



Universidad de Buenos Aires
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Departamento de Ecología, Genética y Evolución

**Efecto de los factores ambientales, interespecíficos e intrínsecos
sobre el éxito reproductivo de las aves:
un estudio integral y a gran escala temporal**

Tesis presentada para optar al título de
Doctora de la Universidad de Buenos Aires, área Ciencias Biológicas

Lic. María del Rosario Jacoby

Directora de Tesis: **Dra. Vanina Dafne Fiorini**

Consejero de Estudios: **Dr. Javier López de Casenave**

Lugar de trabajo: **Departamento de Ecología, Genética y Evolución, FCEN,
UBA.**

Fecha de presentación: **Buenos Aires, 25 de noviembre 2025**

Índice

AGRADECIMIENTOS	6
RESUMEN	10
ABSTRACT	11
CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN GENERAL	12
Introducción General.....	13
Referencias	24
CAPÍTULO II: CLIMA Y RELACIÓN CON ÉXITO DEL NIDO	29
Introducción.....	30
Métodos	34
Sección A: Análisis descriptivo del clima del sitio de estudio (1957-2022)	34
1) Obtención de la información meteorológica	34
2) Climatograma.....	34
3) Climodiagrama.....	34
4) Mapas de calor de variabilidad climática	34
5) Eventos meteorológicos extremos	35
Sección B: Análisis de las variables meteorológicas en el éxito del nido (2002-2022)	36
1) Recolección de datos y sistema modelo	36
2) Selección de nidos y estimación de la duración de los períodos	37
3) Variables meteorológicas.....	37
4) Variables del éxito del nido.....	38
5) Otras variables predictoras	38
6) Análisis estadísticos	39
Resultados	42
Sección A: Análisis descriptivo del clima del sitio de estudio (1957-2022)	42
1) Caracterización del sitio de estudio a nivel anual	42
2) Caracterización del sitio de estudio a nivel de la temporada reproductiva (septiembre-enero)	46
Sección B: Análisis de las variables meteorológicas en el éxito del nido (2002-2022)	52
Modelos de Éxito de Eclosión, Éxito de Pichones, Huevos Eclosionados y Volantones	52
Discusión.....	58
Referencias	64
Anexo	73
Sección 1.....	73

Sección 2.....	75
CAPÍTULO III: GANADERÍA Y RELACIÓN CON ÉXITO DEL NIDO	89
Introducción.....	90
Métodos	96
1) Sitio de muestreo	96
2) Diseño del muestreo y ubicación de transectas.....	96
3) Validación de la clasificación de zonas de alta y baja carga ganadera	98
4) Variables de la vegetación en zonas de alta y baja carga ganadera.....	99
4) Muestreo de artrópodos en zonas de alta y baja carga ganadera.....	100
4.1.) Identificación y procesamiento de los artrópodos	100
5) Muestreo de aves en zonas de alta y baja carga ganadera.....	101
6) Variables para el análisis de las comunidades	101
6) Frecuencia e intensidad del parasitismo de cría.....	103
7) Análisis de componentes principales (PCA) y PERMANOVA	103
8) Éxito de los nidos.....	104
8.1.) Etapa de puesta.....	104
8.2.) Etapa de incubación y pichones	104
9) Análisis estadísticos	104
Resultados	105
1) Validación de la clasificación de zonas de alta y baja carga ganadera	105
2) Relación entre ganadería y vegetación	105
2.1.) Diferencias en la estructura de la vegetación entre zonas de alta y baja carga ganadera	105
3) Relación entre ganadería y comunidad de artrópodos	106
4) Relación entre ganadería y comunidad de aves	112
4.1) Aves a nivel general.....	112
4.2.) Aves depredadoras	114
5) Frecuencia e intensidad del parasitismo y huevos punzados.....	117
6) PCA y Permanova.....	118
7) Relación entre ganadería y éxito del nido	120
7.1.) Éxito del nido en la etapa de puesta.....	120
7.2.) Éxito del nido en la etapa de incubación y pichones	121
Discusión.....	127
Referencias	133

Anexo	141
CAPÍTULO IV: RASGOS COMPORTAMENTALES PARENTALES Y SU RELACIÓN CON EL ÉXITO DEL NIDO	145
Introducción.....	146
Objetivos e hipótesis	149
Métodos	150
1) Recolección de datos y sistema modelo	150
1.1) Diferenciación sexual	150
2) Evaluación de la neofobia	152
3) Experimentos de aversión al riesgo	155
4) Análisis estadísticos	159
5) Análisis multivariados	159
6) Análisis del sexo.....	160
Resultados	161
1) Éxito del nido y neofobia	161
2) Éxito del nido y aversión al riesgo.....	162
2.1.) Perturbación humana.....	162
2.2.) Modelo de depredador	163
3) Relación entre neofobia y aversion al riesgo.....	166
4) Análisis por sexo.....	168
4.1) Variables de neofobia y sexo	168
4.2) Variables de aversión al riesgo y sexo	169
4.3.) Perturbación humana	171
Discusión.....	172
Referencias	176
Anexo	183
CAPÍTULO V: DISCUSIÓN GENERAL	184
Discusión general	185
Limitaciones y futuras líneas de trabajo	186
Variabilidad Climática a Gran Escala e Hidrología Local	187
La Huella Química de la Actividad Agropecuaria.....	190
Contaminación por Plásticos: Una Amenaza Emergente.....	191
Conclusión.....	193

Referencias	195
Difusión de los conocimientos de esta tesis	197

AGRADECIMIENTOS



A todas esas mujeres que se animaron y fueron pioneras, que avanzaron a pesar de la corriente que les decía que no podrían. A ellas, porque sin su valentía, hoy no podría yo estar haciendo ciencia siendo mujer.

En especial, a la mujer que es mi modelo de vida: mi mamá. Por siempre impulsarme a seguir lo que me apasiona, sin importar lo que diga el entorno. Por su energía y fortaleza inigualables, por su abrazo cálido y sus consejos compartidos entre mates. Por ser un ejemplo constante, que se reinventa cada día y que sigue adelante a pesar de las adversidades.

A mi papá, que es un científico del alma y siempre me motivó en el camino de la ciencia, con su sabiduría y su mirada filosófica de la vida. Gracias por escucharme y darme consejos tan valiosos.

A mi hermano, que es todo para mí, que siempre quiere verme bien y con quien comparto el amor por el conocimiento, la curiosidad y las ganas de entender cómo funciona este mundo.

A mis amigas de toda la vida, Orne y Malu, que estuvieron presentes en cada etapa de mi crecimiento, que vinieron a visitarme a las campañas, que me dieron fortaleza y siempre creyeron en mí y celebraron mis logros como propios.

A Agus, gracias por escucharme en todo momento, ayudarme a buscar lo mejor para mí y por todas las risas compartidas.

A mis amigos de la facu con los que hicimos toda la carrera y que sin ellos hoy no estaría dónde estoy: Clari, Juli, Hugo, Lin, Marú, Camal, Cami y Lolo, gracias por estar siempre y hacerme darme cuenta que la ecología era lo mío. Gracias por todos los mates de las cursadas y qué lindo que nuestra amistad siga siempre tan viva.

A mi gatito Zeusi, mi compañero fiel, que me acompaña desde el CBC.

A mi profe Gasti de biología de la secundaria, que me impulsó a seguir la carrera hermosa de Biología y que también lo tuve de profesor en el profesorado de Exactas. Gracias por seguir todos mis pasos.

A mis amigos del Yri: Dani, Aman, Seba, Facu, Clari, Maga, Santi, Tomi, con los que compartimos lo ambiental y el amor a la naturaleza, los viajes, y las risas entre los mates.

A Cami, Cori, Pandi, Flor, Flay, Pablo y Joaco, por ser amigos que me acompañaron en cada paso y fueron mi sostén.

Al grupo de fulbito que siempre me sube los ánimos.

A todas las personas con las que conviví en Magdalena, algunas de las cuales se volvieron hermanos. Especialmente a Mari con la que compartimos el camino del doctorado y vivimos tanto juntas. A Mai y Jaz, por volverse amigas y compañeras de viaje. A Belu G. por hacer que las campañas sean mucho más divertidas y gracias por la escucha. A Nacho y Bruno, por acompañarme desde la primera campaña y en el camino del doctorado. También a Juanca, Mile, Gabi, Juani, Cami, Meli, Belu F., Pablo F., Cami, Adri, Charo, Jime, Alba, Juanma, Abril, Juan M. y Nico. Gracias por tantos momentos compartidos.

A Betti, Diego, Ceci, Romi y Agus por su compañía y apoyo.

A mis asistentes de campo: Mari, Maru, Marian y Numa, por su ayuda incondicional. También a Gabi C. y Pablo F., por acompañarme en diversas tareas.

A Marcelo por abrirme las puertas al mundo de los documentales de naturaleza y confiar siempre en mí.

A Juanjo por estar en todo momento y ser una gran compañía en estos últimos tiempos.

A las personas que ya no están en mi camino, pero que fueron fuente de inspiración y fortaleza en Magdalena. En particular, a mi abuela, que me enseñó a amar la vida.

A la Universidad de Buenos Aires, por su enseñanza de pública y de calidad. Por ser hogar y segunda casa.

A la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica y al CONICET por brindar los subsidios para llevar a cabo las investigaciones. A la beca que me brindó CONICET que me permitió aprender tanto y llegar hasta donde estoy hoy.

A todos los congresos que me dieron la oportunidad de mostrar mis resultados y algunos de ellos, becas de viaje para poder viajar a Brasil, Canadá y a Australia.

A la fundación Elsa Shaw de Pearson por permitirme investigar en el mar de pastizal.

A Juan Carlos Reboresola por sus aportes valiosos en cada charla y por su participación en la escritura de los resúmenes de congreso y en los papers.

A mi directora, Vani, mi más profundo agradecimiento por tu sabiduría y paciencia a lo largo de este camino doctoral. Gracias por motivarme siempre a sacar el mayor potencial de mí, por permitirme traer ideas nuevas a la tesis, por aconsejarme en las crisis, no solo laborales

sino también de la vida, y por confiar muchas veces más en mí de lo que yo pensé que podía ser capaz. Tu pasión, tu conocimiento y tu corazón siempre fueron una guía que me permitió llegar a donde llegue hoy. No hay palabras que abarquen del todo tu impacto, pero sí una certeza: esta tesis es también un reflejo de tu dedicación y confianza en mí.



¡¡GRACIAS VANI!!

Y, por último, a las calandrias, que me hicieron a escuchar distinto, donde ya mis ojos y oídos sonríen cada vez que las sienten cerca.



“Los que contemplan la belleza del mundo encuentran reservas de fortaleza que los acompañarán durante toda la vida.”

Rachel Carlson

"Cada molécula en un ser vivo ha viajado desde otros rincones del universo: el carbono que forma nuestros cuerpos podría haber provenido de plantas comidas por dinosaurios millones de años atrás. Es reconocer que todo está interconectado en una vasta red de ciclos y transformaciones. Esta tesis representa mi intento por desentrañar una de esas innumerables conexiones."

