma parte de la Reserva de Biosfera Parque Costero del Sur (MAB-UNESCO), así como del Refugio de Vida Silvestre (ley provincial 12016/97, decreto 2846/97). El área de estudio es parte de la principal comunidad boscosa de la región - los talares - dominada por especies xéricas como talas (*Celtis ehrenbergiana*) y coronillos (*Scutia buxifolia*) (Arturi y Goya 2005). Los talares ocupan las áreas constituidas por depósitos calcáreos (conchilla) y forman cordones paralelos a la costa intercalados con zonas más bajas y anegables, cubiertas por pastizales (Fidalgo et al. 1973).

a.

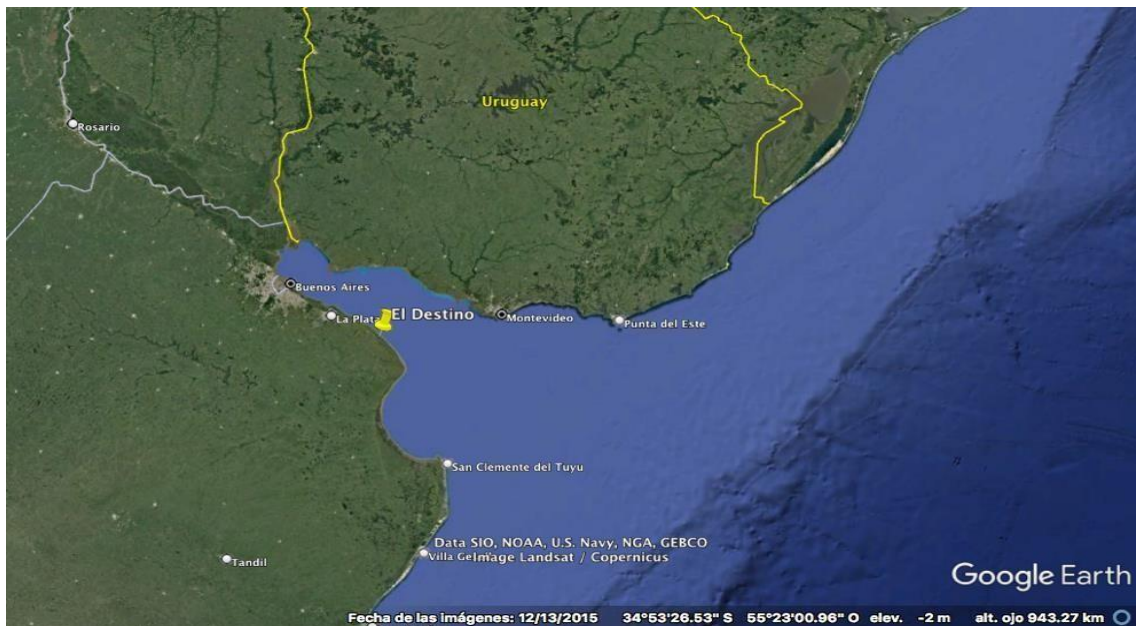


Figura 5. a) Ubicación de la Reserva El Destino en la costa del Río de la Plata, en la Provincia de Buenos Aires, Argentina.

b.

c.



**Figura 5.b) Imagen aérea de la zona de estudio. c) Ambiente de pastizal con Talar, utilizado por la Calandria Grande para nidificar.**

### Información Utilizada y Adecuación de base de datos.

La base de datos general constó de 659 nidos, correspondientes a 40 territorios de Calandria Grande, ubicados en un área de 190 hectáreas, de las temporadas reproductivas 2010 al 2013. La búsqueda de los nidos y su registro diario se realizó desde septiembre a enero, que es el periodo reproductivo del hospedador y del parásito.

Los datos de cada nido fueron volcados en una planilla en la que se adiciona la información de distintas variables (Figura 6), con el objeto de analizar cómo los distintos factores se relacionaron con el éxito de los nidos. Algunas variables corresponden a datos biológicos de la pareja (i.e. fecha de inicio del nido, destino del nido, etc.), otras a variables ambientales (temperatura y precipitación) y a la presencia o no de parasitismo. A continuación se describen las variables utilizadas:

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L
1	Temporada	nido	Inicio nido	Día Juliano	Fin nido	Parasitismo	Fecha eclosion	Fecha volantoneo	Destino Nido	T max nido	T min nido	PP nido
2	2012	MS 21/1	18/10/12	291	7/11/12	1	2/11/12		predado	28,2	7,6	133
3	2012	MS 18/4	7/12/12	341	28/12/12	1	25/12/12		predado	34,7	13	143
4	2012	MS 28/4	5/12/12	339	25/12/12	0	20/12/12		predado	32	13	159
5	2012	MS 31/2	14/11/12	318	9/12/12	0	1/12/12		predado	32,5	8,6	64
6	2012	MS 19/1	15/10/12	288	19/10/12	1			abandonado	21	10	60
7	2012	MS 17/2	23/10/12	296	28/10/12	1			abandonado	26,2	7,6	44
8	2012	MS 17/3	3/11/12	307	5/11/12	0			abandonado	30,5	15	0
9	2012	MS 30/1	3/11/12	307	30/11/12	1	20/11/12	30/11/12	exitoso	32,8	8,6	59
10	2012	MS 42/2	10/11/12	314	7/12/12	0	26/11/12	7/12/12	exitoso	32,5	8,6	64

**Figura 6. Modelo de planilla utilizada para el análisis de los datos.**

### **a) Variable respuesta:**

**1) Destino del nido.** Esta variable fue utilizada como variable respuesta en los análisis. Se clasificó en:

- a) **exitoso** cuando al menos un pichón dejaba el nido exitosamente (volantoneaba),
- b) **fracasado** cuando ningún pichón dejaba el nido exitosamente. Dentro de esta categoría se diferenció cuando el nido era:
  - c) **abandonado** cuando los huevos aparecían fríos y/o punzados o los pichones muertos en el nido,
  - d) **depredado** cuando el contenido completo del nido desaparecía entre dos visitas consecutivas, antes de la fecha de volantoneo, lo cual puede ocurrir tanto en estadio de huevos como de pichones.

### **b) Variables biológicas del nido**

- 1) la fecha de eclosión del primer huevo del hospedador. En aquellos nidos donde no se contaba con la fecha exacta de eclosión, se la estimó sumando catorce días (13 días de incubación más un día adicional debido a que las calandrias comienzan la incubación luego con la puesta del anteúltimo huevo). Si no se contaba tampoco con la fecha de puesta del huevo, la fecha de eclosión se estimó a partir del peso de los pichones que permite determinar su edad aproximada y en consecuencia el día en que nacieron.
- 2) la fecha de volantoneo: fecha en la que al menos un pichón del nido llega a los 10 días de edad. Esta fecha se utiliza como estimación de la fecha de volantoneo, ya que, debido a que los 10 días los pichones están totalmente emplumados, visitas posteriores al nido pueden promover un abandono precoz del nido.
- 3) En los nidos que fracasaron, se colocó la fecha de fracaso y la causa posible (depredación o abandono del nido).

### **c) Variable estimadora del parasitismo de cría**

- 1) Parasitismo de cría: se determinó que el nido había sido parasitado si al menos un huevo de Tordo Renegrado era registrado en el mismo. Si no, el valor de parasitismo es cero.

#### **d) Variables ambientales**

Utilizamos los datos de la temperatura máxima, temperatura mínima (°C) y precipitación acumulada en 24 horas (mm) correspondientes a la estación meteorológica de Punta Indio Base Aeronaval, ubicada en 35.21.09 S, 57.19.21 O, a 20.3 km de distancia del área de estudio hacia el noroeste. Los datos han sido provistos por el Servicio Meteorológico Nacional de la Argentina. El periodo de los datos disponibles corresponde a los meses del relevamiento de los nidos entre los años 2010 y 2013. No se poseen datos faltantes en la muestra durante el período estudiado. Esta estación meteorológica se caracteriza por ser una estación de superficie, que toma datos de diferentes parámetros meteorológicos tales como: temperatura, humedad, presión atmosférica, viento, ocurrencia de fenómenos meteorológicos, tipo y cantidad de nubosidad, entre otras variables en forma horaria.

En función de esta información, se calcularon las siguientes variables representativas de la historia de cada nido:

- 1) Temperatura máxima nido (Tmax nido): el valor máximo de la temperatura máxima registrada durante el periodo en el que el nido estuvo activo, comprendido entre el día de puesta del primer huevo hasta que los pichones llegaban a la edad de 10 días de edad, o el nido fracasaba.
- 2) Temperatura mínima nido (Tmin nido): el valor mínimo de la temperatura mínima registrada en el periodo en que el nido estuvo activo.
- 3) Precipitaciones nido (PP nido): precipitación acumulada durante el periodo en que el nido estuvo activo.

#### **e) Variables temporales**

Para considerar posibles variaciones de tiempo y estacionalidad se tuvieron en cuenta las siguientes variables:

- 1) Temporada: periodo reproductivo que va de septiembre a enero al que corresponde el nido (2010-2011, 2011-2012, 2012-2013, 2013-2014). Para simplificar la nomenclatura en algunas partes de la tesis simplemente se las llama 2010, 2011, 2012 y 2013.
- 2) Día juliano: días transcurridos entre el 1° de enero de cada temporada y la fecha de inicio del nido (puesta del primer huevo).



### 3. ANÁLISIS DE LA INFORMACIÓN

#### 3.1. Análisis descriptivos

Para describir la variación de las variables meteorológicas durante las temporadas reproductivas se realizaron histogramas normalizados de la precipitación acumulada en 24 horas (PP diaria), la Temperatura máxima (Tmax diaria) y la Temperatura mínima (Tmin diaria) para cada día de la temporada reproductiva analizada. Se calcularon para las temperaturas mínimas y máximas, las medias  $\pm$  Errores Estándar de toda la temporada (15 de septiembre al 15 de enero) y para periodos mensuales dentro de cada temporada. Para la precipitación se calcularon los valores acumulados mensuales y por temporada, como la sumatorias de las precipitaciones diarias para cada periodo.

#### 3.2 Análisis estadísticos del destino del nido

Se analizó la relación entre las variables ambientales, el parasitismo de cría y las variables temporales con el destino de los nidos (abandonado, depredado, exitoso). Los análisis consideraron la duración total del nido, salvo uno, en el que se separó la duración en etapa huevos y pichones.

Se determinaron diversas evaluaciones:

- 1) si el **éxito o fracaso** del nido se relacionan con las variables ambientales, el año, el día juliano y el parasitismo.
  
- 2) si el **éxito o el abandono** del nido se relacionan con las variables ambientales, el año, el día juliano, y el parasitismo.
  
- 3) si el **éxito o la depredación** del nido se relacionan con las variables ambientales, el año, el día juliano y el parasitismo
  
- 4) si el **abandono o la depredación** del nido se relacionan con las variables ambientales, el año, el día juliano y el parasitismo.

- 5) si la **depredación de nidos en etapa de huevos o de pichones** se relacionan con las variables ambientales, el año, el día juliano y el parasitismo.

Los datos fueron analizados a través de modelos lineales generalizados (GLMs), utilizando el lenguaje R versión 3.6.1 (R Development Core Team, 2013), utilizando al RStudio como interfase (RStudio Team 2020). Debido a que la variable respuesta toma en todos los análisis dos valores, se utilizaron modelos con distribución Binomial, con función de enlace logit (Crawley 2007). Para evaluar la significancia de las variables predictoras se utilizó el método de Prueba de Hipótesis con un procedimiento de eliminación hacia atrás, removiendo del modelo los términos no significativos en orden decreciente de significancia (Crawley 2007). El valor de significancia fue de  $P < 0.05$  y los P valores de los análisis estadísticos se ajustaron por la cantidad de comparaciones múltiples (tres) en los análisis de éxito vs abandono, éxito vs depredación y abandono vs depredación.

Para determinar si la proporción de nidos exitosos vario entre las temporadas reproductivas comprendidas entre los periodos 2010 al 2013 se utilizo el metodo de Tukey para comparaciones multiples (Sokal y Rohlf 1999).