Rosario Jacoby

RESUMEN

Efecto de los factores ambientales, interespecíficos e intrínsecos sobre el éxito reproductivo de las aves: un estudio integral y a gran escala temporal

Se analizó la relación de diversos factores sobre el éxito del nido de la Calandria Grande (*Mimus saturninus*) en los talaes bonaerenses. Utilizando una base de datos de 20 años (2002-2022), se estudió el impacto climático y del parasitismo de cría del Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*) y se encontró que las lluvias intensas disminuyeron la probabilidad de que el nido llegue a la etapa de eclosión de huevos mientras que la temperatura media durante la incubación y los huevos parásitos se asociaron negativamente con la cantidad de huevos eclosionados. También se examinó la influencia de la ganadería. A pesar de que la misma se relacionó con una menor cobertura, densidad vegetal y diversidad de artrópodos, una mayor abundancia de depredadores aéreos y mayor intensidad de parasitismo de cría, no se relacionó significativamente con el éxito del nido de las calandrias. Finalmente, se exploraron rasgos comportamentales parentales (neofobia y aversión al riesgo), encontrando que el mayor éxito del nido se asoció con una menor aversión al riesgo pero no con el nivel de neofobia. En conjunto, la tesis evaluó de manera integral cómo la antropización, a través del cambio climático y la transformación del hábitat, junto al comportamiento defensivo de las calandrias influyen sobre el éxito del nido de esta especie.

Palabras clave: éxito del nido, Calandria Grande, *Mimus saturninus*, clima, ganadería, rasgos comportamentales, depredación, parasitismo de cría, talaes.

ABSTRACT

Effect of environmental, interspecific, and intrinsic factors on the reproductive success of birds: a comprehensive, long-term study

The relationship between various factors and the reproductive success of the Chalk-browed Mockingbird (*Mimus saturninus*) in the Buenos Aires woodlands was analyzed. Using a 20-year database (2002-2022), the impact of climate and brood parasitism by the Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*) was studied and it was found that intense rainfall decreased the probability of nests reaching the hatching stage, while mean temperature during incubation was negatively associated with the number of hatched eggs. The influence of livestock farming was also examined. Although it was associated with lower vegetation cover, vegetal density and arthropod diversity, and a higher abundance of aerial predators, livestock farming and higher brood parasitism intensity, it was not significantly related to the mockingbirds' nest success. Finally, parental behavioral traits (neophobia and risk aversion) were explored, finding that higher reproductive success was associated with lower risk aversion but not with the level of neophobia. Overall, the thesis comprehensively evaluated how anthropization, through climate change and habitat transformation, along with the mockingbirds' defensive behavior, influences the reproductive success of this species.

Keywords: reproductive success, Chalk-browed Mockingbird, *Mimus saturninus*, climate, livestock farming, behavioral traits, predation, brood parasitism, woodlands.

CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN GENERAL



Imagen: Rosario Jacoby

“Observar un tronco no es solo ver que es de madera. Es ver que lo que está muerto alguna vez estuvo vivo y hoy es refugio: arañas por debajo, hormigas que circulan mientras hongos brotan como semáforos de distintos colores. Es la vida viviendo sobre la muerte que alguna vez fue vida también: poesía, ciencia o como lo quieras llamar.”

Rosario Jacoby

Introducción General

El éxito reproductivo es clave en la dinámica poblacional y la evolución de las especies, definiéndose como la contribución genética de un individuo a las generaciones futuras (Fisher, 1930; Williams, 1966). Comprender los factores que lo modulan es, por tanto, esencial para la ecología y la biología de la conservación. En el caso de las aves, un grupo taxonómico de gran diversidad y sensibilidad ecológica, el estudio del éxito reproductivo adquiere particular relevancia, siendo el éxito del nido una aproximación fundamental para su estimación (Sibly y col., 2012).

Las aves presentan un espectro de estrategias de desarrollo post-eclosión. En un extremo se encuentran las especies altriciales, cuyos pichones nacen en un estado subdesarrollado: generalmente sin plumón o con plumón escaso, con los ojos cerrados y capacidades motoras muy limitadas (Mota-Rojas y col. 2023, Chen y col., 2019; Fig. 1A). Esto contrasta marcadamente con las especies precociales, cuyas crías son capaces de moverse y seguir a sus padres poco después de nacer (Gill, 2003; Fig. 1B).

Una consecuencia directa del desarrollo altricial es que los pichones deben permanecer un período prolongado en el nido (comportamiento nidícola) (Mota-Rojas y col., 2023). Durante esta etapa son incapaces de modificar las condiciones a las que están sometidos ya que no pueden buscar activamente un lugar más protegido o térmicamente adecuado (Mota-Rojas y col., 2023). El término altricial, derivado del latín *alere* ("*nutrir*"), subraya la gran dependencia de estas crías del cuidado parental (Mota-Rojas y col., 2023). Esto los vuelve particularmente vulnerables a las condiciones climáticas las cuales impactan de forma más directa que en especies precociales que pueden tener cierta movilidad o desarrollar antes la termorregulación (Mota-Rojas y col., 2023). Además, durante este periodo, los pichones dependen completamente de sus progenitores para la obtención de alimento, la termorregulación (mediante el empolle) y la protección contra depredadores y condiciones climáticas adversas (Mota-Rojas y col., 2023; Gill, 2003). Aunque durante esta etapa experimentan un crecimiento acelerado, hipotetizado como una estrategia para minimizar el tiempo de máxima vulnerabilidad (Starck y Ricklefs, 1998), permanecen obligatoriamente en el sitio del nido hasta que desarrollan las plumas y la capacidad de volar (empluman) y abandonan el nido, volviéndose volantones (Mota-Rojas y col., 2023).

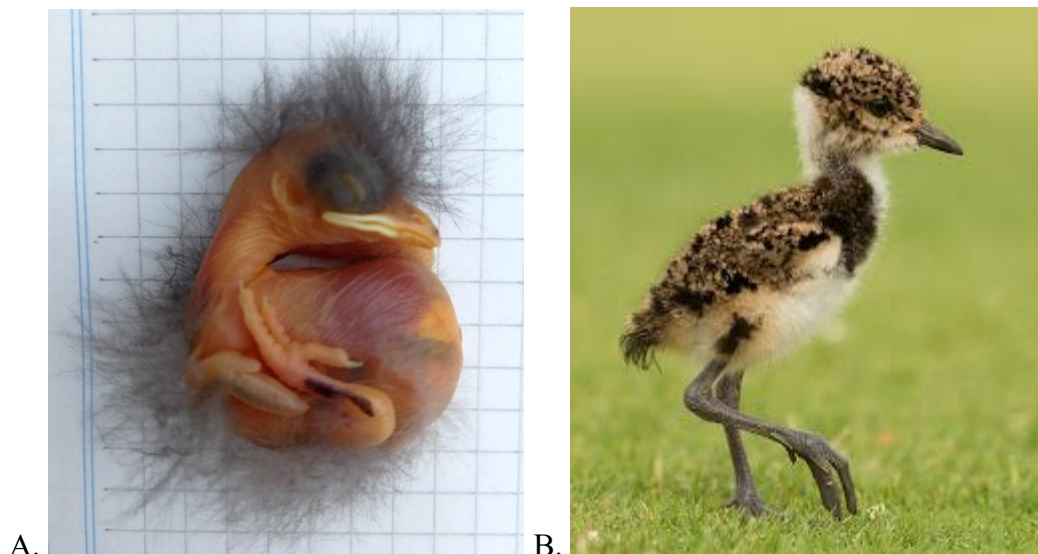


Fig 1. – Estrategias de Desarrollo post- eclosión: A. Pichón Altricial (Calandria Grande, *Mimus saturninus*, Imagen: MRJ); B. Pichón Precocial (Tero, *Vanellus chilensis*, Imagen: Ana Robino)

Precisamente, la permanencia obligada en el nido durante la etapa de pichón expone a las especies altriciales de manera particular a las condiciones del entorno inmediato. A diferencia de los adultos o pichones precociales, los pichones altriciales no pueden buscar activamente refugio ante eventos meteorológicos extremos (como días de extremo calor, extremo frío o extremas lluvias) ni escapar eficazmente de los depredadores por sí mismos. Su supervivencia está, por lo tanto, íntimamente ligada tanto a las condiciones ambientales abióticas que experimentan en el nido como a las acciones de sus progenitores, incluyendo no solo el aprovisionamiento de alimento y el empolle, sino también a comportamientos clave como la defensa del nido contra amenazas (Martin, 1995; Montgomerie y Weatherhead, 1988; Lima, 2009; Ghalambor y Martin, 2001).

Evaluar el éxito del nido en estas aves implica cuantificar la supervivencia a través de distintas fases críticas: desde la viabilidad de los huevos (número de huevos que logran eclosionar) hasta la supervivencia de los pichones hasta que abandonan el nido (número de pichones que se vuelven independientes). Una vez que se vuelven volantes, el seguimiento se torna complejo debido a su tamaño (principalmente en el grupo de los Paseriformes, que son especies de pequeño porte), movilidad y a menudo comportamiento críptico, especialmente en hábitats complejos o durante períodos largos. Esto presenta desafíos

logísticos y metodológicos considerables, incluso con herramientas como la radiotelemetría, dadas las limitaciones existentes (tamaño y peso del transmisor, duración de la batería, posibles efectos sobre el comportamiento o la supervivencia del ave, costos y la dificultad para distinguir entre mortalidad y dispersión) (Kenward, 2001; Naef-Daenzer y col., 2001). En consecuencia, numerosos estudios, incluyendo esta tesis, se centran en cuantificar el éxito en la etapa del nido. Este enfoque se justifica no solo por su viabilidad metodológica, sino porque el éxito en el nido representa un componente crítico de su reproducción (Martin, 1995; Ricklefs, 1969).

Las aves son un grupo particularmente sensible a las alteraciones ambientales y su capacidad para criar descendencia viable se ve crecientemente desafiada por los rápidos cambios que experimenta nuestro planeta. La acelerada intensificación de la actividad antropogénica ha generado un panorama de modificaciones ambientales sin precedentes, incluyendo el cambio climático global (IPCC, 2023), la transformación y fragmentación de hábitats naturales (Wilcove, 1985, Winter y col., 2000, Askins, 2007) y la expansión de actividades productivas como la ganadería (Evans y col., 2015, Filazzola y col., 2020). Comprender cómo las aves responden a estos múltiples desafíos y cuáles son los factores que modulan su capacidad reproductiva resulta crucial para la conservación de la gran biodiversidad de las aves, especialmente en regiones como América del Sur, donde los estudios a largo plazo sobre estas interacciones son aún limitados (Pacifci y col., 2015; Vaissi, 2022).

Sitio de estudio

Esta investigación se llevó a cabo en la Reserva Natural Privada de Objetivos Definidos Mixtos, Educativos y Botánicos El Destino, ubicada en Magdalena (17 m s.n.m., 35°08'S, 57°23'O), en la provincia de Buenos Aires, Argentina. El área de estudio comprende un ecosistema de pastizal con parches de monte dominados por tala (*Celtis ehrenbergiana*), coronillo (*Scutia buxifolia*) y molle (*Schinus longifolius*), en una zona de transición entre la región Pampeana y el Espinal (Arturi y Goya, 2004). Este ecosistema enfrenta serios desafíos de conservación debido a la transformación del hábitat para actividades agropecuarias (Arturi y Goya, 2004, Arturi y col., 2006).