## RESULTADOS

### RESULTADOS DESCRIPTIVOS

#### 1.1. Variables ambientales por temporada

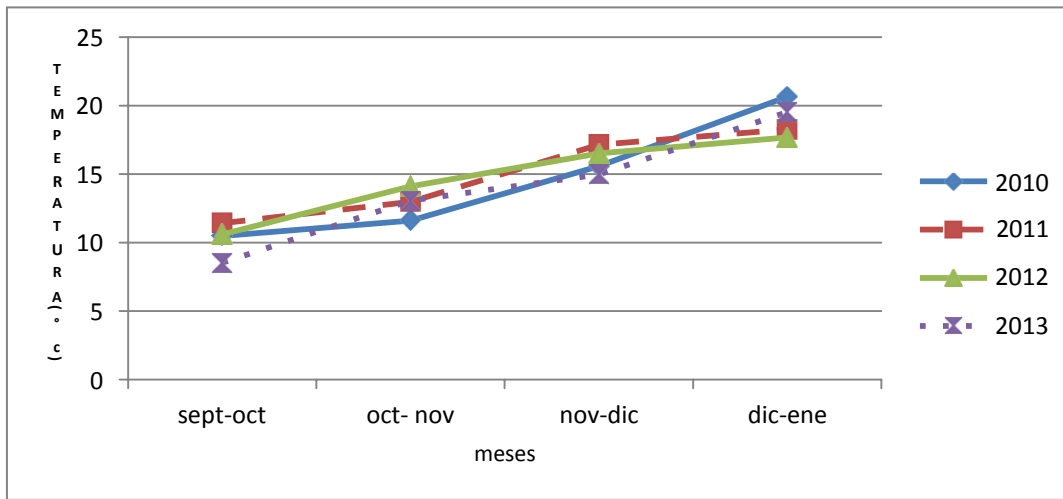
En la Tabla 1 se observa que no hubo grandes diferencias entre las medias de las temperaturas máximas diarias entre las temporadas 2010, 2012 y 2013, mientras que el año 2011 presentó el menor valor entre las cuatro temporadas analizadas. Respecto a la media de las temperaturas mínimas diarias, el 2013 presentó el mínimo valor, y 2010 el máximo, mientras 2011 y 2012 no presentaron grandes diferencias.

**Tabla 1. Para cada temporada reproductiva de la Calandria Grande (15 septiembre-15 enero) se presentan las medias de las temperaturas máxima y mínima diarias.**

Temporada	2010	2011	2012	2013
media Tmax diaria (°C)	30.5	27.2	30.6	31.6
media Tmin diaria (°C)	12.2	11.3	11.1	10.9

#### Temperatura mínima

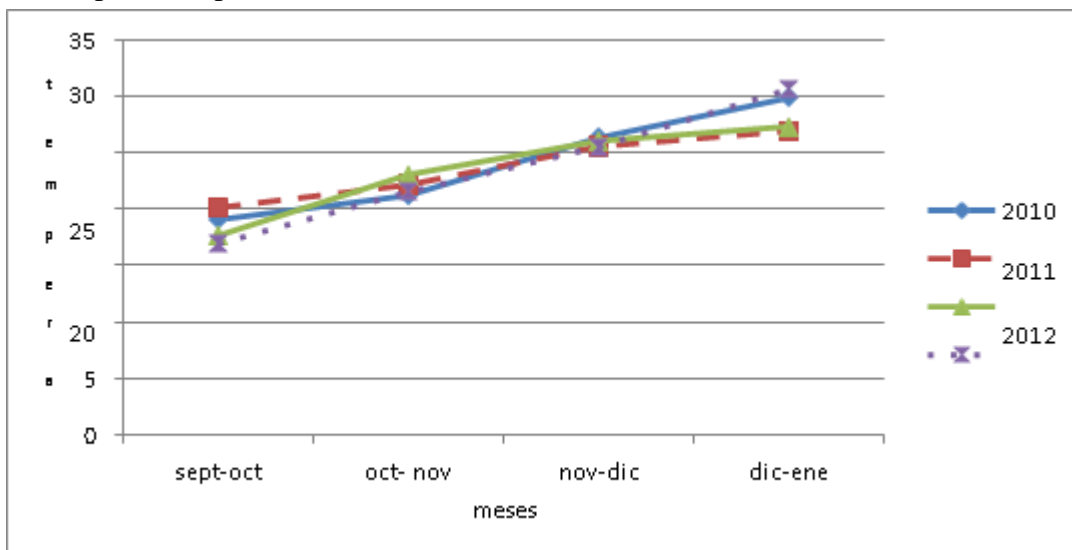
La Figura 7 muestra el valor medio de la temperatura mínima a lo largo de los meses de estudio separado por temporadas. Dada la presencia del ciclo anual de la temperatura y su correspondiente aumento desde la primavera al verano, se observó un incremento de la media mensual de las temperaturas mínimas (septiembre a enero) en cada una de las temporadas reproductivas. La temporada reproductiva del año 2013 registró la menor media mensual de la temperatura mínima (8.5°C) al inicio de la temporada reproductiva, mientras que la temporada 2010 presentó la mayor media mensual de temperatura mínima (20.6 °C) durante el último mes de la temporada.



**Figura 7. Medías mensuales de las temperaturas mínimas de cada temporada reproductiva (15 de setiembre - 15 de enero).**

### Temperatura máxima

Así como se mostró el comportamiento de las temperaturas mínimas inmersa en el ciclo anual de la temperatura, la media mensual de las temperaturas máximas de las temporadas estudiadas aumentaron progresivamente con el paso de los meses (Figura 8). Durante la temporada 2013, se obtuvo la menor media mensual de la temperatura máxima al inicio de la temporada reproductiva registrada (16.9°C) así como el valor máximo de la media mensual de la temperatura máxima (30.6 °C) al final de la temporada reproductiva



**Figura 8. Medias mensuales de las temperaturas máximas para cada temporada reproductiva (15 de setiembre - 15 de enero).**

## Precipitaciones

En la Tabla 2 se observan las precipitaciones acumuladas mensuales las cuales mostraron grandes variaciones entre temporadas. Entre las temporadas 2010 y 2013 los valores de precipitaciones acumuladas mensuales fueron menores. La temporada 2010 fue la de menores precipitaciones acumuladas y la del 2012 la de mayores precipitaciones. En la temporada 2011 se registró el mayor pico de precipitaciones acumuladas mensuales (Tabla 2). La temporada 2012 presentó los valores más altos de precipitaciones acumuladas para los primeros dos meses (Tabla 2).

	15sept- 15oct	16oct-15nov	16nov-15dic	16dic-15ene	Total
2010	62	58	31	67	218
2011	78	31	258	55	422
2012	165	152	115	107	539
2013	113	75	80	41	309

**Tabla 2. Precipitaciones acumuladas mensuales y totales (mm) en cada temporada reproductiva (2010 – 2013)**

### 1.2) Variables ambientales calculadas durante el periodo que el nido estuvo activo.

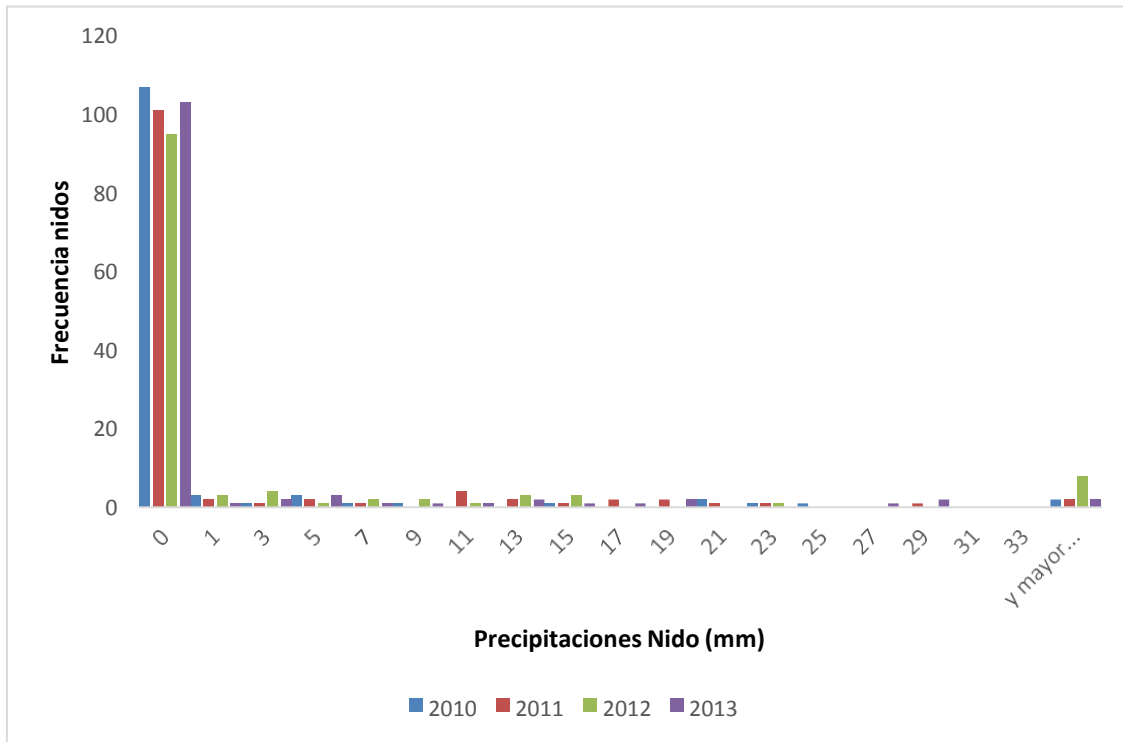
#### Histogramas de variables ambientales

De los 659 nidos encontrados durante las cuatro temporadas reproductivas, 137 corresponden a la temporada 2010, 221 a la 2011, 177 a la 2012 y 124 a la 2013. Para determinar la distribución de nidos que presentaron distintos rangos de temperaturas y precipitaciones, se realizaron los histogramas de estas variables comparando las cuatro temporadas reproductivas (2010 a 2013).

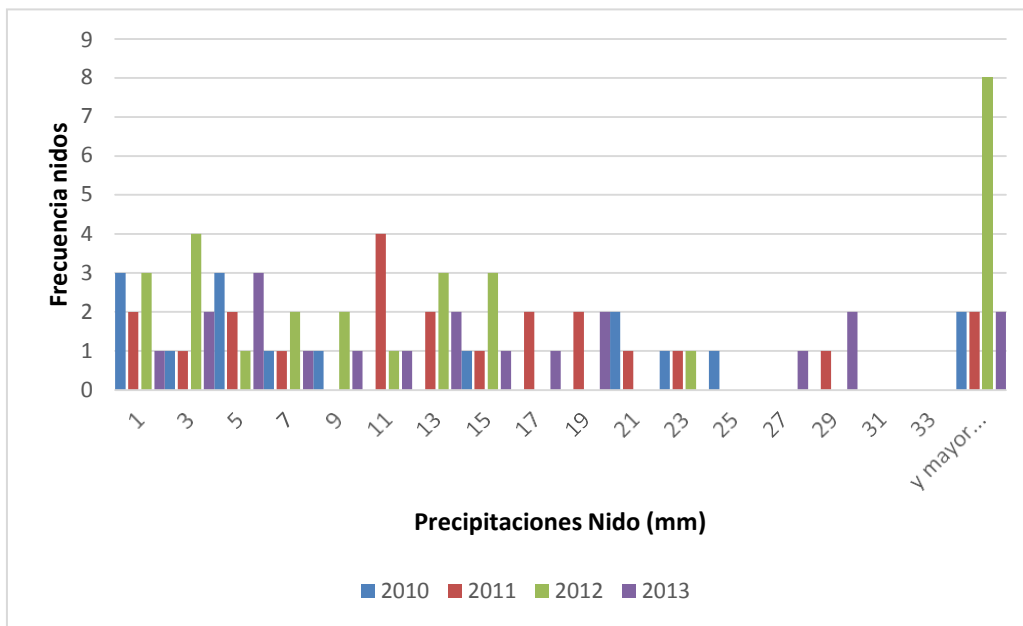
#### Precipitaciones por nido

En la Figura 9 se observan los histogramas de la cantidad de nidos que recibieron diferente cantidad de precipitaciones durante el periodo que estuvieron activos (PP nido), para las 4 temporadas (2010 a 2013). En la Figura

9.a se observa e rango completo de PP nido, de 0 a más de 33 mm. Observamos que en todas las temporadas, la mayoría de los nidos no recibió precipitaciones mientras estuvo activo. En la Figura 9.b. se observa en más detalle la frecuencia de nidos que tuvieron más de 0.1 mm de precipitaciones. La temporada 2012 tuvo 8 nidos que recibieron más de 33 mm.