Sistema modelo

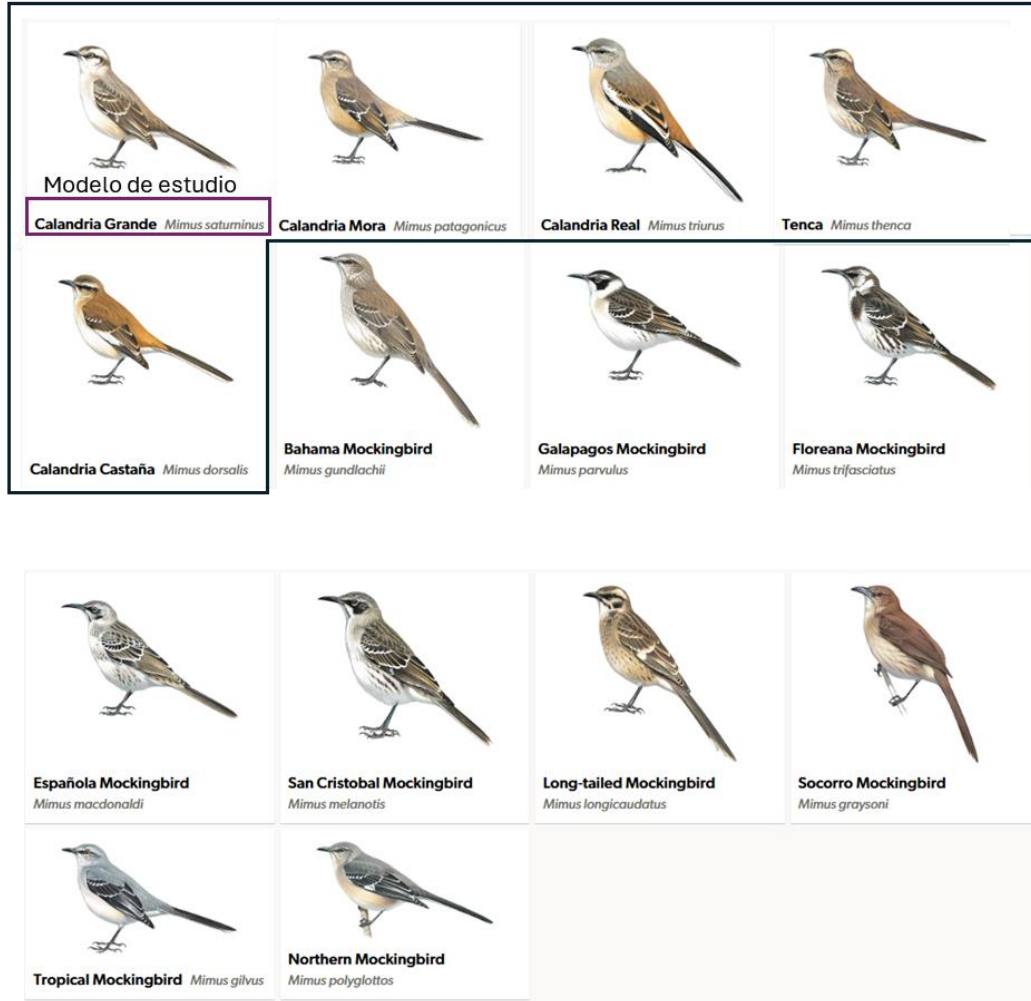
La familia Mimidae está compuesta por 35 especies, de 10 géneros diferentes (Fig. 2) (Winkler y col., 2020). El género *Mimus* posee 14 especies, de las cuales 5 se encuentran en Argentina (Fig. 3) (Winkler y col., 2020). La Calandria Grande (*Mimus saturninus*, en adelante calandria) es una especie de ave passeriforme altricial, residente, territorial y común en diversos ambientes de América del Sur, incluyendo los talaes dentro de la región pampeana de Argentina ((Fraga, 1985; Ridgely y Tudor, 1989; Narosky y Yzurieta, 2010; Fig. 3).



Fig. 2 – Familia Mimidae y 10 géneros (Winkler y col. 2020)

Mimus sp. en todo el mundo

Mimus sp. en Argentina



A.

B.



Fig 3. – A. Especies del género *Mimus* en todo el mundo (adaptado de Winkler y col. 2020) donde las remarcadas en negro son las que se distribuyen en Argentina mientras que la especie en estudio se indica con un recuadro violeta.; B. *Mimus saturninus* (Imagen: Rodolfo Capdevielle)

Se considera una especie generalista debido a su amplia dieta, que incluye principalmente artrópodos y frutos pequeños (Fraga, 1985; Sick, 1997), como también pequeños anfibios (Crudele observación personal 2025), y su capacidad para habitar una variedad de entornos, desde naturales hasta modificados por el hombre. Construyen sus nidos en arbustos o pequeños árboles con follaje denso (Fraga 1985). Los nidos son abiertos (diámetro externo de 20-25 cm) en forma de taza, revestido internamente con fibras finas y cerdas de caballo, generalmente construidos en árboles o arbustos a una altura promedio de 1.5 m (Fiorini y col., 2009). Las calandrias mantienen su territorio durante todo el año (Fraga, 1985). En la Figura 4 se observan los territorios de esta especie que se siguieron al menos durante una temporada reproductiva en el sitio de estudio, en Magdalena, Buenos Aires desde 2002 hasta 2022. La cantidad de territorios activos (con presencia de pareja nidificando) puede variar en las distintas temporadas.



Fig. 4 – Mapa de territorios monitoreados de *Mimus saturninus* en el sitio de estudio Magdalena, Buenos Aires desde 2002 hasta 2022.

El parasitismo de cría obligado interespecífico es una estrategia reproductiva en la que la especie parásita deposita los huevos en nidos de otras especies, las hospedadoras, que brindan cuidados parentales a los huevos y pichones parásitos (Davies, 2010). Algunos parásitos eliminan a los pichones del hospedador, mientras que otros, como los tordos del género *Molothrus*, comparten el nido con ellos (Davies 2010). El parasitismo reduce el éxito del nido de los hospedadores a través de diversos mecanismos (Soler, 2017) como la remoción o daño de huevos del hospedador por parte del parásito, la competencia por alimento entre pichones parásitos y hospedadores, y el aumento del riesgo de depredación debido los pedidos de alimento más intensos y duraderos que realizan los pichones parásitos (Soler, 2017; Kilner, 2003; Fiorini y col., 2014).

La calandria es parasitada por el Tordo Renegrado (*M. bonariensis*, de aquí en adelante tordo, Fig. 5). La calandria es de mayor tamaño que el Tordo (75 g vs 45–55 g, respectivamente)

(Mason 1987, Ortega, 1998; Sackmann y Reboreda 2003). En sus nidos, las calandrias ponen entre 3 y 5 huevos, y la incubación, que dura entre 13 y 14 días, comienza generalmente con la puesta del penúltimo huevo (Herman y col., 2023; Crudele y col., 2024, Fig. 6). Al nacer, los pichones de calandria pesan aproximadamente 6 g y abandonan el nido alrededor de los 13 días volviéndose volantes (Herman y col., 2023; Crudele y col., 2024, Fig. 6). En cambio, la incubación de los huevos de tordo dura entre 11 y 13 días, y la frecuencia de parasitismo varía entre 66% y 89%, y la intensidad entre 2 y 3 huevos de tordo por nido parasitado, con un rango de 1 a 8 huevos (Fiorini y Reboreda, 2006; Gloag y col., 2012; Gloag y col., 2014, Fig 6). Las hembras de tordo perforan uno o más huevos cuando visitan los nidos de las calandrias durante la etapa de puesta (Fiorini y col., 2014), y este comportamiento precede al parasitismo (Gloag y col., 2012).



Fig. 5 – Hembra y macho adultos de Tordo Renegrido (*M. bonariensis*)

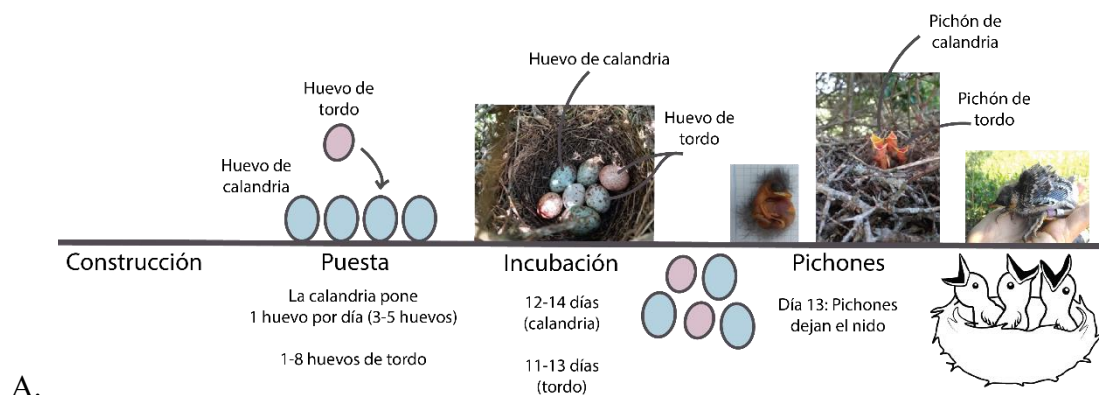




Fig. 6 – A. Esquema cronológico del nido en sus diferentes etapas; B. Nido en etapa de huevos (3 huevos de fondo verdoso de calandria y 4 huevos blancos manchados de tordo); C. Nido en etapa de pichones (3 pichones con boca roja de tordo y uno de calandria con boca amarilla).

Además del parasitismo, la depredación de nidos representa una presión selectiva significativa para muchas aves (Ricklefs, 1969; Martin, 1995). La depredación puede influir fuertemente en los comportamientos parentales, como la selección del sitio de nidificación y la defensa del nido (Montgomerie y Weatherhead, 1988). En el sitio de estudio, las calandrias poseen en promedio una alta tasa de depredación, ya que el 52% de los nidos fracasa debido a depredadores (Herman y col., 2023). Los depredadores identificados en el trabajo de Herman y col. (2023) en el sitio de estudio incluyen principalmente aves, reptiles y mamíferos, siendo las especies registradas: Carancho (*Caracara plancus*), Taguató (*Rupornis magnirostris*), Chimango (*Daptrius chimango*), Lagarto Overo (*Salvator merianae*), Culebra patagónica (*Philodryas patagoniensis*) y Gato Montés (*Leopardus geoffroyi*) (Fig 7).



Fig. 8 – Imágenes de depredadores de calandria en la Reserva El Destino: A. Culebra patagónica (imágenes de Michael Male); B. Carancho; C. Gato montés melánico (imágenes de Herman y col. 2023)

En este contexto, la calandria emerge como un sistema modelo de gran relevancia para investigar las complejas interacciones entre el ambiente, los rasgos comportamentales parentales y el éxito del nido en el ecosistema de los talaes bonaerenses dentro de la región pampeana argentina.

La presente tesis doctoral plantea la pregunta central de cómo diferentes factores ambientales y comportamentales, actuando a distintas escalas, influyen en el éxito del nido de la Calandria Grande en su ambiente natural. Para abordar este interrogante, la investigación se estructura en tres ejes principales:

Condiciones climáticas: Se analiza la relación entre el clima predominante (temperatura media y precipitación total) y de los eventos meteorológicos extremos (número de días de

extremas lluvias, extremo calor y extremo frío) con las diferentes etapas del ciclo reproductivo de la calandria, específicamente durante los períodos de incubación y desarrollo de los pichones.

Modificaciones del hábitat asociadas a la ganadería: Se investiga cómo la intensidad ganadera, evaluada a través de la proporción de bosta y la diferenciación espacial entre zonas de alta y baja carga, se relaciona con la calidad del hábitat del pastizal pampeano, la comunidad de artrópodos y depredadores aéreos, y su relación con el éxito del nido de la Calandria Grande.

Rasgos comportamentales parentales (neofobia y aversión al riesgo): Se explora cómo la variación en la neofobia (respuesta ante un objeto novedoso) y la aversión al riesgo (latencia en regresar al nido y acercarse a un modelo de depredador) de parejas reproductivas de Calandria Grande se relaciona con la supervivencia de los nidos durante la etapa de pichones.

Al analizar la relación entre estos tres ejes de investigación y el éxito del nido, esta tesis busca proporcionar una comprensión más integral de los factores que determinan el éxito del nido de la Calandria Grande en un escenario de cambio ambiental. Los resultados obtenidos no solo contribuyen al conocimiento de la ecología reproductiva de esta especie en particular, sino que también ofrecerán información valiosa para comprender las respuestas de la avifauna pampeana a los desafíos ambientales actuales y para el diseño de estrategias de conservación efectivas en paisajes productivos donde la coexistencia entre la vida silvestre y las actividades humanas es una necesidad creciente (Costanza y col., 1997).

La tesis se estructura en los siguientes capítulos: El Capítulo II profundiza en la relación de las variables climáticas y el éxito del nido de la Calandria Grande durante las etapas de incubación y pichones. El Capítulo III se centra en el análisis del impacto de la intensidad ganadera sobre la estructura del hábitat, la disponibilidad de recursos y la comunidad de depredadores aéreos, y su relación con el éxito del nido de la especie. Finalmente, el Capítulo IV explora el papel de los rasgos comportamentales parentales de neofobia y aversión al riesgo en la supervivencia de los nidos durante la etapa de pichones. En el Capítulo V se realiza una discusión integral de los capítulos previos.

Referencias

- Acerbi, y J. Corcuera (2005) (Eds.), *La Situación Ambiental Argentina* (pp. 373–375). Fundación Vida Silvestre Argentina.
- Arturi, M. F., y Goya, J. F. (2004). Estructura, dinámica y manejo de los talaes del NE de Buenos Aires. En M. F. Arturi, J. L. Frangi, y J. F. Goya (Eds.), *Ecología y manejo de los bosques de Argentina* (pp. 1–24). Editorial de la Universidad Nacional de La Plata.
- Arturi, M. F., Goya, J. F., y Frangi, J. L. (2006). El manejo de los talaes de Magdalena y Punta Indio como estrategia para su conservación. En A. Brown, U. Martínez Ortiz, M.
- Askins, R. A., Chávez-Ramírez, F., Dale, B. C., Haas, C. A., Herkert, J. R., Knopf, F. L., y Vickery, P. D. (2007). Conservation of grassland birds in North America: Understanding ecological processes in different regions: Report of the AOU Committee on Conservation. *Ornithological Monographs*, 64, iii–46. <https://doi.org/10.2307/40166905>
- Chen, C.-K., Chuang, H.-F., Wu, S.-M., y Li, W.-H. (2019). Feather evolution from precocial to altricial birds. *Zoological Studies*, 58, e24. <https://doi.org/10.6620/ZS.2019.58-24>
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R. G., Sutton, P., y van den Belt, M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387(6630), 253–260. <https://doi.org/10.1038/387253a0>
- Crudele, I., Riovitti, B., Reboreda, J. C., y Fiorini, V. D. (2024). Behavior and survival of parasitic Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*) fledglings. *Current Zoology*, 70(1), 1–9. <https://doi.org/10.1093/cz/zoae073>
- Davies, N. (2010). *Cuckoos, cowbirds and other cheats*. A&C Black.
- Evans, D. M., Villar, N., Littlewood, N. A., Pakeman, R. J., Evans, S. A., Dennis, P., Skartveit, J., y Redpath, S. M. (2015). The cascading impacts of livestock grazing in upland ecosystems: A 10-year experiment. *Ecosphere*, 6(3), 1–15. <https://doi.org/10.1890/es14-00316.1>

Filazzola, A., Brown, C., Dettlaff, M. A., Batbaatar, A., Grenke, J., Bao, T., Peet, M., y Lkhagva, A. (2020). The effects of livestock grazing on biodiversity are multi-trophic: A meta-analysis. *Ecology Letters*, 23(8), 1298–1309. <https://doi.org/10.1111/ele.13527>

Fiorini, V. D., y Reboreda, J. C. (2006). Costs of brood parasitism to Chalk-browed Mockingbirds: Experimental evidence. *Journal of Field Ornithology*, 77(4), 423–429. <https://doi.org/10.1163/156853909x433338>

Fiorini, V. D., Tuero, D. T., y Reboreda, J. C. (2009a). Host behaviour and nest-site characteristics affect the likelihood of brood parasitism by shiny cowbirds on chalk-browed mockingbirds. *Behaviour*, 146(10), 1387–1404. <https://doi.org/10.1163/156853909x433338>

Fiorini, V. D., Gloag, R., Kacelnik, A., y Reboreda, J. C. (2014). Strategic egg destruction by brood parasitic cowbirds? *Animal Behaviour*, 93, 229–235. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.04.038> Fisher, R. A. (1930). *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.27468>

Fraga, R. M. (1985). Host-parasite interactions between Chalk-browed Mockingbirds and Shiny Cowbirds. *Ornithological Monographs*, 36, 818–840. <https://doi.org/10.2307/40168319>

Ghalambor, C. K., y Martin, T. E. (2001). Fecundity-survival trade-offs and parental risk-taking in birds. *Science*, 292(5516), 494–497. <https://doi.org/10.1126/science.1059379>

Gill, F. B. (1995). *Ornithology*. Macmillan.

Gloag, R., Fiorini, V. D., Reboreda, J. C., y Kacelnik, A. (2012). Brood parasite eggs enhance egg survivorship in a multiply parasitized host. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1734), 1831–1839. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.2047>

Gloag, R., Fiorini, V. D., Reboreda, J. C., y Kacelnik, A. (2013). The wages of violence: Mobbing by mockingbirds as a frontline defence against brood-parasitic cowbirds. *Animal Behaviour*, 86(5), 1023–1029. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.09.007>

Herman, J. M., Fiorini, V. D., Crudele, I., Reboreda, J. C., Pladas, S. A., Watson, A. P., Bush, S. E., y Clayton, D. H. (2023). Co-parasitism in the face of predation: Effects of natural

enemies on a neotropical mockingbird. *Journal of Animal Ecology*, 92(10), 1992–2004. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13991>

IPCC. (2023). *Climate change 2023: Synthesis report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (H. Lee y J. Romero, Eds.). IPCC.

Kenward, R. E. (2001). *A manual for wildlife radio tagging*. Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-012404242-9/50002-7>

Kilner, R. M. (2003). How selfish is a cowbird nestling? *Animal Behaviour*, 66(3), 569–576. <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2204>

Lima, S. L. (2009). Predators and the breeding bird: Behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological Reviews*, 84(3), 485–513. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00085.x>

Martin, T. E. (1995). Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecological Monographs*, 65(1), 101–127. <https://doi.org/10.2307/2937160>

Mason, P. (1987). Pair formation in cowbirds: Evidence found for screaming but not shiny cowbirds. *The Condor*, 89(2), 349–356. <https://doi.org/10.2307/1368487>

Montgomerie, R. D., y Weatherhead, P. J. (1988). Risks and rewards of nest defence by parent birds. *The Quarterly Review of Biology*, 63(2), 167–187. <https://doi.org/10.1086/415838>

Mota-Rojas, D., Marcet-Rius, M., Domínguez-Oliva, A., Buenhombre, J., Daza-Cardona, E. A., Lezama-García, K., Bienboire-Frosini, C., Orihuela, A., y Martínez-Burnes, J. (2023). Parental behavior and newborn attachment in birds: Life history traits and endocrine responses. *Frontiers in Psychology*, 14, 1183554. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2023.1183554>

Naef-Daenzer, B., Widmer, F., y Nuber, M. (2001). Differential dispersal rates of great tit *Parus major* and blue tit *P. caeruleus* offspring in a patchy habitat. *Journal of Animal Ecology*, 70(5), 755–765. <https://doi.org/10.1046/j.0021-8790.2001.00533.x>

Narosky, T., y Yzurieta, D. (2010). *Aves de Argentina y Uruguay: Guía de identificación*. Vázquez Mazzini Editores.

Ortega, C. P. (1998). *Cowbirds and other brood parasites*. University of Arizona Press.
<https://doi.org/10.1353/book.109738>

Pacifici, M., Foden, W. B., Visconti, P., Watson, J. E., Butchart, S. H., Kovacs, K. M., Rondinini, C., et al. (2015). Assessing species vulnerability to climate change. *Nature Climate Change*, 5(3), 215–224. <https://doi.org/10.1038/nclimate2448>

Ricklefs, R. E. (1969). An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 9, 1–48. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.9>

Ridgely, R. S., y Tudor, G. (1989). *The birds of South America, Volume I: The oscine passerines*. University of Texas Press.

Sackmann, P., y Reboreda, J. C. (2003). A comparative study of Shiny Cowbird parasitism of two large hosts, the Chalk-browed Mockingbird and the Rufous-bellied Thrush. *The Condor*, 105(4), 728–736. <https://doi.org/10.1093/condor/105.4.728>

Sibly, R. M., Witt, C. C., Wright, N. A., Venditti, C., Jetz, W., y Brown, J. H. (2012). Energetics, lifestyle, and reproduction in birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(27), 10937–10941. <https://doi.org/10.1073/pnas.1206512109>

Sick, H. (1997). *Ornitologia Brasileira*. Editora Nova Fronteira.

Soler, M. (2017). Long-term coevolution between avian brood parasites and their hosts. *Biological Reviews*, 92(2), 1134–1152. <https://doi.org/10.1111/brv.12280>

Starck, J. M., y Ricklefs, R. E. (Eds.). (1998). *Avian growth and development: Evolution within the altricial-precocial spectrum*. Oxford University Press.
<https://doi.org/10.1093/oso/9780195106084.003.0001>

Vaissi, S. (2022). Response of Iranian lizards to future climate change by poleward expansion, southern contraction, and elevation shifts. *Scientific Reports*, 12, 6330. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-06330-4>

Wilcove, D. S. (1985). Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds. *Ecology*, 66(4), 1211–1214. <https://doi.org/10.2307/1939174>

Williams, G. C. (1966). *Adaptation and natural selection: A critique of some current evolutionary thought*. Princeton University Press.

Winkler, D. W., Billerman, S. M., y Lovette, I. J. (2020). Mockingbirds and thrashers (*Mimidae*), version 1.0. En S. M. Billerman, B. K. Keeney, B. K. Rodewald, y T. S. Schulenberg (Eds.), *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology. <https://doi.org/10.2173/bow.mimida2.01>

Winter, M., Johnson, D. H., y Faaborg, J. (2000). Evidence for edge effects on multiple levels in tallgrass prairie. *The Condor*, 102(2), 256–266. <https://doi.org/10.1093/condor/102.2.256>

CAPÍTULO II: CLIMA Y RELACIÓN CON ÉXITO DEL NIDO



Imagen: Rosario Jacoby

Estudiar procesos tan largos nos hace replantearnos que hoy habitamos un casillero único. Somos la suma de todos esos casilleros, con sus temperaturas, sus lluvias, sus días de calor extremo y de frío extremo.

Cada día es un cuadro distinto, con un tinte propio. Y donde estemos parados, frente a nuestras determinadas condiciones y contextos, el clima nos pintará de un color diferente.

Agradezco por el contexto que me hizo hoy estar escribiendo esto. Y es en nuestra esencia, el decidir qué hacer con ese cuadro que se va armando día a día. Ese cuadro que, visto a la distancia, es llamado vida.

Rosario Jacoby

Introducción

La temperatura media global de la Tierra está aumentando, y este proceso se ha acelerado rápidamente en los últimos 50 años (IPCC, 2023). Si bien es cierto que el clima de la Tierra pasa por ciclos regulares de aproximadamente 41,000 años (ciclos de Milankovitch), hay evidencia concluyente de que la mayoría del calentamiento global reciente es atribuible a la interferencia antropogénica con el sistema climático, principalmente a través de las emisiones de gases de efecto invernadero (Kerr, 1978; IPCC, 2023). Además, ha habido un aumento en la frecuencia y magnitud de los eventos meteorológicos extremos, y se espera que este aumento continúe en el futuro cercano (IPCC, 2023). Los modelos meteorológicos predicen que habrá más días con altas temperaturas y precipitaciones intensas en muchas regiones del mundo (IPCC, 2023). Las anomalías más significativas ocurren en verano, la estación en la que tiene lugar la mayor productividad biológica (Hansen y Ruedy, 2012) y, por lo tanto, el momento en el que el cambio climático probablemente tendrá el mayor impacto en los ecosistemas. Se ha propuesto que los eventos meteorológicos extremos son la causa de la mortalidad masiva en aves y se sugiere que podrían ser una de las causas detrás del colapso de comunidades completas de aves (Fey y col., 2015; Riddell y col., 2019).