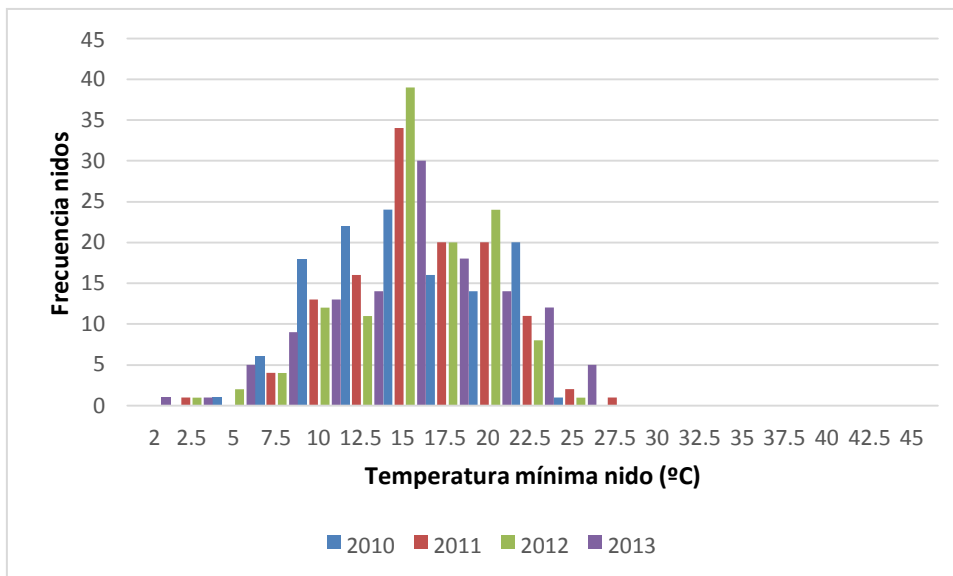
**Figura 9.a. Histograma de frecuencia de nidos que recibieron distinta cantidad de precipitaciones mientras que estuvieron activos (PP nido).**



**Figura 9. b. Histograma de frecuencia de nidos que recibieron al menos 0.1mm de precipitaciones mientras estuvieron activos (PP nido).**

### Temperatura mínima del nido

En la Figura 10 se observa el histograma de la cantidad de nidos con distintas temperaturas mínimas (Tmin nido), para las 4 temporadas (2010 a 2013). Observamos que en todas las temporadas, la temperatura mínima más frecuente rondó los 15 °C.



**Figura 10. Histograma de frecuencia de nidos para distintas temperaturas mínimas de nido (T min nido).**

## Temperatura máxima del nido

En la Figura 11 se observa el histograma de la cantidad de nidos con distintas temperaturas máximas ( $T_{\max}$  nido), para las 4 temporadas (2010 a 2013). Observamos variaciones entre temporadas en las  $T_{\max}$  nido más frecuentes, siendo la temporada 2011 la que presentó la mayor proporción de nidos con una temperatura máxima más alta, de alrededor de  $25^{\circ}\text{C}$  y la temporada 2010 la que mostró una mayor proporción de nidos con una temperatura máxima más baja, de alrededor de  $20^{\circ}\text{C}$ .

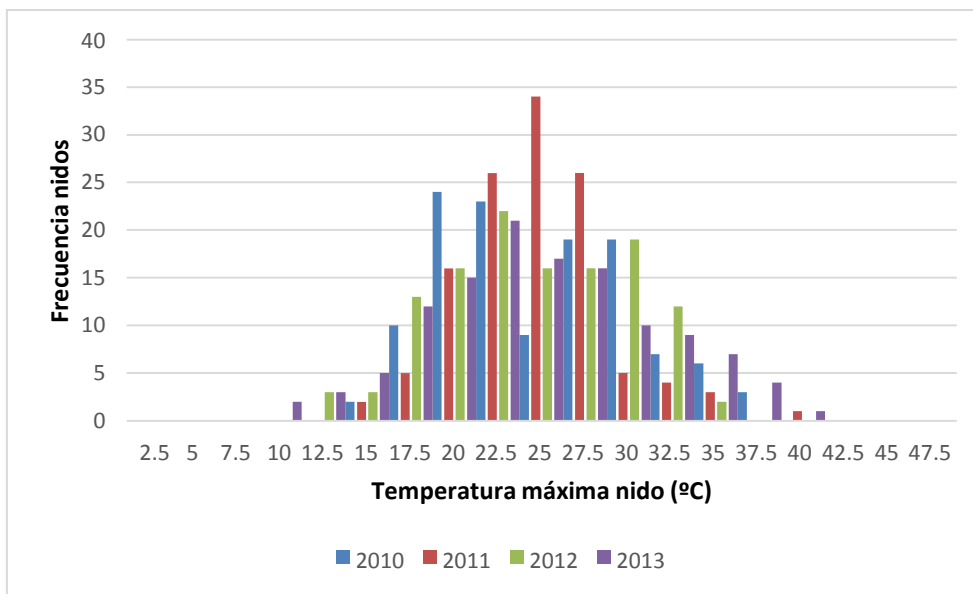


Figura 11. Histograma de frecuencia de nidos para distintas temperaturas máxima de nido ( $T_{\max}$  nido).



## 2. BIOLOGÍA REPRODUCTIVA

### Tamaño de nidada

De la totalidad de 659 nidos encontrados durante las temporadas reproductivas 2010 a 2013, 323 fueron encontrados durante la construcción, 170 durante la puesta de huevos, 96 durante la incubación y 30 en estadio de pichones. Para los análisis relacionados con el destino del nido se seleccionaron 320 nidos (48 exitosos, 80 depredados y 192 abandonados) de los cuales se tenía certeza de las fechas de inicio y fin y se sabía si el nido había sido o no parasitado.

Solo 20 nidos de los encontrados en construcción o puesta llegaron a la etapa de incubación y no fueron parasitados. En estos nidos, el tamaño de la nidada de Calandria Grande fue de  $2.95 \pm 0.18$  huevos.

### Frecuencia e intensidad de parasitismo del Tordo Renegrado

En los nidos encontrados en construcción o puesta, de los cuales se tenía certeza de si habían sido o no parasitados y con cuántos huevos de tordo (N=288 nidos), la frecuencia de parasitismo promedio fue de 65.4 % y la intensidad de parasitismo promedio fue de  $2.37 \pm 0.09$  huevos por nido parasitado. En la Tabla 3 pueden observarse las variaciones entre temporadas.

Temporada	Frecuencia Parasitismo	Intensidad Parasitismo	N (nidos)
2010	74.5 %	2.7	79
2011	67.7 %	2.1	109
2012	68.9 %	2.5	75
2013	50.4 %	2.1	25

**Tabla 3. Frecuencia (porcentaje de nidos parasitados) e Intensidad (promedio de huevos de Tordo Renegrado por nido parasitado) de las cuatro temporadas reproductivas.**

## **Relación entre variables ambientales y destino del nido**

### **1) Éxito vs fracaso**

De los 320 nidos, 48 (15.0 %) fueron exitosos y 272 (85.0%) fracasaron.

Se construyó un modelo lineal generalizado (GLM) donde se determinó si el éxito (1) o fracaso (0) del nido se relacionaba con diferentes variables predictoras: el parasitismo de cría, el día de inicio de puesta del nido (día juliano), la temperatura máxima y mínima del nido, la suma de las precipitaciones del nido y la temporada reproductiva.

Los valores más altos de Temperatura máxima y más bajos de Temperatura mínima se relacionaron con una mayor probabilidad de éxito del nido (Tabla 4, Figura 12.a y b). El aumento de las precipitaciones durante los días que el nido estuvo activo también se relacionó positivamente con la probabilidad de éxito del nido (Tabla 4, Figura 12.c.). Se observó una relación negativa entre el avance de la temporada (día juliano) y el éxito de los nidos (Tabla 4, Figura 12.d).

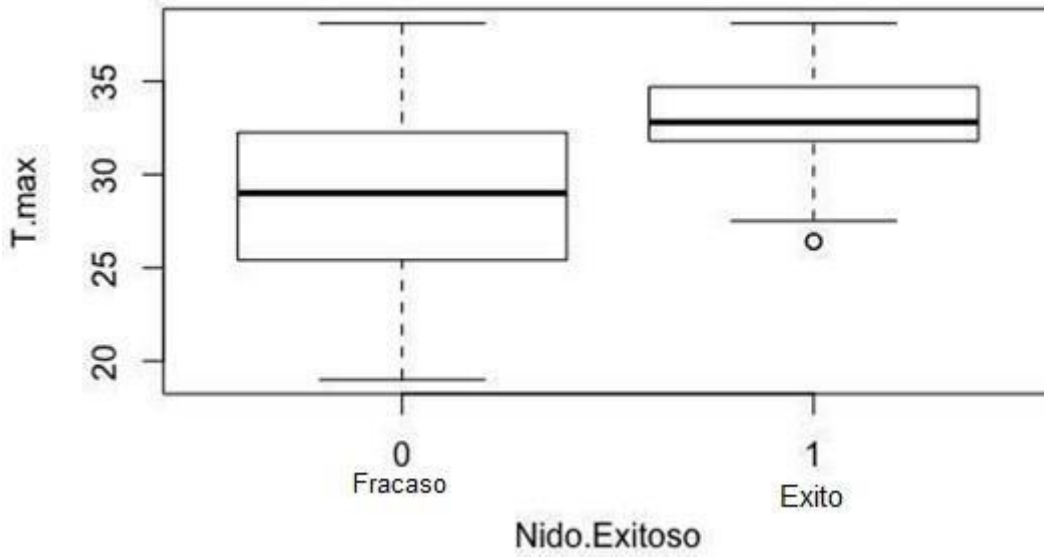
Al realizar las comparaciones múltiples con los contrastes de Tukey entre temporadas reproductivas, se observó que el éxito de los nidos varió entre la temporada 2013 y las temporadas 2010 ( $P = 0.004$ ) y 2011 ( $P = 0.03$ ) (Figura 12.e.). No se encontraron diferencias en el éxito de los nidos entre las otras temporadas.

El parasitismo de cría no se relacionó significativamente con el éxito de los nidos.

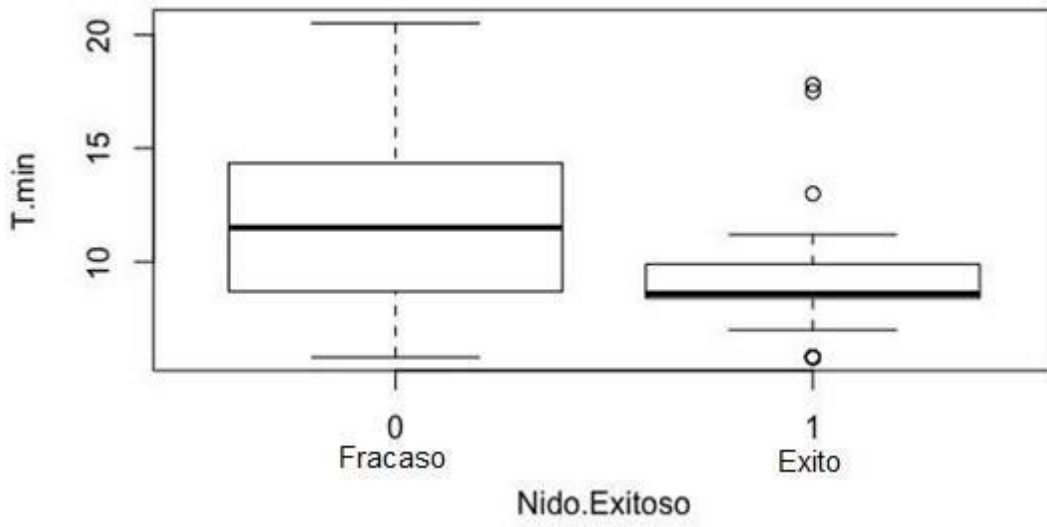
Variable	Estimador	ES	Z	P
Intercepto	1.22	4.03	0.30	0.76
Temporada 2011	-0.05	0.78	-0.6	0.95
Temporada 2012	-1.08	0.58	-1.88	0.06
Temporada 2013	-3.53	1.05	-3.35	0.0008
Día Juliano	-0.09	0.02	-4.23	<0.0001
T max nido	0.97	0.18	5.30	<0.0001
T min nido	-0.38	-0.11	-3.40	0.001
PP nido	0.01	0.004	2.25	0.02
Parasitismo	0.43	1.14	0.37	0.71

**Tabla 4. Estimadores, errores estándar (ES), estadísticos (Z) y valores de significación (P) para de las distintas variables predictoras del modelo lineal generalizado del éxito de los nidos.**

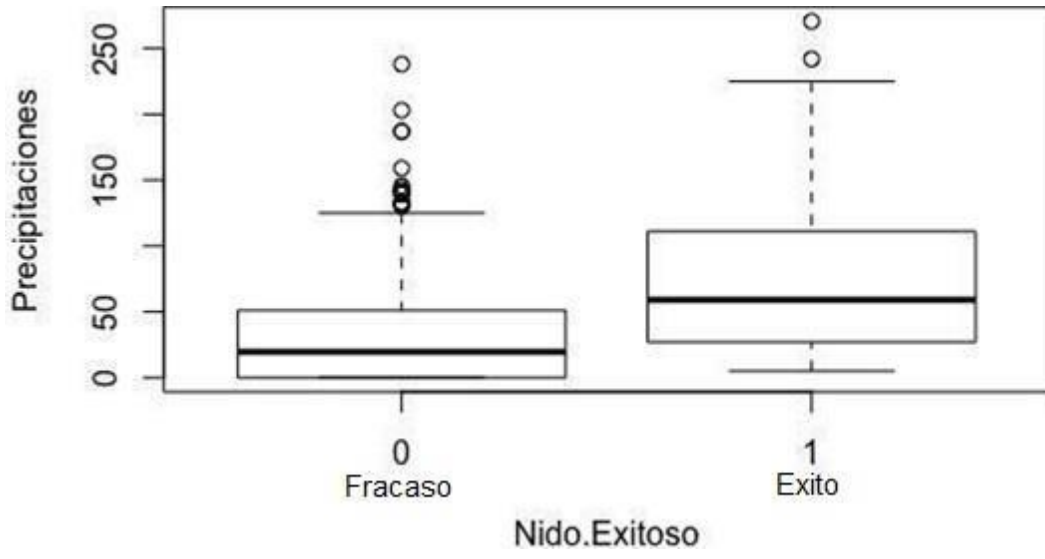
a.