Las poblaciones de aves son indicadores particularmente sensibles del cambio climático, ya que su dinámica reproductiva está íntimamente relacionada con los estímulos meteorológicos. Los individuos adultos de aves expuestos a un ambiente desafiante pueden reducir su inversión en la incubación, el empolle o la provisión de alimento a los pichones para mantener su homeostasis (Cunningham y col., 2021). La menor atención al nido aumenta la exposición del nido a condiciones meteorológicas adversas (Coe y col., 2015) y las aves que tienen nidos abiertos son más sensibles a las condiciones climáticas adversas que aquellas que anidan en cavidades (Mainwaring y col., 2014).

Durante el período de incubación, las temperaturas que no son óptimas pueden afectar el intercambio de gases entre los huevos y el ambiente. Normalmente, los huevos de la mayoría de las especies de aves pierden entre el 10% y el 20% de su masa durante el período de incubación debido a la difusión pasiva de vapor de agua a través de la cáscara hacia el aire del ambiente. La pérdida inadecuada de agua puede causar la muerte del pichón durante la eclosión del huevo, ya que este no logra inflar completamente sus pulmones (Noiva y col.,

2014). Las temperaturas extremadamente altas durante el período de incubación pueden provocar el sobrecalentamiento de los huevos, interrumpiendo el desarrollo embrionario y reduciendo el éxito de la eclosión, mientras que el clima extremadamente frío puede obstaculizar o interrumpir el desarrollo adecuado de los embriones (Webb, 1987; DuRant y col., 2013; Reyna, 2019). Las altas precipitaciones conducen a la pérdida de calor de los huevos debido al aumento de la conductividad y la reducción de las propiedades aislantes de los materiales del nido húmedo, mientras que la lluvia extrema puede inundar los nidos, causando que los embriones se ahoguen, reduciendo el éxito de la eclosión y aumentando el fracaso del nido (Thompsoan y Furness, 1991; Hilton y col., 2004).

En el período de los pichones, las condiciones meteorológicas pueden reducir el éxito reproductivo de las aves tanto directamente a través de los efectos sobre el enfriamiento o calentamiento de las crías (Cunningham y col., 2021) como indirectamente al afectar el acceso de las crías al alimento (Nord y Nilsson, 2019). Esto se debe a que puede haber menos disponibilidad de presas para los padres durante ciertas condiciones meteorológicas o a que la capacidad de los padres para adquirir alimento se vea comprometida debido a los comportamientos termorreguladores (Cunningham y col., 2021). Como tal, las crías de aves altriciales dependen en gran medida de la inversión parental para mitigar sus respuestas al desarrollo de condiciones climáticas adversas, ya que inicialmente carecen de la capacidad de termorregular por ellos mismos (Jefferies y col., 2024). La condición de los pichones puede empeorar como resultado de temperaturas ambientales altas (por ejemplo, debido a los mayores costos fisiológicos de los pichones o a la disminución de las tasas de provisión por parte de los adultos), mientras que el desarrollo subóptimo de los pichones puede ser consecuencia de bajas temperaturas (DuRant y col., 2013; Mainwaring y col., 2021). Las peores condiciones físicas de los pichones pueden dar lugar a una reducción en su supervivencia (Bourne y col., 2020). Las precipitaciones también pueden disminuir el éxito reproductivo, ya que los adultos pueden pasar más tiempo en el nido y menos tiempo buscando alimento cuando llueve más durante el día, lo que finalmente también reduce el peso de los pichones (Radford y col., 2010), lo que puede disminuir la cantidad de pichones que logran independizarse. Los pichones son particularmente vulnerables a la hipotermia si se exponen a períodos prolongados de condiciones húmedas, lo que puede resultar en tasas de supervivencia disminuidas (Schöll y Hille, 2020).

Por otro lado, la lluvia también puede mejorar la disponibilidad de alimento para las aves mediante dos vías principales. A corto plazo, la lluvia puede facilitar que los padres capturen presas, ya que las condiciones húmedas pueden ralentizar a los insectos, convirtiéndolos en objetivos más fáciles (Williams y Middleton, 2008). A largo plazo, la lluvia favorece el crecimiento de las plantas, lo que conduce a una abundancia de semillas, frutas e insectos, las principales fuentes de alimento para muchas aves (Xing y col., 2017, Lloyd, 1999). Así, la lluvia juega un papel crucial en la determinación de la disponibilidad y accesibilidad de los recursos alimenticios tanto para los padres como para los pichones.

Además del clima, otros factores pueden influir en el éxito reproductivo de las aves. El parasitismo de cría interespecífico es una estrategia reproductiva en la que una especie parásita pone sus huevos en los nidos de otras especies, los hospedadores, que brindan cuidados parentales a los huevos y pichones parásitos (Davies, 2010). Esta estrategia reduce el éxito del nido de los hospedadores a través de diversos mecanismos (Soler, 2017). Por ejemplo, el Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*), un parásito frecuente y extendido por gran parte de América del Sur y el Caribe, puede reducir el tamaño de la puesta de los hospedadores debido a las perforaciones que las hembras de los tordos realizan en los huevos de los hospedadores antes de poner sus propios huevos (Fiorini y col., 2009; Fiorini y col., 2014). Además, los pichones hospedadores pueden experimentar una mayor mortalidad como resultado de la competencia por los recursos alimenticios con el pichón parásito (Gloag y col., 2012) y un aumento en la depredación debido al intenso comportamiento de llamado de pedido de alimento (begging) del parásito que atrae a los depredadores hacia los nidos de los hospedadores (Herman y col., 2023).

Ha habido un creciente interés en el estudio de cómo las especies han respondido a los cambios meteorológicos en el pasado para predecir cómo podrían responder a futuros cambios en diferentes regiones (Pacifi y col., 2015; Vaissi, 2022). Sin embargo, los estudios locales a largo plazo sobre este tema son escasos, particularmente en la avifauna de América del Sur. Esta región, caracterizada por sus ecosistemas diversos que van desde las selvas tropicales hasta las praderas áridas, alberga una gran biodiversidad aviar que podría tener respuestas únicas ante perturbaciones climáticas.

Nuestra hipótesis es que a mayor temperatura, a mayor precipitación total y a mayor cantidad de eventos meteorológicos extremos el éxito de eclosión (1/0), el éxito de pichones (1/0), el número de huevos eclosionados y el número de volantones (pichones que superan la etapa en la que permanecen en el nido y logran abandonarlo exitosamente) es menor. En este caso tomamos en cuenta el efecto del el parasitismo de cría (huevos y pichones de tordo renegrado) para aislar el componente del clima de las interacciones bióticas. A su vez, también tuvimos en cuenta como covariables la fecha del inicio de la etapa de incubación o pichones y la duración del período. Además, hipotetizamos que algunas variables meteorológicas están influenciadas por la duración del período de incubación o pichones y/o la fecha del inicio de la etapa: la temperatura media varía con la fecha, mientras que la precipitación total y los eventos meteorológicos extremos (por ejemplo, días de lluvia extrema, días de calor extremo y frío extremo) están afectados tanto por la duración del período como por la fecha del inicio de la etapa. En este estudio, usamos un marco temporal de 20 años para analizar el impacto del clima prevalente y los eventos meteorológicos extremos en el éxito del nido de una especie de ave altricial, la Calandria Grande (*Mimus saturninus*), que es parasitada por el Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*). Nos centramos en cómo la temperatura y las precipitaciones locales durante los períodos de incubación y pichones influyen en el destino del nido, así como en la proporción de huevos que eclosionan y pichones que llegan a la etapa de volantón.

Métodos

Sección A: Análisis descriptivo del clima del sitio de estudio (1957-2022)

1) Obtención de la información meteorológica

Las temperaturas máximas y mínimas diarias (°C) y la precipitación acumulada en 24 horas (mm) desde 1957 a 2022 fueron obtenidas de la estación meteorológica de Punta Indio ubicada 20 km al sur del sitio de estudio (35°20'S, 57°17'O). Esta estación es mantenida por la Armada Argentina y la información fue provista por el Servicio Meteorológico Nacional (<https://www.smn.gob.ar>).

Para caracterizar el clima del área de estudio, se llevaron a cabo distintos análisis descriptivos utilizando los datos históricos de temperatura y precipitación:

2) Climatograma

Realizamos un análisis descriptivo de las variables meteorológicas. Se generó un diagrama climático de Walter et al. (1960) usando la función "diagwl" del paquete R Climatol (R Development Core Team, 2024). Para su elaboración, se seleccionaron únicamente los años que presentaban al menos 10 meses completos de datos y se excluyó el año 2015 por contar con menos de cuatro meses con datos disponibles. El análisis abarcó el período 1957–2022.

Además, llevamos a cabo análisis de regresión lineal para evaluar las tendencias temporales en las variables de condiciones meteorológicas predominantes (PW) y eventos meteorológicos extremos (EWE) desde 1957 hasta 2022.

3) Climodiagrama

Se graficaron los promedios mensuales de temperatura y precipitación para obtener dos indicadores clave: la amplitud térmica, definida como la diferencia entre la temperatura media del mes más cálido y la del mes más frío, y la amplitud hídrica, entendida como la variación anual en la precipitación acumulada.

4) Mapas de calor de variabilidad climática

Se construyeron mapas de calor (heatmaps) en R para representar visualmente las variaciones climáticas mensuales a lo largo del período de estudio. Los heatmaps permiten identificar

patrones temporales y anomalías de temperatura y precipitación, facilitando una lectura sincrónica de las fluctuaciones interanuales y estacionales.

5) Eventos meteorológicos extremos

En cuanto a los eventos meteorológicos extremos, incluimos el número de días de calor extremo, el número de días de frío extremo y el número de días de lluvia extrema. Los días de calor extremo y los días con lluvia extrema fueron definidos como aquellos en que la temperatura máxima diaria y la precipitación total diaria, respectivamente, superaban el percentil 85 de todos los datos históricos disponibles (desde 1957). Los días de frío extremo fueron definidos como aquellos en los que la temperatura mínima diaria era inferior al percentil 15. Para considerar la estacionalidad, se utilizaron percentiles históricos mensuales (Tabla 1). Se identificaron y analizaron eventos meteorológicos extremos, definidos como días de calor extremo, frío extremo y lluvia extrema, ocurridos entre 1957 y 2022, durante la temporada reproductiva. Así, para cada día de cada período, se comparó la temperatura máxima y los mm de precipitación con el percentil 85. Si el valor diario superaba dicho percentil, ese día se consideraba como de calor extremo o de lluvia extrema. Si el valor de la temperatura mínima del día estaba por debajo del percentil 15, entonces ese día se consideraba como de frío extremo.

Tabla 1. Valores de percentiles históricos mensuales

Mes	Calor Extremo (P85)	Frío Extremo (P15)	Lluvia Extrema (P85)
Septiembre	21,3 °C	4,0 °C	2,6 mm
Octubre	24,2 °C	7,0 °C	5,0 mm
Noviembre	27,5 °C	9,8 °C	4,0 mm
Diciembre	30,3 °C	12,5 °C	3,0 mm
Enero	31,8 °C	14,2 °C	4,0 mm

Sección B: Análisis de las variables meteorológicas en el éxito del nido (2002-2022)

1) Recolección de datos y sistema modelo

Para los análisis de esta tesis, se utilizó una base de datos de seguimiento de nidos histórica que abarca las temporadas desde 2002 hasta 2018, la cual fue complementada con datos propios recolectados siguiendo la misma metodología durante las temporadas 2019 a 2022. El año 2007 no se incluyó ya que en ese año no se tomaron datos en nidos de calandria.

Durante las temporadas reproductivas comprendidas de fines de septiembre hasta mediados de enero, se realizó una búsqueda sistemática de nidos activos dentro de los territorios de las calandrias. La localización se basó principalmente en la observación del comportamiento de los adultos, como el transporte de material para el nido o de alimento, como también en la revisión de los árboles donde se conoce que cada pareja suele construir los nidos (Fiorini y col., 2009; Fraga, 1985).

Una vez que se encontraron, se monitorearon los nidos diariamente o día por medio (como se indica en la Introducción General) para obtener parámetros reproductivos precisos. Este seguimiento se mantuvo hasta que el intento reproductivo fracasaba (por ejemplo, por depredación) o los pichones alcanzaban los 10 días de edad. Se definió el día en que la calandria ponía su primer huevo en el nido como el Día 1, marcando así el inicio del intento reproductivo. Cada huevo fue marcado individualmente con tinta indeleble según su orden de puesta y especificando si pertenecía a la especie hospedadora (calandria) o al parásito de cría, el tordo renegrido. Los pichones de calandria y tordo también fueron marcados individualmente con tinta indeleble no tóxica en el tarso poco después de nacer. En cada visita, registramos el número de huevos o pichones de calandria y de tordo.

Los pichones abandonan el nido y se vuelven volantones aproximadamente a los 13 días (Herman y col., 2023; Crudele y col., 2024). Sin embargo, si el pichón siente peligro cuando está cerca de la edad de ser volantón, por ejemplo por la presencia humana, puede intentar abandonar el nido prematuramente. Por lo tanto, el nido se revisaba por última vez cuando los pichones llegaban a los 10 días de edad y se estimó la cantidad de volantones como el número de pichones presentes ese día (Fiorini y col., 2009). Para la estimación del éxito del

nido, asumimos que un nido fue exitoso si al menos un pichón de calandria permanecía vivo hasta los 10 días de edad (Fiorini y col., 2009).

2) Selección de nidos y estimación de la duración de los períodos

Diferenciamos entre el período de incubación (680 nidos) y el período de pichones (214 nidos) porque la vulnerabilidad del nido frente a las variables meteorológicas puede variar entre estas etapas (Bordjan y Tome, 2014). La duración del período de incubación se calculó como el número de días transcurridos desde el inicio de la incubación hasta la eclosión del primer huevo o hasta el fracaso del nido durante esta etapa. Para aquellos nidos encontrados después del inicio de la incubación (213 de 680 nidos), la fecha de puesta del primer huevo se estimó retrospectivamente a partir de la fecha de eclosión. La duración del período de pichones se calculó como el número de días transcurridos desde la eclosión del primer huevo hasta que los pichones alcanzaron los 10 días de edad o hasta el fracaso del nido mientras tenía pichones. Para los nidos encontrados después de la eclosión (58 de 214 nidos), la edad de los pichones se estimó mediante regresiones lineales de la masa corporal en función de la edad (Fiorini, 2007; Herman et al., 2023), y esa edad se utilizó para estimar la fecha de eclosión y la fecha de puesta del primer huevo.

3) Variables meteorológicas

Las temperaturas máximas y mínimas diarias (°C) y la precipitación acumulada en 24 horas (mm) desde 1957 a 2022 fueron obtenidas de la estación meteorológica de Punta Indio. Con esta información, creamos dos tipos de variables meteorológicas que caracterizan las condiciones durante los períodos de incubación y pichones: condiciones meteorológicas predominantes (PW, por sus siglas en inglés) y eventos meteorológicos extremos (EWE). En las condiciones meteorológicas predominantes incluimos la temperatura media, estimada como el promedio de las temperaturas medias diarias (es decir, el promedio entre la temperatura máxima y mínima diaria), y la precipitación total, estimada como la suma de las precipitaciones diarias. En cuanto a los eventos meteorológicos extremos, incluimos el número de días de extremo calor, el número de días de frío extremo y el número de días de lluvia extrema. Los días de calor extremo y los días de lluvia extrema se definieron como el número de días en los que, la temperatura máxima diaria y la precipitación total diaria superaron el percentil 85 de todos los datos históricos disponibles, respectivamente. Los días

de frío extremo se definieron como el número de días en los que la temperatura mínima diaria estuvo por debajo del percentil 15.

4) Variables del éxito del nido

Calculamos las siguientes variables para cuantificar componentes del éxito del nido. Para el período de incubación, estimamos el éxito de eclosión (1/0): el nido se consideró exitoso (valor 1) si al menos un huevo de calandria eclosionó. Para el período de pichones, estimamos el éxito de pichones (1/0): el nido se consideró exitoso (valor 1) si al menos un pichón de calandria logró alcanzar la edad de 10 días. Los nidos se clasificaron como fracasados si fueron depredados (nido vacío), abandonados (nido con pichones muertos o huevos fríos) o si sólo eclosionaron huevos del parásito o sólo sobrevivieron pichones del parásito. Para estos análisis se usaron 680 nidos para los análisis en la etapa de incubación y 214 para los análisis en la etapa de pichones.

También realizamos un segundo conjunto de análisis utilizando sólo los nidos exitosos de cada período para calcular el éxito del nido. Para el periodo de incubación, estimamos los huevos eclosionados: el número de huevos de calandria eclosionados en los nidos donde eclosionó al menos un huevo de calandria. Para el periodo de pichones, estimamos los pichones que lograron independizarse: el número de pichones de calandria que alcanzaron el día 10 de edad en nidos donde al menos un pichón de calandria alcanzó esta edad. Para estos análisis, el número de nidos fue 387 para la etapa de incubación y 93 para la etapa de pichones.

5) Otras variables predictoras

También estimamos la fecha juliana (Fecha) como el número de días transcurridos desde el 1 de agosto de cada temporada reproductiva hasta la puesta del primer huevo del nido, y la duración del periodo, como el número de días que el nido duró en incubación o con pichones.

Las hembras de tordo frecuentemente perforan los huevos de la calandria durante el período de puesta, lo que hace que el número de huevos que inician la incubación sea generalmente menor que el número de huevos puestos en ese nido. Para los modelos del período de incubación, utilizamos el número de huevos de calandria y el número de huevos de tordo presentes en el nido el día del inicio de la incubación como variables predictoras. Para los

modelos del período de pichones, usamos el número de pichones de calandria y el número de pichones parásitos nacidos en el nido como variables predictoras. Si bien la relación entre estas variables y el éxito del nido puede parecer evidente, se incluyeron para determinar sus efectos en los modelos estadísticos (PSEM; ver abajo).

6) Análisis estadísticos

Las variables meteorológicas suelen estar correlacionadas entre sí y con otras variables que influyen sobre el éxito del nido (por ejemplo, fecha del inicio del nido, duración del período), por lo que la colinealidad puede ser un problema en modelos con múltiples predictores. Por eso, analizamos modelos por separado con condiciones meteorológicas predominantes (PW) y eventos meteorológicos extremos (EWE). Analizamos cada modelo con Piecewise Structural Equation Modeling (PSEM), una forma de análisis de “paths” (Path analyses) que resulta útil por su capacidad de incorporar trayectorias no lineales (Lefcheck, 2016) y de adaptarse a relaciones complejas entre variables meteorológicas y el éxito del nido. Los PSEM son particularmente adecuados para sistemas ecológicos, donde los conceptos teóricos suelen ser multifacéticos e influenciados por múltiples procesos (Grace et al., 2010). Al permitir la evaluación simultánea de rutas directas e indirectas, los PSEM ayudan a evitar interpretaciones erróneas que pueden surgir de análisis univariados (Grace & Keeley, 2006). Los análisis de “paths” permiten cuantificar la influencia relativa y la significancia de las relaciones entre variables mediante modelos que especifican *a priori* la direccionalidad de relaciones potencialmente causales (Olobatuyi, 2006).

Calculamos los PSEM usando el paquete de R piecewiseSEM (Lefcheck, 2016), que, a diferencia de los Structural Equation Models tradicionales (SEM), puede acomodar múltiples estructuras de error. Esta capacidad es importante porque los términos respuesta de nuestros modelos componentes tienen diferentes distribuciones. Los coeficientes del PSEM son coeficientes de regresión parcial y se interpretan de manera similar a los de una regresión simple o múltiple. La significancia estadística se consideró para $P < 0.05$ (Lefcheck, 2016). Este marco es particularmente ventajoso en estudios ecológicos donde intervienen un gran número de predictores y respuestas que se espera que se relacionen a través de redes causales complejas (Grace et al., 2010).

Para determinar la relación entre las variables predictoras y el éxito del nido y reproductivo de las calandrias, realizamos ocho análisis: 1a) Éxito de eclosión con PW, 1b) Éxito de eclosión con EWE, 2a) Éxito de pichones con PW, 2b) Éxito de pichones con EWE, 3a) Huevos eclosionados con PW, 3b) Huevos eclosionados con EWE, 4a) Pichones independizados con PW, y 4b) Pichones independizados con EWE. El año fue incluido como efecto aleatorio en todos los análisis.

Para los análisis de éxito de eclosión y de pichones usamos modelos con distribución binomial de errores y función de enlace logit, mientras que para los análisis de huevos eclosionados y pichones independizados empleamos modelos con distribución compoisson al desconocer la cantidad exacta de huevos puestos o pichones que nacen en todos los nidos (Shmueli et al., 2005) y función de enlace logit.

También evaluamos la magnitud de la variabilidad temporal (fecha del inicio del periodo) en las variables meteorológicas mediante modelos secundarios. Además, determinamos la magnitud de la asociación entre la duración del período (número de días que el nido estuvo activo) y la suma de precipitaciones y el número de días con eventos extremos que experimentó el nido. Esperamos que los nidos que duraron más días (mayor duración del período) puedan acumular más días de eventos extremos y mayores valores de precipitación. Por lo tanto, para determinar la fuerza de estas relaciones incluimos modelos secundarios en los PSEM. Específicamente, modelamos: temperatura media en función de la fecha; precipitación acumulada en función de la fecha y de la duración del período; eventos meteorológicos extremos (p. ej., lluvia extrema, días de calor extremo y frío extremo) en función tanto de la fecha como de la duración del período. Para estos modelos usamos distribución de errores gaussiana y función de enlace identidad. El año fue incluido como efecto aleatorio en todos los análisis.

Los análisis estadísticos se llevaron a cabo utilizando R versión 4.2.2 (R Development Core Team, 2024). Los valores se informaron como medias $\pm$ SE (error estándar), salvo que se indique lo contrario. Todas las diferencias se consideraron significativas para $P < 0.05$. Utilizamos la prueba de Hosmer–Lemeshow para evaluar los supuestos de los modelos binomiales (Hosmer, 2013), donde un valor P no significativo ($p > 0.05$) se consideró indicativo de un buen ajuste del modelo. Además, empleamos el paquete DHARMA en R

para la evaluación del ajuste de los modelos. El paquete DHARMA ofrece un conjunto de diagnósticos de residuos para modelos lineales generalizados, lo que permite una evaluación exhaustiva de la idoneidad del modelo. Posteriormente se generaron gráficos de diagnóstico para inspeccionar visualmente la distribución y los patrones de los residuos (Hartig, 2018).