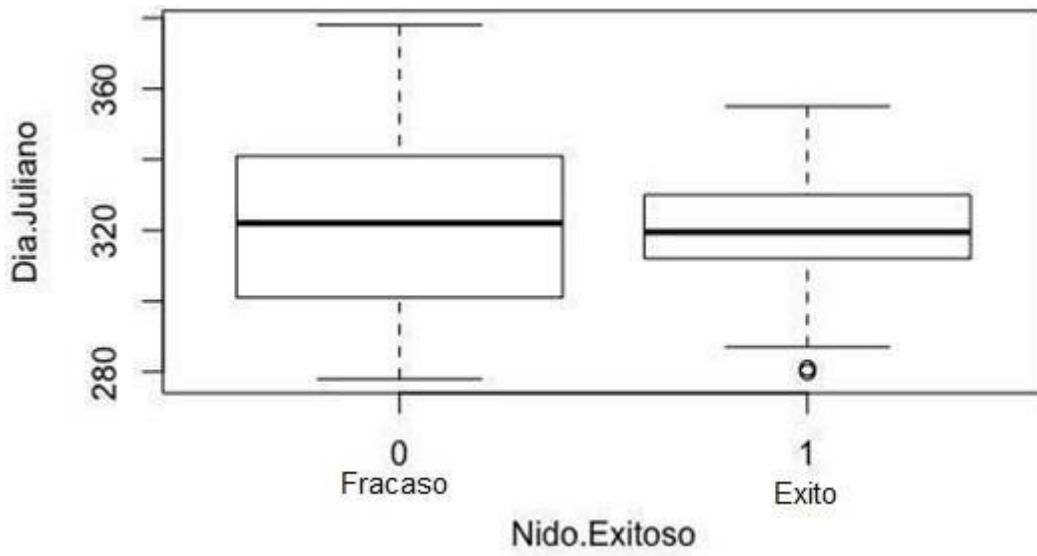
b.



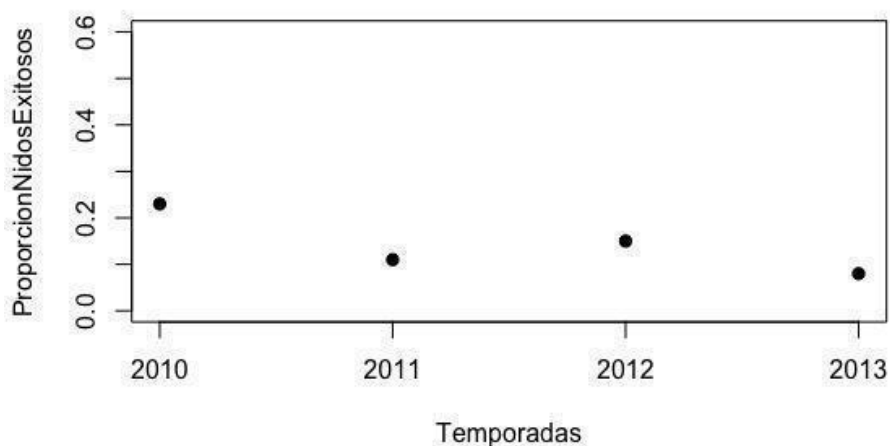
c.



d.



e.



**Figura 12. (a-d) Box-plots de variables que resultaron significativas en el análisis del éxito (1) y fracaso (0) de los nidos de Calandria Grande. La línea del medio de la caja representa la mediana, la parte superior de la caja representa el tercer cuartil, mientras que la parte inferior representa el primer cuartil. Las líneas superior e inferior luego de los guiones indican el mínimo y el máximo, respectivamente. Los círculos por debajo o por arriba de estas líneas representan los valores extremos. (e) Proporción de nidos exitosos de cada temporada.**

## 2) Abandono vs depredación

Para este análisis se utilizaron los 272 nidos que fracasaron, de los cuales 192 (70.6%) fueron abandonados y 80 (29.4%) depredados.

Al analizar la relación entre las variables predictoras con las causas de fracaso de los nidos que son el Abandono (0) y la Depredación (1) se encontró que a medida que avanza la temporada (día juliano) disminuyó la depredación y aumentó el abandono de los nidos (Tabla 5, Figura 13). Respecto a las variables ambientales, la temperatura máxima se relacionó positivamente con la depredación y negativamente con el abandono mientras que la temperatura mínima se relacionó negativamente con la depredación y positivamente con el abandono (Tabla 5, Figura 13).

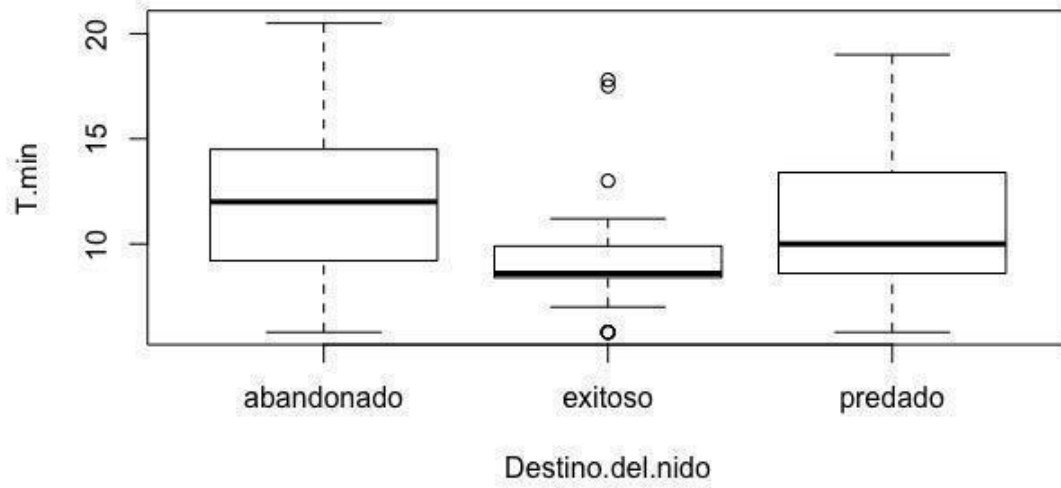
Las precipitaciones totales y el parasitismo de cría no se relacionaron con la depredación y el abandono de los nidos. Tampoco hubo diferencias entre

temporadas en relación a la depredación de nidos (contrastes de Tukey > 0.05).

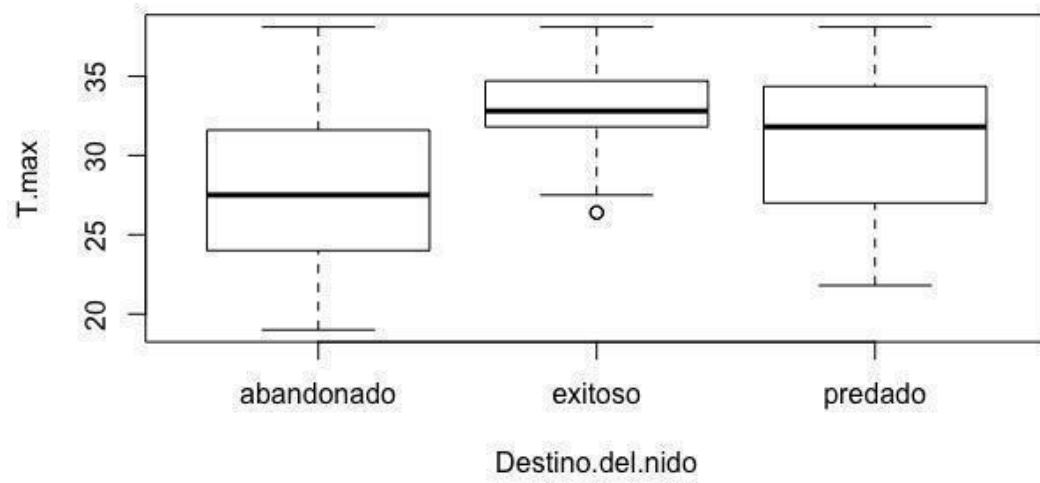
Variable	Estimador	SE	Z	P
Intercepto	-0.17	2.09	-0.08	2.82
Temporada 2011	-0.06	0.44	-0.14	2.67
Temporada 2012	0.09	0.43	0.23	2.46
Temporada 2013	0.17	0.59	0.28	2.31
Día Juliano	-0.02	0.009	-2.56	0.03
T max nido	0.29	0.05	5.51	<0.0003
T min nido	-0.11	0.04	-2.44	0.03
PP nido	0.006	0.004	1.73	0.24
Parasitismo	-0.63	0.42	-1.48	0.42

**Tabla 5. Estimadores, errores estándar (SE), estadísticos (Z) y valores de significación (P) para de las distintas variables predictoras del modelo lineal generalizado de la Depredación (1) y el Abandono de los nidos (0).**

a.

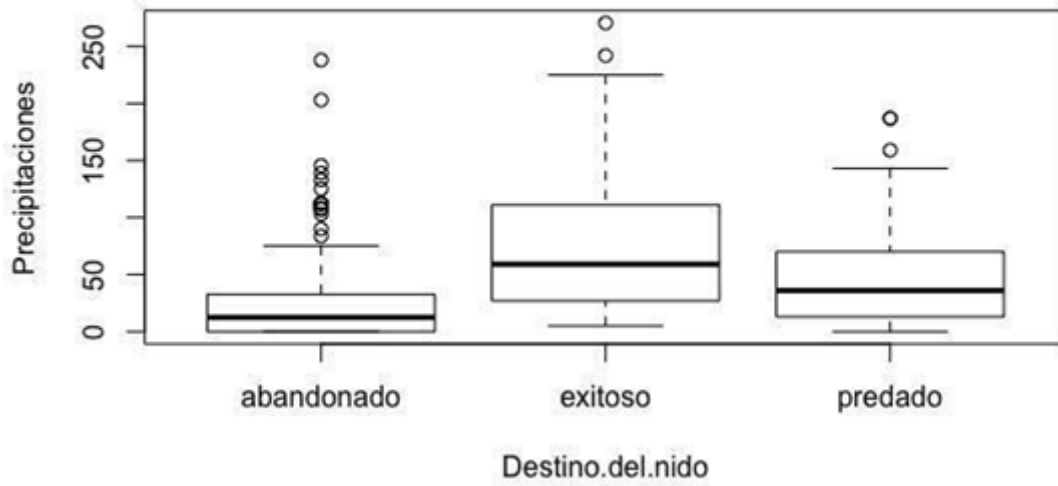


b.





c.



d.