Resultados

Sección A: Análisis descriptivo del clima del sitio de estudio (1957-2022)

1) Caracterización del sitio de estudio a nivel anual

Entre 1957 y 2022, la media anual de precipitaciones fue de 970,3 mm (rango: 476.5 – 1704.5 mm), mientras que la temperatura media anual fue de 16.2 °C (rango: 13.6 – 18.8 °C) (Fig. 1). Durante este período, febrero presentó la mayor precipitación media y enero la mayor temperatura media para todo el período (Fig. 1). Se puede observar una marcada estacionalidad (Fig. 1) donde durante todo el año nos encontramos frente a un periodo húmedo dado que siempre se supera la relación 1:2 temperatura:precipitación, indicando que la temperatura no es suficiente para evaporar totalmente la precipitación, a nivel promedio. La región experimenta períodos alternados de inundación y sequías severadas (Arturi and Goya, 2004)., pero a nivel global se caracteriza por un clima húmedo. En los heatmaps de la Figura 3 se puede también ver a nivel de días la variabilidad promedio de las 3 variables de interés: temperatura máxima, mínima y mm de precipitación.

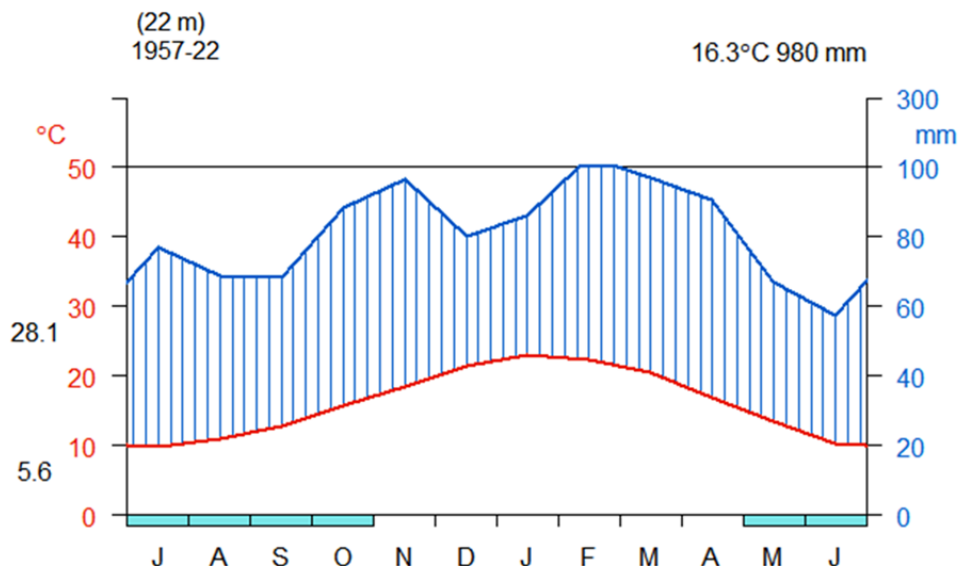


Fig. 1 – Diagramas meteorológicos según Walter y Lieth (1960), utilizando la función "diagwl" provista por el paquete de R "Climatol": (a) Estación Punta Indio 1957–2022. La temperatura media mensual se representa en el eje y y está simbolizada por una línea roja. El eje y secundario muestra la precipitación media mensual, simbolizada por una línea azul.

Cabe destacar que, cuando la precipitación mensual supera los 100 mm, la escala se incrementa de $2 \text{ mm } ^\circ\text{C}^{-1}$ a $20 \text{ mm } ^\circ\text{C}^{-1}$ para evitar valores excesivamente altos en el eje y en sitios muy húmedos. Este cambio se indica con una línea horizontal negra, y el área del gráfico por encima de ella se rellena con azul sólido. Si la línea de temperatura está por encima de la de precipitación, el período se considera seco, lo cual se indica con puntos rojos en el gráfico. Si la línea de precipitación está por encima de la de temperatura, el período se considera húmedo, lo que se indica con líneas verticales azules. Cuando la temperatura mínima media diaria es cero o positiva, el rectángulo se rellena con un azul más claro para indicar la probabilidad de heladas ese mes. Los rectángulos blancos indican meses sin días con heladas. El encabezado indica la altitud de la estación meteorológica y la temperatura y precipitación medias anuales del año representado. La temperatura máxima diaria promedio del mes más cálido y la temperatura mínima diaria promedio del mes más frío están indicadas en negro en el margen izquierdo del diagrama.

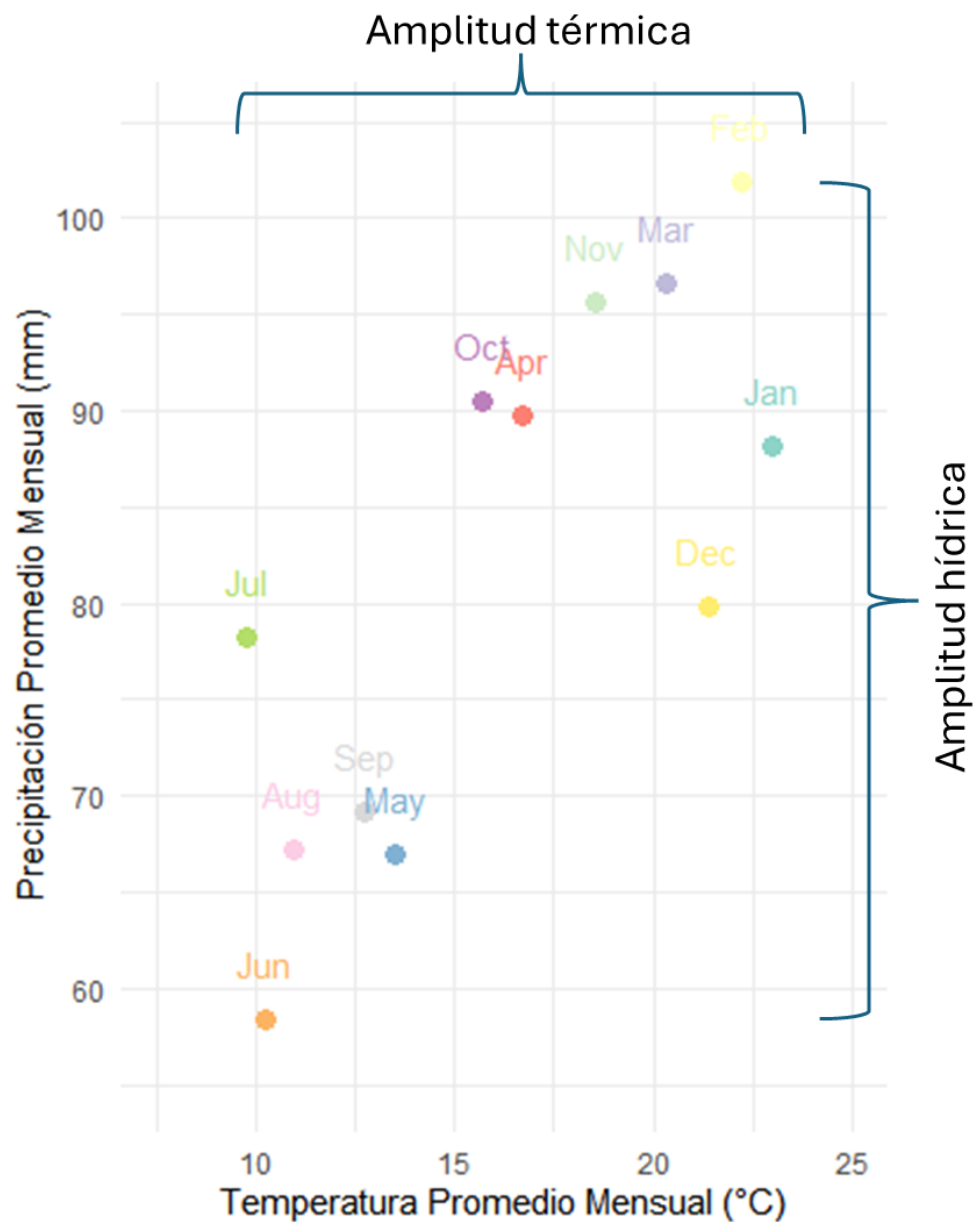
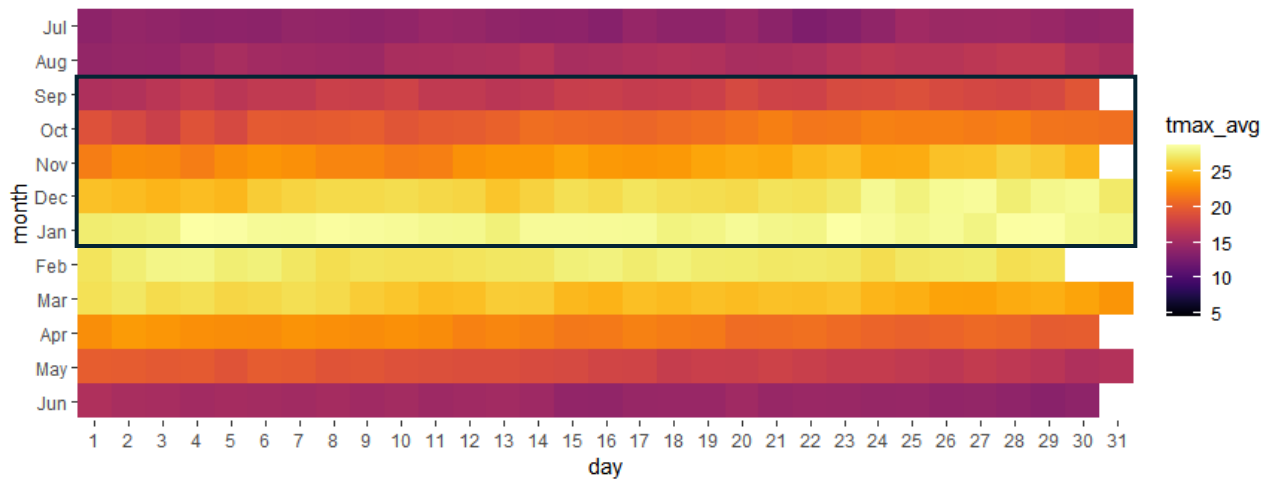
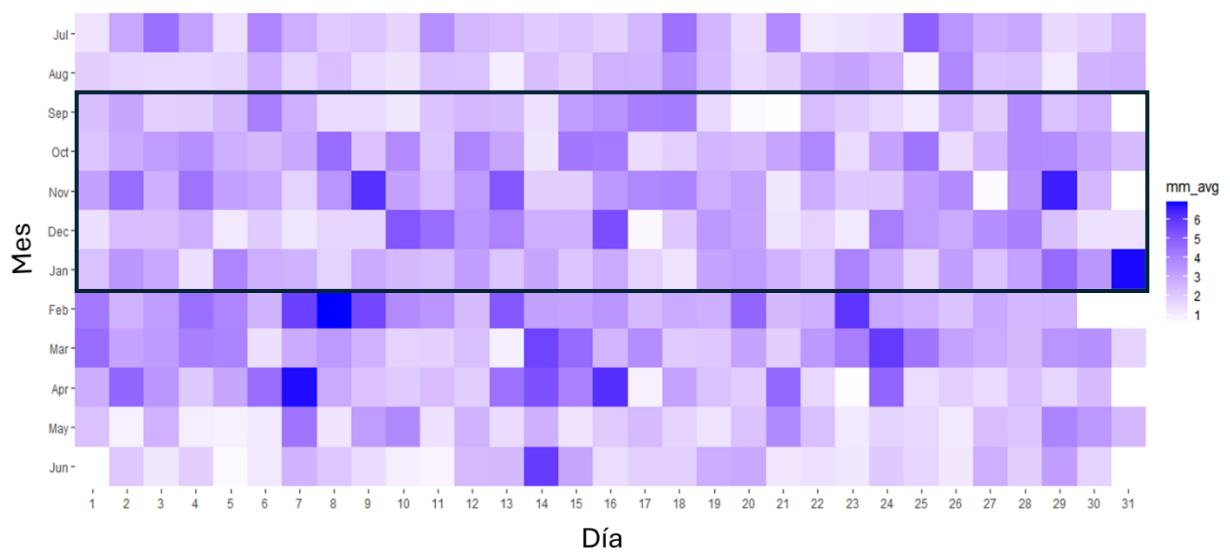


Fig. 2 – Climodiagrama donde se grafica la relación entre la precipitación promedio mensual (eje x) y la temperatura promedio mensual (eje y). Los puntos representan los valores mensuales de ambas variables para el periodo 1957-2022 de la Estación Meteorológica de Punta Indio.