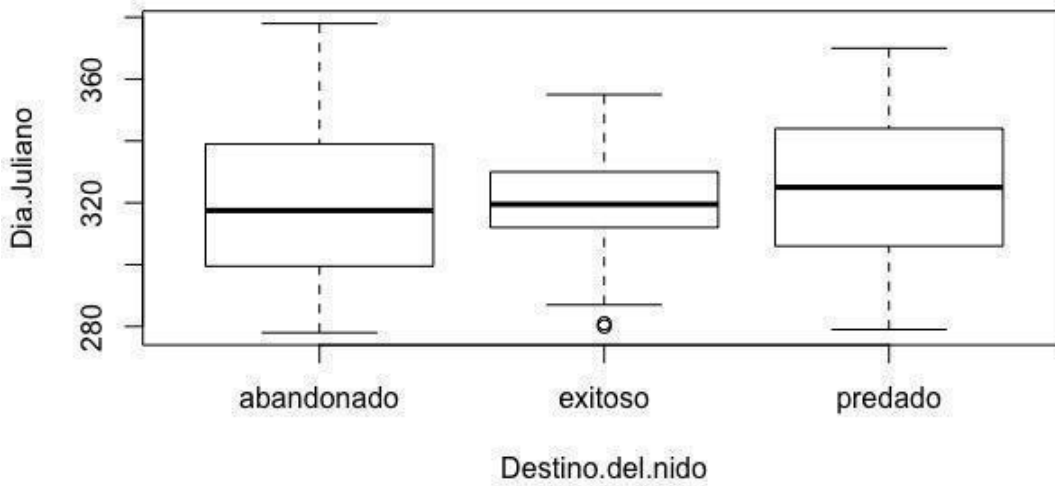


Figura 13 (a-d). Box-plots de variables climáticas y del día juliano para el análisis del éxito, abandono y depredación de nidos de Calandria Grande

### 3) Abandono vs éxito

Para este análisis se utilizaron 240 nidos, de los cuales 192 (80.0%) fueron abandonados y 48 (20.0%) exitosos.

Cuando se analizó la relación entre las variables predictoras con el Abandono del nido (0) y el éxito (1) se encontró que la temperatura mínima se relacionó negativamente con el éxito y positivamente con el abandono, mientras que la temperatura máxima y el avance de la temporada reproductiva (día juliano) se relacionaron negativamente con el abandono y positivamente con el éxito de los nidos (Tabla 6, Figura 13). La temporada 2013 se diferenció del resto de las temporadas (contrastes de Tukey, 2013-2010,  $P=0.007$ , 2013-2011,  $P=0.01$ , 2013-2012,  $P=0.02$ ). Ni el parasitismo ni las precipitaciones se relacionaron con el abandono y éxito del nido.

Variable	Estimador	ES	Z	P
Intercepto	-0.62	5.09	-0.12	2.7
Temporada 2011	0.21	0.89	0.24	2.43
Temporada 2012	-1.33	0.81	-1.63	0.3
Temporada 2013	-5.07	1.62	-3.13	0.006
Día Juliano	0.08	0.02	3.27	0.003
T max nido	1.50	0.29	5.12	<0.0003
T min nido	-0.62	0.15	-3.95	<0.0003
PP nido	0.01	0.01	1.53	0.36
Parasitismo	0.44	1.33	1.33	2.22

**Tabla 6. Estimadores, errores estándar (SE), estadísticos (Z) y valores de significación (P) para de las distintas variables predictoras del modelo lineal generalizado del Abandono (0) y el Éxito (1) de los nidos.**

#### 4) Éxito vs. Depredación

Se utilizaron 128 nidos para este análisis, de los cuales 48 (37.5%) fueron exitosos y 80 (62.5%) depredados.

Al analizar la relación entre las variables predictoras con el éxito (0) o la depredación (1) de los nidos se encontró que el avance de la temporada (día juliano), y mayores valores de temperatura mínima se relacionaron positivamente con la depredación (Tabla 7, Figura 13). Además, los valores más altos de temperatura máxima y mayores precipitaciones se relacionaron positivamente con el éxito de los nidos, aunque para el caso de las precipitaciones la relación fue marginal. La temporada 2013 se diferenció de la temporada 2010 (contrastes de Tukey,  $P=0.01$ )

Variabes	Estimador	ES	Z	P
Intercepto	-2.59	4.47	-0.58	1.68
Temporada 2011	0.006	0.89	0.007	2.97
Temporada 2012	1.05	0.64	1.64	0.3
Temporada 2013	3.25	1.10	2.96	0.009
Día Juliano	0.08	0.03	3.23	<0.003
T max	-0.86	0.22	-3.99	<0.0003
T min	0.32	0.12	2.70	0.021
Pp	-0.01	0.005	-2.24	0.09
Parasitismo	-0.35	1.20	-0.29	2.31

**Tabla 7. Estimadores, errores estándar (SE), estadísticos (Z) y valores de significación (P) para de las distintas variables predictoras del modelo lineal generalizado del Éxito (0) y el Predación (1) de los nidos.**

## 5) Depredación en huevos vs depredación en pichones

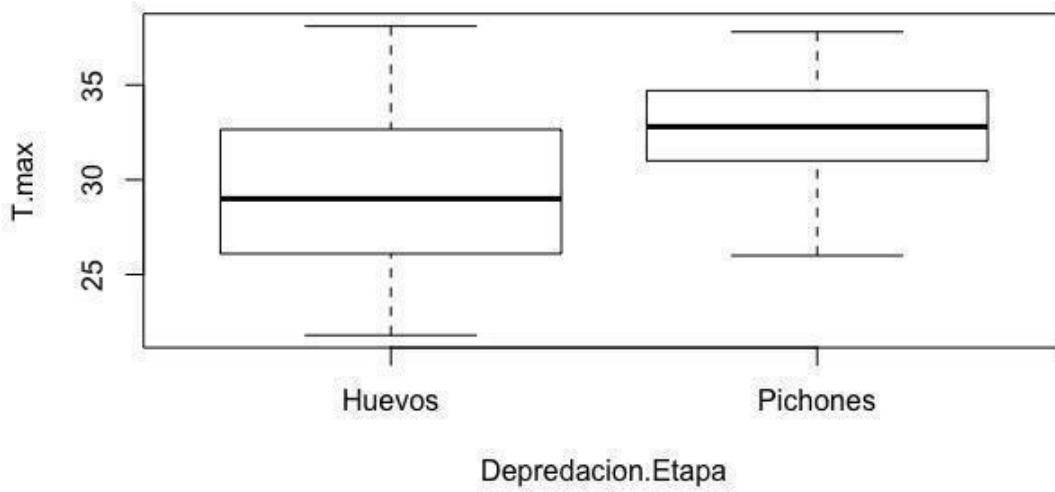
Se utilizaron 80 nidos para este análisis, de los cuales 34 (42.5%) fueron depredados en etapa de pichones y 46 (57.5%) en etapa de huevos.

Cuando se evaluó la relación entre las variables predictoras con la probabilidad de que el nido sea depredado en huevos (0) o pichones (1) se encontró que temperaturas máximas más altas y temperaturas mínimas más bajas favorecieron la depredación de nidos en etapa de pichones (Tabla 8, Figura 14). No hubo efecto del día juliano ni de las precipitaciones. Las comparaciones de Tuckey no mostraron diferencias entre temporadas ( $P_s > 0.06$ )

Variables	Estimador	ES	Z	P
Intercepto	-9.17	3.66	-2.50	0.01
Temporada 2011	-1.75	1.04	-1.68	0.09
Temporada 2012	-2.27	0.98	-2.32	0.02
Temporada 2013	-22.40	1749.19	-0.01	0.98
T max	0.49	0.13	3.69	0.0002
T min	-0.41	0.13	-3.22	0.001
Pp	0.01	0.007	1.73	0.08
Día Juliano	-0.04	0.03	-1.53	0.12
Parasitismo	0.61	1.3	0.47	0.64

**Tabla 8. Estimadores, errores estándar (SE), estadísticos (Z) y valor de significancia (P) para de las distintas variables predictoras del modelo lineal generalizado de la depredación en huevos (0) o pichones (1).**

a.



b.

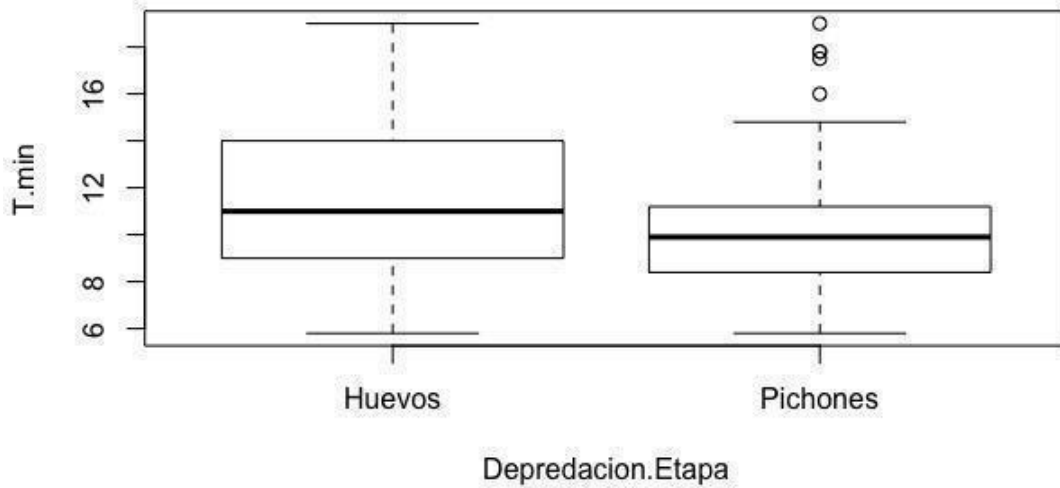


Figura 14. Box-plots (a-b) de las variables con efecto significativo en el análisis de la depredación en etapa de huevos y pichones.

## DISCUSIÓN

A través del análisis de la biología reproductiva de la Calandria Grande, correspondiente a las temporadas reproductivas de los años 2010 a 2013 se determinó que el éxito, la depredación y el abandono de los nidos se correlacionaron con variables meteorológicas como la temperatura máxima y mínima y las precipitaciones. También se observó una relación de la variación temporal (día juliano) con el éxito del nido y las causas del fracaso de los mismos.

Esta tesis permitió realizar un primer análisis del efecto de variables meteorológicas y del parasitismo de cría sobre la biología de una especie que habita los talares de la Provincia de Buenos Aires, entre otros ambientes, y comenzar con una nueva línea de investigación que analice la red de factores bióticos y abióticos que influyen sobre el éxito reproductivo de las aves, escasos aún en especies del Neotrópico.

Trabajos previos han detectado la relevancia de las interacciones biológicas heteroespecíficas como el parasitismo de cría (Crombie y Arcese 2018) y del clima (Steenhof et al. 1997; Moss et al. 2001), sobre la variación en el éxito reproductivo de las aves. Por ejemplo, Massoni y Rebores (1998) encontraron que un alto porcentaje del fracaso de los nidos del Varillero Ala Amarilla (*Agelasticus thilius*) se relacionó con el abandono de los nidos debido a la pérdida de huevos por punciones que realizan las hembras de Tordo Renegrido. Por otro lado, ha sido observado que las precipitaciones pueden incrementar la pérdida de calor corporal de los pichones aumentando su mortalidad (Anctil et al. 2014).

### **Éxito y fracaso de los nidos**

En relación al éxito y fracaso de los nidos de la Calandria Grande, los resultados del presente estudio mostraron que la temperatura máxima y las precipitaciones acumuladas durante el período del nido se relacionaron positivamente con el éxito, mientras que la temperatura mínima y el avance de la temporada reproductiva lo hicieron negativamente. La temperatura parece afectar al éxito en dos sentidos: el éxito es mayor con temperaturas máximas más altas y con temperaturas mínimas más bajas. Una posible causa de la relación positiva entre la temperatura máxima y el éxito, podría deberse a que la actividad y abundancia de artrópodos, que sirven de alimento para los pichones, se incrementan con temperaturas más altas (Taylor 1963, Both et al. 2006, Pipoly et al. 2013). Además, con temperaturas mayores los adultos del nido podrían pasar más tiempo forrajeando sin que esto provoque efectos adversos del frío sobre la incubación de huevos y pichones (Skagen y Yackel Adams 2012).

La disponibilidad de alimentos suele estar directamente relacionada con las precipitaciones y la vegetación (Morrison y Bolger 2002, Ogaya y Peñulas 2007, Greven et al. 2009, Colon et al 2017). Coincidentemente, en el presente estudio, los valores altos de las precipitaciones durante el periodo reproductivo de la Calandria Grande se relacionaron con una mayor proporción de nidos exitosos y menor proporción de nidos fracasados, lo cual podría estar relacionado con una mayor disponibilidad de alimento.

De manera similar a nuestros resultados, Skagen y Yackel Adams (2012) encontraron que la supervivencia de nidos del Llanero Alipálido (*Calamospiza melanocorys*), una especie endémica de los pastizales norteamericanos, aumentó cuando las temperaturas eran mayores. Ellos sugieren que esta relación podría basarse en que con temperaturas más cálidas los pichones podrían mantener mejor su temperatura corporal durante los periodos en los que los padres están ausentes del nido (Franklin et al. 2000, Dawson et al. 2005). Por otro lado, una temperatura mayor podría acortar el periodo de incubación de los huevos (Ardia et al. 2006), aumentando la probabilidad de éxito del nido. A diferencia de esto, y contrariamente a lo esperado, Higgott et al. (2020) encontraron que las condiciones ambientales más cálidas se asociaron con periodos de incubación más prolongados en nidos del Mito (*Aegithalus caudatus*), provocando un costo asociado al incremento del tiempo de exposición del nido a los depredadores.

Temperaturas más altas también podrían estar asociadas a una menor presencia de depredadores o parásitos de cría que contribuyan al fracaso de los nidos en la zona. Sin embargo, estudios previos han demostrado una influencia variable de la temperatura sobre el riesgo de depredación. A diferencia de los resultados de esta tesis, Cox et al. (2013) observaron un incremento de la depredación de nidos de cuatro especies de aves de bosques y matorrales, por parte de aves y serpientes, asociado a un aumento de la temperatura máxima diaria. También D'Amelio et al. (2021) hallaron un aumento de la depredación de pichones del Tejedor Social (*Philetairus socius*), una especie endémica de la sabana semiárida Sudafricana, cuando las temperaturas eran más altas, posiblemente debido a que sus principales depredadores; las serpientes, son ectotermos y su actividad está influenciada por la temperatura ambiental. Sin embargo, la alta mortalidad asociada a la temperatura se mantuvo cuando los depredadores eran reducidos experimentalmente, lo cual podía deberse a un estrés fisiológico y a una peor condición ambiental de los pichones (D'Amelio et al. 2021). Por otro lado, otros estudios no encontraron una variación en la tasa de depredación de nidos en relación a mayores temperaturas (Dyrz y Halupka 2009, Wesołowski y Maziarz 2009).

En este trabajo se encontró que temperaturas mínimas más bajas se relacionaron con una mayor probabilidad de éxito de los nidos de la Calandria

Grande. Este resultado podría, a primera vista, parecer contradictorio con el anterior. Sin embargo, temperaturas mínimas más bajas podrían disminuir la presencia de algún tipo de ectoparásito, como por ejemplo las larvas de las moscas parásitas *Philornis* (Antoniazzi et al. 2010), lo cual podría reflejarse en un mayor éxito de los nidos (Rabuffetti y Reboresda 2007). A diferencia de lo encontrado en este estudio, Ludlow et al. (2014) encontraron que la supervivencia de los nidos del gorrión de Baird (*Ammodramus bairdii*) fue mayor cuando las temperaturas registradas eran bajas que cuando eran intermedias. Esto podría deberse a que cuando las temperaturas son extremas, los adultos que se encuentran en incubación permanecen en el nido durante más tiempo, mientras que lo dejan desatendido con más frecuencia o durante períodos más prolongados cuando las temperaturas son intermedias, lo cual podría incrementar el riesgo de depredación (Davis y Holmes 2012, Kirkham y Davis 2013). Por otro lado, Elkins (2004) halló que las bajas temperaturas dificultan el mantenimiento de la temperatura óptima de los huevos (por ejemplo, cuando los padres tienen que interrumpir la incubación), y de los pichones jóvenes que aún no tienen la capacidad de termoregular y son más vulnerables al frío (Elkins 2004). En este sentido, los estudios mencionados se contraponen a lo hallado en esta investigación, ya que encuentran temperaturas ambientales más bajas pueden alterar el microclima del nido, haciendo que los huevos se enfríen a un ritmo más rápido y alcancen temperaturas más bajas cuando se dejan desatendidos, disminuyendo el éxito del nido (Reid et al. 2000b, Higgott et al 2020).

### **Abandono y Éxito del nido**

Al analizar cómo se correlacionaron las variables con la proporción de nidos exitosos y abandonados de Calandria Grande, se encontró que la temperatura mínima se relacionó negativamente con el éxito y positivamente con el abandono. Este resultado va en concordancia con el encontrado para el éxito y fracaso de los nidos ya que el abandono representa un alto porcentaje de los intentos de nidificación que fracasan. Por otro lado, la temperatura máxima se relacionó negativamente con el abandono y positivamente con el éxito de los nidos. En relación a las variaciones temporales, se encontró que el avance de la temporada reproductiva (día juliano) se relacionó negativamente con el abandono y que la temporada 2013 se diferenció del resto de las temporadas en relación a la proporción de nidos exitosos.



## Depredación y Éxito

Por el contrario a lo encontrado para el abandono, el avance de la temporada reproductiva se relacionó positivamente con la depredación, al igual que la temperatura mínima.

La temperatura máxima, al igual que ocurrió con el abandono, se relacionó negativamente con la proporción de nidos depredados respecto a los exitosos. Las precipitaciones presentaron una tendencia a relacionarse negativamente con los eventos de depredación respecto a los nidos exitosos.

## Depredación en pichones y depredación en huevos

Las variables que se relacionaron con la depredación de nidos en etapa de huevos o pichones fueron las estimadoras de las temperaturas. La temperatura máxima se relacionó positivamente mientras que la temperatura mínima lo hizo negativamente con la proporción de nidos depredados en etapa de pichones respecto a los depredados en etapa de huevos. Una posible causa de este resultado podría darse si la presencia en el área de estudio de depredadores de huevos o pichones variase en relación a esas temperaturas. Hasta la fecha son pocos los trabajos que han identificado a los depredadores de nidos en la zona. Entre las especies registradas se encuentran dentro del grupo de las aves; el Chimango (*Milvago chimango*), el Pirincho (*Guira guira*), el Carancho (*Caracara plancus*), el Taguató (*Rupornis magnirostris*), el Gavilán Blanco (*Elanus leucurus*) y el Halconcito Colorado (*Falco sparverius*) (Hahn et al. 2014,), mientras que también existen registros de que la Culebra Ratonera (*Philodryas patagoniensis*), el Lagarto Overo (*Salvator merianae*) y el Gato Montés Sudamericano (*Leopardus geoffroyi*) depredan sobre pichones de Calandria Grande (Herman et al. datos no publicados). Sería posible entonces que la presencia o actividad de diferentes especies depredadoras de huevos o pichones se vea afectada por las variables ambientales dando como resultado una variación de tasas de depredación en los distintos estadios. Queda para un futuro estudio poder identificar la comunidad de depredadores y su relación con variables climáticas.

## Depredación y Abandono

Si nos focalizamos en las causas de fracaso de nidos, observamos que más de los tercios de los nidos que fracasaron lo hicieron debido al abandono, que suele asociarse en gran medida a la destrucción de huevos del hospedador

que realizan las hembras de Tordo Renegrado al visitar los nidos (Fiorini et al 2014, Geoghegan 2019).

La temperatura mínima se relacionó negativamente con la depredación y positivamente con el abandono de nidos de Calandria Grande. Esto significa que temperaturas mínimas más elevadas se relacionaron con más abandono de nidos y menos depredación.

La proporción de nidos depredados fue mayor al inicio de la temporada y la proporción de nidos abandonados se incrementó a medida que pasaban los días. En un estudio realizado por Benson et al. (2010) se encontró que el riesgo de depredación por aves rapaces y el efecto del parasitismo de cría por parte de los tordos disminuyó durante la temporada reproductiva, sin embargo el riesgo de depredación por serpientes aumentó. Este trabajo muestra como las interacciones biológicas dan como resultado variaciones en las causas de fracaso de los nidos. El hecho de que la proporción de nidos exitosos disminuyera al final de la temporada podría deberse a que los nidos abandonados (que representan un alto porcentaje de los nidos que fracasan) aumentaron con el día juliano, lo cual se observa en el análisis de abandono vs éxito.

## CONCLUSIONES FINALES

En la siguiente tabla (Tabla 9) se resumen las relaciones positivas y negativas entre las variables respuesta y las variables predictoras y aquellas con las que no se encontraron relaciones significativas.

	<b>Relación + con Éxito y - con Fracaso</b>	<b>Sin relación</b>
	Mayor Tmax nido Menor Tmin nido Mayor PP nido Menor Día Juliano	Parasitismo
<b>Éxito vs Fracaso</b>	<b>Relación + con Abandono y - con Depredación</b>	<b>Sin relación</b>
	Menor Tmax nido Mayor Tmin nido Mayor Día Juliano	Parasitismo PP
<b>Abandono vs Depredación</b>	<b>Relación + con Éxito y - con Abandono</b>	<b>Sin relación</b>
	Mayor Tmax nido Mayor Día Juliano Menor Tmin nido	Parasitismo PP
<b>Éxito vs Abandono</b>	<b>Relación + con Éxito y - con Depredación</b>	<b>Sin relación</b>
	Mayor Tmax nido Menor PP nido Menor Día Juliano Menor Tmin nido	Parasitismo
<b>Éxito vs Depredación</b>		

<b>Depredación en huevos vs Depredación en pichones</b>	<b>Relación + con Depredación en huevos y - con Depredación en pichones</b>	<b>Sin relación</b>
	Mayor Tmin nido Menor Tmax nido	Parasitismo Día Juliano PP

**Tabla 9. Relación entre las variables predictoras y las variables respuestas para cada análisis realizado.**

En general, si hacemos una descripción de la relación de las diferentes variables predictoras con el éxito del nido, se puede mencionar que las **temperaturas mínimas bajas** se relacionaron con una mayor probabilidad de **éxito** del nido y temperaturas mínimas altas se relacionaron con una mayor probabilidad de fracaso de los mismos, debido a que las mismas se correlacionaron positivamente con la proporción de nidos abandonados y depredados respecto a la proporción de nidos exitosos. Si solo se tienen en cuenta las categorías de abandono y depredación, la temperatura mínima se relacionó positivamente con el abandono y negativamente con la depredación. Esto significa que cuanto mayor fue la temperatura mínima, mayor fue la probabilidad de abandono de los nidos y menor la proporción de nidos depredados. Además, las temperaturas mínimas más bajas se relacionaron con una mayor proporción de nidos depredados en estadio de pichones que en estadio de huevos.

Por el contrario, **temperaturas máximas altas** se relacionaron con el **éxito** reproductivo de la Calandria Grande, encontrándose una relación negativa tanto con la proporción de nidos depredados como abandonados, aunque se relacionó positivamente con la depredación en la comparación con el abandono. A la vez, esta variable se relacionó positivamente con la depredación de pichones y negativamente con la de huevos. En el presente estudio se seleccionaron como variables predictoras las temperaturas máximas y mínimas registradas durante los días que el nido estuvo activo. Ambas variables representan las temperaturas extremas que sintieron huevos o pichones. Sin embargo, no fue analizada la relación entre la cantidad de días con eventos extremos, como ser temperaturas mayores a ciertos límites, con el éxito de los nidos. Resulta relevante llevar a cabo este análisis en el futuro y sobre una serie de información más larga para determinar el efecto de variables estimadoras de eventos extremos en una especie de ave Neotropical.

Los acumulados de **precipitación más intensos** se relacionaron positivamente con una mayor proporción de nidos exitosos y menor proporción de nidos fracasados.

A su vez, los acumulados de precipitación más leves se relacionaron marginalmente con la proporción de nidos depredados en relación a los nidos exitosos. Este resultado podría explicarse si las precipitaciones disminuyeran la actividad de caza de las especies depredadoras de la zona, como fue encontrado por Bionda y Brambilla (2012) quienes observaron una disminución en la eficiencia de caza del ave rapaz Búho Real (*Bubo bubo*) en relación a la precipitación .

Al analizar la relación entre las variables ambientales y el éxito reproductivo del Zorzal del Bosque (*Hylocichla mustelina*), Vernasco et al. (2018) encontraron que tanto la condición de los pichones como la supervivencia de los volantones disminuyeron ante la baja cantidad de precipitaciones que, a su vez, podría relacionarse con una reducción en la disponibilidad de alimento. Para esta tesis se utilizó como variable estimadora la cantidad de precipitaciones totales registradas durante todo el periodo que el nido estuvo activo, observando que las mismas se relacionaron positivamente con el éxito del nido. Por el contrario, Anctil et al. (2014) encontraron que la frecuencia de fuertes lluvias tuvo un impacto sobre el éxito de los halcones peregrinos (*Falco peregrinus*) en el Ártico canadiense, a través del aumento en la mortalidad de los pichones que pueden perecer en menos de dos horas de altas precipitaciones (Anctil et al. 2014). Dado que en las últimas décadas la frecuencia de eventos extremos ha aumentado en la región analizada, esto parecería ser el motivo de la declinación de la productividad anual de esa población de halcones. En el presente trabajo no se analizó puntualmente la supervivencia de pichones ante eventos extremos de precipitación pero es una variable que se podría contemplar para análisis futuros.

El **avance de la temporada** reproductiva se relacionó positivamente con el aumento de la proporción de nidos fracasados si se compara con la proporción de nidos exitosos. A la vez, el avance de la temporada se relacionó con un aumento de la proporción de nidos depredados frente a los exitosos. Por lo tanto, podríamos concluir que el avance de la temporada se relacionó con el fracaso de los nidos principalmente por su relación positiva con la depredación de los mismos.

El **parasitismo de cría** no mostró un efecto significativo en ninguno de los modelos analizados. Esto podría deberse a que la variable seleccionada (nido parasitado o no parasitado) es muy general y no permite discernir entre efectos más puntuales que podrían estar afectando el éxito de los nidos. Nidos parasitados fueron definidos como todos aquellos que recibieron al menos un huevo de Tordo Renegrido. Sin embargo, el número de huevos parásitos recibidos, el número de huevos del hospedador destruidos por los tordos o la presencia de al menos un pichón parásito en la nidada podrían ser variables

con mayor relevancia sobre la probabilidad de éxito o fracaso de los nidos. Queda pendiente para un futuro trabajo realizar este tipo de análisis más detallado.

En relación a las **temporadas reproductivas** se observó que la del 2013 fue la que difirió en algunos análisis de otras temporadas. Esta temporada fue la que mostró mayor variabilidad en las temperaturas, ya que registró las menores temperaturas mínimas y máximas al inicio de la temporada y un mayor incremento de la temperatura máxima hacia el final de la temporada. Estas condiciones ambientales podrían explicar las diferencias en el éxito, depredación y abandono de los nidos respecto a otras temporadas.

En conclusión, los resultados aportados en el marco de esta tesis brindan un primer paso para el entendimiento de las relaciones entre ciertas variables ambientales con el éxito de nidificación de una especie de ave Neotropical. Futuros análisis permitirán incrementar la cantidad de temporadas reproductivas de la base de datos, para realizar estudios a largo plazo y continuar explorando el efecto de otros factores sobre la biología de las aves, como variables meteorológicas extremas asociadas a la variabilidad del clima y al cambio climático.

## BIBLIOGRAFÍA

- Anctil A, Alastair F, Bêty J (2014) Heavy rainfall increases nestling mortality of an arctic top predator: experimental evidence and long-term trend in peregrine falcons. *Oecologia* 174:1033–1043 DOI 10.1007/s00442-013-2800-y.
- Antoniazzi LR, Manzoli DE, Rohrmann D, Saravia MJ, Silvestri L, Beldomenico PM (2010) Climate variability affects the impact of parasitic flies on Argentinean forest birds. *Journal of Zoology* 283: 126–134.
- Arcese P, Smith JNM, Hatch MI (1996) Nest predation by cowbirds and its consequences for passerine demography. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 93: 4608-4611.
- Arcese, P. (2003). Individual quality, environment, and conservation. In *Animal Behavior and Wildlife Conservation* (M. Festa-Bianchet and M. Apollonio, Editors). Island Press, Washington, DC, USA. pp. 271–296.
- Ardia DR, Cooper CB, Dhondt AA (2006) Warm temperatures lead to early onset of incubation, shorter incubation periods and greater hatching asynchrony in tree swallows *Tachycineta bicolor* at the extremes of their range. *J Avian Biol* 37(2):137–142. <https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2006.03747.x>
- Arturi MF, Goya JF (2004) Estructura, Dinámica y Manejo de los talares del NE de Buenos Aires. Arturi MF, Frangi JL y Goya JF (eds.). *Ecología y manejo de los bosques de Argentina*, La Plata, Editorial de la Universidad Nacional de La Plata.
- Astié AA, Reboreda JC (2006) Costs of egg punctures and Shiny Cowbird parasitism on Creamy-Bellied Thrush reproductive success. *Auk* 123: 23–32.
- Benson Thomas J, Jeremy DB, Bednarz JC (2010) Identifying predators clarifies predictors of nest success in a temperate passerine. *Journal of Animal Ecology* 79: 225–234 doi: 10.1111/j.1365-2656.2009.01604.x
- Best LB, Stauffer F (1980) Factors affecting nesting success in riparian bird communities. *The Condor* 82: 149–158.
- Bionda R, Brambilla M (2012) Rainfall and landscape features affect productivity in an alpine population of eagle owl *Bubo bubo*. *J Ornithol* 153:167- 171.
- Borgmann KL, Conway JC, Morrison ML (2013) Breeding phenology of birds: Mechanisms underlying seasonal declines in the risk of nest predation. *PLOS One* 8: e65909.

- Both C, Bouwhuis S, Lessells CM, Visser ME (2006) Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature* 441: 81–83. doi:10.1038/nature04539. PubMed: 16672969.
- Carey C (2009) The impacts of climate change on the annual cycles of birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 364:3321-3330.
- Colon MR, Ashley ML, Morrison ML (2017) Responses of an Endangered Songbird to an Extreme Drought Event. *Southeastern Naturalist* 16(2) : 195-214
- Cox W, Andrew FR, Thompson III, Reidy JL (2013). The Effects of Temperature on Nest Predation by Mammals, Birds, and Snakes. *The Auk* 130(4):784-790.
- Crawley, M. J. (2007). *The R book*. Chichester, England: Wiley.
- Crick, H., Dudley, C., Glue, D. et al. (1997) UK birds are laying eggs earlier. *Nature* 388: 526. <https://doi.org/10.1038/41453>
- Crombie MD, Arcese P (2018) Temporal variation in the effects of individual and environmental factors on nest success. *The Auk* 135(2):326-341.
- Cruz A, Manolis TD, Andrews RW (1990) Reproductive interactions of the Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*) and the Yellow-Hooded Blackbird (*Agelaius icterocephalus*) in Trinidad West Indies. *Ibis* 132: 436-444.
- Curry RL, Grant PR (1989), Demography of the Cooperatively Breeding Galapagos Mockingbird, *Nesomimus parvulus*, in a Climatically Variable Environment. *Journal of Animal Ecology* 58: 441-463.
- D'Amelio PB, Ferreira AC, Fortuna R, Paquet M, Liliana RS, Theron F, Doutrelant C, Covas R (2021). Disentangling climatic and nest predator impact on reproductive output reveals adverse high-temperature effects regardless of helper number in an arid-region cooperative bird. *Ecology Letters* 25:151–162. DOI: 10.1111/ele.13913.
- Davies NB, Brooke L (1988) Cuckoos versus Reed Warblers: adaptations and counteradaptations. *Anim Behav* 36:262-284.
- Davies, NB (2000) *Cuckoos, Cowbirds and Other Cheats*. Poyser London.
- Davis SK, Holmes TG (2012) Sprague's Pipit incubation behaviour. *Studies in Avian Biology* 43:67–76.
- Dawson RD, Lawrie CC, O'Brien EL (2005) The importance of microclimate variation in determining size, growth and survival of avian offspring: experimental evidence from a cavity nesting passerine. *Oecologia* 144:499-507.



- Dearborn DC, Lichtenstein G (2002) Begging Behaviour and Host Exploitation in Parasitic Cowbirds. In: Wright J, Leonard ML (eds) *The Evolution of Begging*. Springer, Dordrecht. [https://doi.org/10.1007/0-306-47660-6\\_19](https://doi.org/10.1007/0-306-47660-6_19)
- Dinsmore SJ, White GC, Knopf FL (2002) Advanced techniques for modeling avian nest survival. *Ecology* 83: 3476–3488.
- Dyrce A, Halupka L (2009) The response of the Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* to climate change. *J Ornithol* 150:39–44 DOI 10.1007/s10336-008-0315-9
- Elkins N (2004) *Weather and bird behaviour*. 3rd edition T & AD Poyser London
- Feeney WE, Welbergen JA, Langmore NE (2012) The frontline of avian brood parasite-host coevolution. *Anim Behav* 84:3-12
- Elkins N (2004) *Weather and bird behaviour*. Third edition. London: T & AD Poyser.
- Elliott PF (1999) Killing of host nestlings by the Brown-headed Cowbird. *Journal of Field Ornithology* 70:55–57.
- Ellison KS, Fiorini VD, Gloag G and Sealy SG (2019) Video recordings of Brown-headed (*Molothrus ater*) and Shiny (*M. bonariensis*) cowbirds reveal oviposition from an elevated position: implications for host-parasite coevolution. *Wilson Journal of Ornithology* 131: 789-795.
- Fidalgo F, Colado O, De Francesco FO (1973) Sobre ingresiones marinas en los partidos de Castelli, Chascomús y Magdalena (Provincia de Buenos Aires). *Act. V Cong. Geol. Arg.* III:227-247.
- Fiorini VD, Reboreda JC (2006) Cues used by shiny cowbirds (*Molothrus bonariensis*) to locate and parasitize chalk-browed mockingbird (*Mimus saturninus*) nests. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60: 379- 385.
- Fiorini VD, Gloag R, Kacelnik A, Reboreda JC (2014) Strategic egg destruction by brood-parasitic cowbirds? *Anim Behav* 93:229-235.
- Fiorini VD, Tuero DT, Reboreda J (2009). Shiny cowbirds synchronize parasitism with host laying and puncture host eggs according to host characteristics. *Animal Behaviour* 77: 561-568.
- Fiorini VD (2007) Synchronization of parasitism and host selection in a generalist broodparasite, the shiny cowbird *Molothrus bonariensis* (Icterinae, Aves). PhD thesis, University of Buenos Aires, Buenos Aires.
- Fraga RM (1985) Host-parasite interactions between chalk-browed mockingbirds and shiny cowbirds. *Neotrop Ornithol* 36:829-844.

- Franklin AB, Anderson DR, Gutierrez RJ, Burnham KP (2000) Climate, habitat quality, and fitness in Northern Spotted Owl populations in northwestern California. *Ecological Monographs* 70: 539-590.
- Friedmann H (1929) *The Cowbirds. A Study in the Biology of Social Parasitism.* Springfield, IL: C. C. Thomas.
- Geoghegan (2019). Efecto del parasitismo de cría del Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*) sobre el abandono de nidos de la Calandria Grande (*Mimus saturninus*). Tesis de Licenciatura, Universidad de Buenos Aires.
- Germain RR, Schuster R, Delmore KE, Arcese P (2015) Habitat preference facilitates successful early breeding in an open-cup nesting songbird. *Functional Ecology* 29:1522–1532.
- Gloag R, Fiorini VD, Reboreda JC and Kacelnik A (2012) Brood parasite eggs enhance egg survivorship in a multiply parasitized host. *Proceedings of the Royal Society B* 279: 1831-1839.
- Gloag R, Fiorini VD, Reboreda JC, Kacelnik A (2014) Shiny cowbirds share foster mothers but not true mothers in multiply parasitized mockingbird nests. *Behav Ecol Sociobiol* 68:681–689.
- Greven M, Neal S, Green S, Dichio B, Clothier B (2009) The effects of drought on water use, fruit development, and oil yield from young olive trees. *Agricultural Water Management* 96:1525–1531.
- Greven M, Neal S, Green S, Dichio B, Clothier B (2009) The effects of drought on water use, fruit development, and oil yield from young olive trees. *Agricultural Water Management* 96:1525–1531.
- Gutbrodt B, Mody K, Dorn S. (2011). Drought changes plant chemistry and causes contrasting responses in lepidopteran herbivores. *Oikos* 120:1732 -1740.
- Hahn AE, Tuero DT, Mamani AM, Bejarano V, Masson DA, Aguilar E. (2014) Drivers of clutch-size in Fork-tailed Flycatchers (*Tyrannus savana*) at temperate and tropical latitudes in South America. *Emu* 114(4) <http://dx.doi.org/10.1071/MU1308>.
- Hanley D, López AV, Fiorini VD, Reboreda JC, Grim T, Hauber ME (2019) Variation in multicomponent recognition cues alters egg rejection decisions by an avian brood parasite host: a test of the optimal acceptance threshold hypothesis. *Philos. Trans R Soc B Biol Sc.* <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2018.0195>
- Hauber ME (2000) Nest predation and cowbird parasitism in Song Sparrows. *Journal of Field Ornithology* 71:389–398.

Herman JM, Fiorini VD, Crudele, Reboreda JC, Pladas SA, Watson AP, Dixon CM, Bush SE, Clayton DH. Co-parasitism in the face of predation: Do natural enemies constrain tolerance in neotropical mockingbirds? Datos no publicados.

Higgott CG, Evans KL, Hatchwell BJ (2020) Incubation in a Temperate Passerine: Do Environmental Conditions Affect Incubation Period Duration and Hatching Success?. *Front. Ecol. Evol.* 8:542179. doi: 10.3389/fevo.2020.542179.

Hill DE, Sealy SG (1994) Desertions of nests parasitized by cowbirds: have clay-coloured sparrows evolved an anti-parasite defence? *Anim Behav* 48:1063-1070.

Hudson WH (1874) Notes on the procreant instincts of the three species of *Molothrus* found in Buenos Aires. *Proceedings of the Zoological Society of London* 153-174.

Jenouvrier S, Barbraud C, Weimerskirch H (2003) Effects of climate variability on the temporal population dynamics of southern fulmars. *Journal of Animal Ecology* 72: 576–587.

Jovani Roger, Tella JL (2004) Age-related environmental sensitivity and weather mediated nestling mortality in white storks *Ciconia ciconia*. *Ecography* 27: 611/618.

Kattan GH (1996) Growth and provisioning of Shiny Cowbird and House Wren host nestlings. *Journal of Field Ornithology* 67: 434-441.

Kirkham CBS, Davis SK (2013) Incubation and nesting behaviour of the Chestnut-collared Longspur. *Journal of Ornithology* 154:795–801.

Lanyon SM (1992) Interspecific brood parasitism in blackbirds (Icterinae): a phylogenetic perspective. *Science* 255: 77–79. doi: 10.1126/science.1553533.

Larsson S, Ohmart CP (2008). Leaf age and larval performance of the Leaf Beetle *Paropsis atomaria*. *Ecological Entomology* 13:19–24.

Lebreton JD, Burnham KP, Clobert J, Anderson DR (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: A unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62: 67–118.

Lehikoinen E, Saino N, Rubolini D, Sokolov LV, Bonisoli-Alquati A, et al. (2009) Climate change effects on migration phenology may mismatch brood parasitic cuckoos and their hosts. *Biol Lett* 5: 539–541.

Lichtenstein G, Sealy SG (1998) Nestling competition, rather than supernormal stimulus, explains the success of parasitic Brown-Headed Cowbird chicks in

- Yellow Warbler nests. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 265: 249-254.
- Lichtenstein G (1998) Parasitism by shiny cowbirds of rufous-bellied thrushes. *Condor* 100: 680–687.
- López AV, Fiorini V, Ellison K, Peer BD (2018) Thick eggshells of brood parasitic cowbirds protect their eggs and damage host eggs during laying. *Behavioral Ecology* 29: 965-973. doi:10.1093/beheco/ary045.
- Lowther PE (2018) Lists of Victims and Hosts of the Parasitic Cowbirds (*Molothrus*). Available online at: <https://www.fieldmuseum.org/sites/default/files/cowbird-hosts-05sep2018.pdf>. (accessed Sep 5, 2018).
- Macdonald EC, Camfield AF, Jankowski JE, Martin K (2013) Extended incubation recesses by alpine-breeding Horned Larks: a strategy for dealing with inclement weather? *J. Field Ornithol.* 84: 58–68.
- Martin TE (1993) Nest predation and nest sites. *Bioscience* 43: 523–532.
- Martin TE (2011) The cost of fear. *Science* 334:1353–1354.
- Martin TE, Briskie JV (2009) Predation on dependent offspring. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1168: 201–217. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2009.04577>.
- Mason P (1987) Pair formation in cowbirds evidence found for Screaming but not Shiny Cowbirds. *Condor* 89: 349-356.
- Massoni V, Reboreda JC (1998) Cost of brood parasitism and lack of defenses on the yellow winged blackbird–shiny cowbird system. *Behav Ecol Sociobiol* 42:273–280.
- McClure HE (1942) Mourning dove production in southwestern Iowa. *The Auk* 59:64–75.
- McDonald PG, Olsen PD, Cockburn A (2004) Weather dictates reproductive success and survival in the Australian Brown Falcon *Falco berigora*. *Journal of Animal Ecology* 73: 683–692.
- McKechnie AE, Wolf BO (2010) Climate change increases the likelihood of catastrophic avian mortality events during extreme heat waves. *Biology Letters* 6:253–256.
- Mermoz ME, Reboreda JC (1994) Brood parasitism of Shiny Cowbird, *Molothrus bonariensis*, on the Brown and Yellow Marshbird, *Pseudoleistes virescens*. *Condor* 96: 716-721.

- Mermoz ME, Reboresada JC (1998) Nesting success in Brown-and-yellow Marshbirds: effects of timing, nest site, and brood parasitism. *Auk* 115: 871-878.
- Morrison SA, Bolger DT (2002) Variation in a sparrow's reproductive success with rainfall: Food and predator-mediated processes. *Population Ecology* 133: 315–324.
- Moss R, Oswald J, Baines D (2001). Climate change and breeding success: decline of the capercaillie in Scotland. *J. Anim. Ecol.* 70: 47–61. doi: 10.1111/j. 1365-2656.2001.00473.x.
- Mueller AJ, Miller KD, Bowers KE (2019) Nest microclimate during incubation affects posthatching development and parental care in wild birds. *Scientific Reports* 9: 5161.
- Mwangi J, Ndithia HK, Kentie R, Muchai M, Tieleman BI (2018) Nest survival in year-round breeding tropical red-capped larks *Calandrella cinerea* increases with higher nest abundance but decreases with higher invertebrate availability and rainfall. *Journal of Avian Biology* 2018: e01645 doi: 10.1111/jav.01645.
- Narosky T, Yzurieta D (1993) *Aves de Argentina y Uruguay: guía para la identificación de aves*. Ed. Vazquez Mazzini, Buenos Aires, Argentina.
- Newton I (1979) *Population ecology of raptors*. T & A.D. Poyser (Eds.) London.
- Norman RF, Robertson RJ (1975). Nest-searching behavior in the Brown headed Cowbird. *Auk* 92: 610-611.
- Oberg M, Arlt D, Part T, Laugen AT, Eggers S, Low M. (2015) Rainfall during parental care reduces reproductive and survival components of fitness in a passerine bird. *Ecology and Evolution* 5: 345–356.
- Ogaya R, Peñulas J (2007) Species-specific drought effects on flower and fruit production in a Mediterranean Holm Oak forest. *Forestry* 80: 351–357.
- Organización Meteorológica Mundial (2018) *Guía de instrumentos y métodos de observación*. [https://library.wmo.int/doc\\_num.php?explnum\\_id=10032](https://library.wmo.int/doc_num.php?explnum_id=10032)
- Ortega CP (1998) *Cowbirds and other brood parasites*. Tucson, AZ: Univ Arizona Press.
- Payne RB, Payne LL (1998) Brood parasitism by cowbirds: risk and effects on reproductive success and survival in Indigo Buntings. *Behav Ecol* 9:64-73.
- Peer, BD (2006) Egg destruction and egg removal by avian brood parasites: adaptiveness and consequences. *Auk* 123:16-22.

- Pipoly I, Bókony V, Seress G, Szabó K, Liker A (2013) Effects of extreme weather on reproductive success in a temperate-breeding songbird. *PLoS ONE* 8:11
- Potapov ER (1997) What determines the population density and reproductive success of rough-legged buzzards, *Buteo lagopus*, in the Siberian tundra. *Oikos*, 78: 362–376.
- Rabuffetti F, Reboresda JC (2007) Early infestation by bot flies (*Philornis segyi*) decreases chick survival and nesting success in chalk-browed mockingbirds (*Mimus saturninus*). *The Auk* 124: 898–906.
- Radford AN, McCleery RH, Woodburn RJW, Morecroft MD (2001) Activity patterns of parent Great Tits *Parus major* feeding their young during rainfall. *Bird Study* 48: 214–220. doi: 10.1080/00063650109461220.
- Rathcke B, Lacey EP (1985). Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:179–214.
- Redondo T (1993) Exploitation of host mechanisms for parental care by avian brood parasites. *Etología* 3: 235-297.
- Reid JM, Monaghan P, Ruxton GD (2000). The consequences of clutch size for incubation conditions and hatching success in starlings. *Funct. Ecol.* 14: 560– 565. doi: 10.1046/j.1365-2435.2000.t01-1-00446.x.
- Ricklefs RE (1969) An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology* 9: 1–48.
- Rothstein SI (1990) A model system for coevolution: avian brood parasitism. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 481-508.
- Rothstein SI, Robinson SK (1998) The evolution and ecology of avian broodparasitism. En: *Parasitic birds and their hosts, studies in coevolution*. S.I.Rothstein y S.K. Robinson (eds), Oxford University Press, New York.
- R Development Core Team (2013). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- RStudio Team (2020). *RStudio: Integrated Development for R*. Boston, MA:RStudio, PBC.
- Sackmann P, Reboresda JC (2003) A comparative study of Shiny Cowbirdparasitism of two large hosts, the Chalk-Browed Mockingbird and the Rufous- Bellied Thrush. *Condor* 105: 728-736.
- Saunders DA, Mawson P, Dawson R (2011) The impact of two extreme weatherevents and other causes of death on Carnaby’s Black Cockatoo: A promise of things to come for a threatened species? *Pacific Conservation Biology* 17:1 41– 148.
- Schmidt KA, Ostfeld RS (2003) Songbird populations in fluctuating environments: Predator responses to pulsed resources. *Ecology* 84:406–415.

Sealy SG (1992) Removal of Yellow Warbler eggs in association with cowbird parasitism. *The Condor* 94:40–54.

Sealy SG, Underwood TJ (2002). Adaptive significance of egg coloration. In: Deeming, D.C. (ed.) *Avian Incubation, Behaviour, Environment and Evolution*. Oxford UnivPress, Oxford, pp. 280-289.

Servicio meteorológico nacional Argentina USB:  
<http://www3.smn.gob.ar/?mod=acerca&id=2>

Skagen SK, Yackel Adams AA (2012) Weather effects on avian breeding performance and implications of climate change. *Ecological Applications* 22: 1131-1145.

Smith JNM, Arcese P (1994) Brown-headed Cowbirds and an island population of Song Sparrows: A 16-year study. *The Condor* 96:916–934.

Soler M (2017) *Avian Brood Parasitism: Behaviour, Ecology, Evolution and Coevolution*. Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Universidad de Granada. Granada, Spain. Springer International Publishing.

Sokal RR Rohlf FJ (1999). *Introducción a la bioestadística*. Editorial Reverté, S. A.

Steenhof K, Kochert MN, McDonald TL (1997) Interactive Effects of Prey and Weather on Golden Eagle Reproduction. *Journal of Animal Ecology* 66: 350- 362

Strausberger BM (1998) Evident nest-searching behavior of female Brown- Headed Cowbirds while attended by males. *Wilson Bulletin* 110: 133–136.

Syroechkovsky EV, Litvin KE, Gurtovaya EN (2002). Nesting ecology of Bewick's Swans on Vaygach Island, Russia. *Waterbirds* 25:221–226.

Taylor LR (1963) Analysis of the Effect of Temperature on Insects in Flight. *J Anim Ecol* 32: 99–117. doi:10.2307/2520.

Tuero DT, Fiorini VD, Reboreda JC (2007) Effects of shiny cowbird *Molothrus bonariensis* parasitism on different components of house wren *Troglodytes aedon* reproductive success. *Ibis* 149: 521–529. doi:10.1111/j.1479- 919x.2007.00676.x.

Tuero DT (2010) Flexibilidad comportamental del Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*) al parasitar diferentes hospedadores PhD thesis, University of Buenos Aires, Buenos Aires.

Vernasco BJ, Scott ST, Marra PP, Ryder TB (2018) Environmental predictors of nestling condition, postfledging movement, and postfledging survival in a migratory songbird, the Wood Thrush (*Hylocichla mustelina*). *The Auk: Ornithological* 135: 15–24. doi: 10.1642/auk-17-105.1

Walsberg GE (1981) Nest-site selection and the radiative environment of the Warbling Vireo. *Condor* 83:86–88.

Wesołowski T, Maziarz M (2009) Changes in breeding phenology and performance of Wood Warblers *Phylloscopus sibilatrix* in a primeval forest: A thirty-year perspective. *Acta Ornithologica* 44:69–80.

Wiley JW (1986) Growth of Shiny Cowbird and host chicks. *Wilson Bulletin* 98:126–131.

Wiley JW (1988) Host selection by the Shiny Cowbird. *Condor* 90: 289–303.

Wilson S, Arcese P (2003) El Niño drives timing of breeding but not population growth in the song sparrow (*Melospiza melodia*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100: 11139–11142.

Wingfield, JC (1985) Influences of weather on reproduction in male Song Sparrows, *Melospiza melodia*. *Journal of Zoology (London)* 205:525–544.

Wingfield JC, Kelley JP, Angelier F (2011) What are extreme environmental conditions and how do organisms cope with them? *Curr Zool* 57:363–374.

Zanette LY, White AF, Allen MC, Clinchy M (2011) Perceived predation risk reduces the number of offspring songbirds produce per year. *Science* 334:1398–1401.