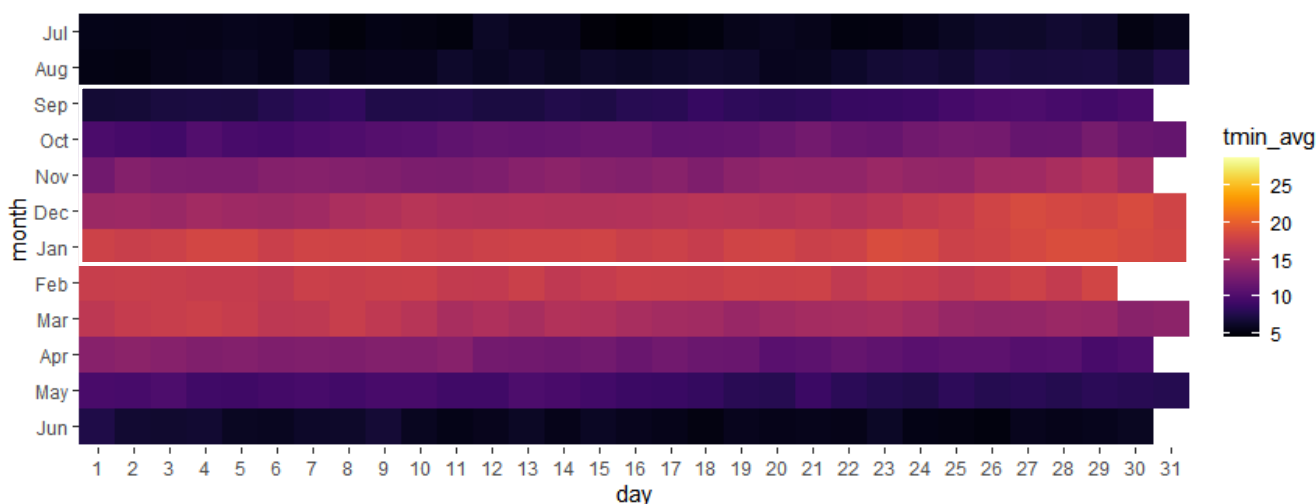
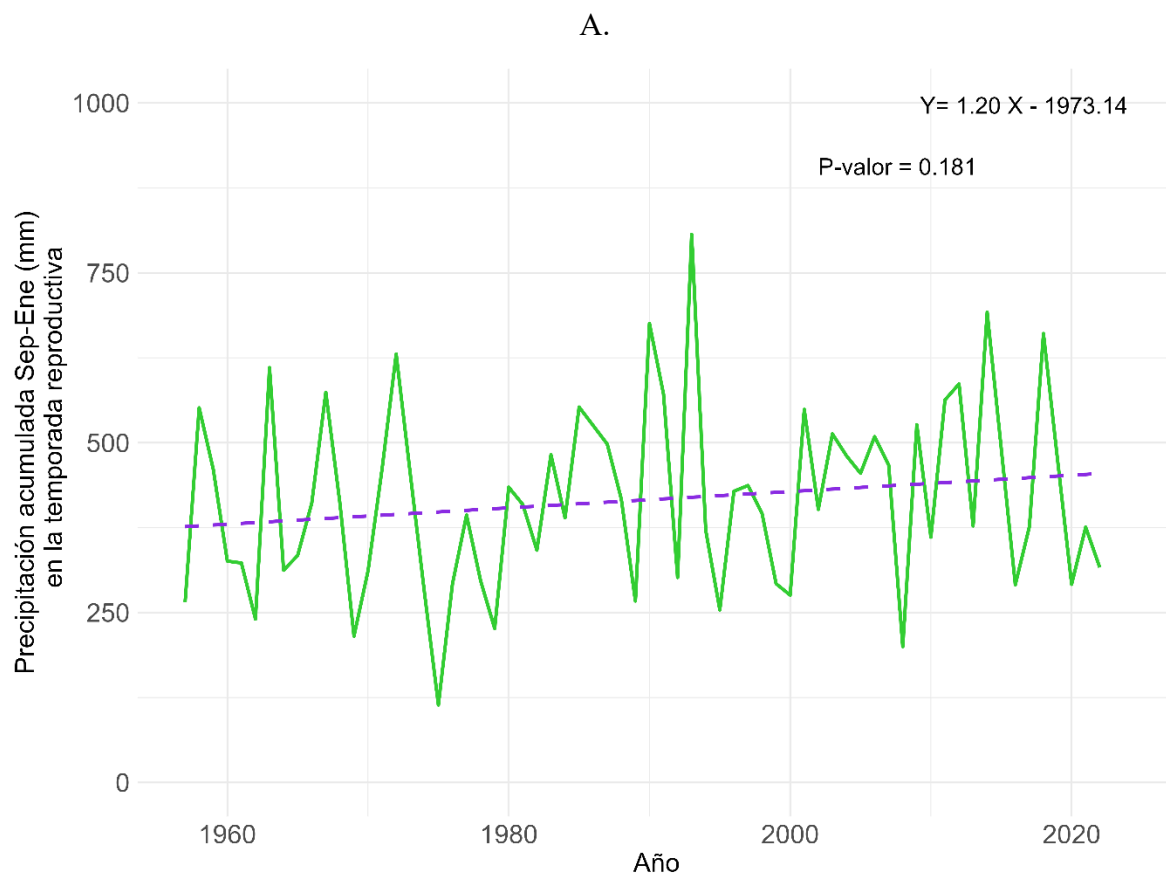


Fig. 3. Heatmaps que muestran las variaciones diarias de (a) precipitación promedio mensual, (b) tmax promedio mensual, y (c) tmin promedio mensual, para el periodo 1957-2022 de la Estación Meteorológica de Punta Indio. Los colores representan los valores en grados Celsius para las temperaturas máximas y mínimas, y en milímetros para la precipitación. El marco negro o blanco selecciona la temporada reproductiva de la especie de estudio.

2) Caracterización del sitio de estudio a nivel de la temporada reproductiva (septiembre-enero)

La temperatura media durante la temporada reproductiva (desde septiembre hasta enero) aumentó 0,20 °C por década en el período 1957–2022 (Regresión lineal: $y = 0.02x - 22.49$, Fig. 4B; valor $P < 0,001$). Para el caso de precipitación acumulada no se encontró una asociación significativa con la desde 1957 a 2022 (Fig. 4A). El número de días calor extremo mostró un ligero aumento, aunque no fue significativo (Fig. 5; 21.8 días de calor extremo promedio desde septiembre a enero desde 1957 a 2022) mientras que el número de días de frío extremo disminuyó significativamente a lo largo del tiempo (Regresión lineal: $y = -0.264x + 547.32$, Fig. 6; valor $P < 0,001$; 21.3 días de calor extremo promedio desde septiembre a enero desde 1957 a 2022), con una reducción de 2.64 días de frío extremo por década. La frecuencia de días de fuertes precipitaciones se mantuvo relativamente estable

durante el periodo de estudio (Fig. 8; 21.6 días de calor extremo promedio desde septiembre a enero desde 1957 a 2022).



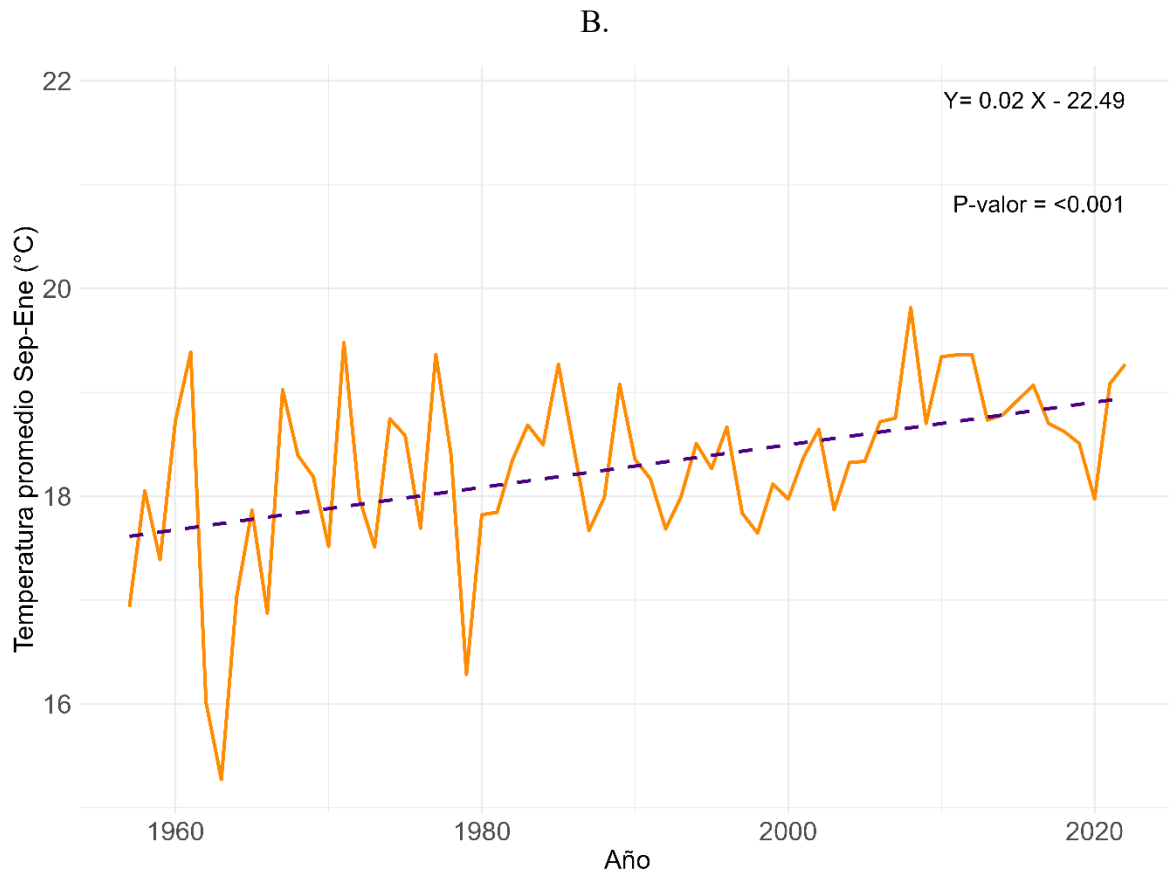


Figura 4. Condiciones meteorológicas predominantes durante la etapa reproductiva (septiembre a enero) y los años desde 1957 hasta 2022. (A) Precipitación acumulada en los meses de la etapa reproductiva. (B) Temperatura media registrada en el mismo período. Se indican los P-valores de cada regresión lineal.

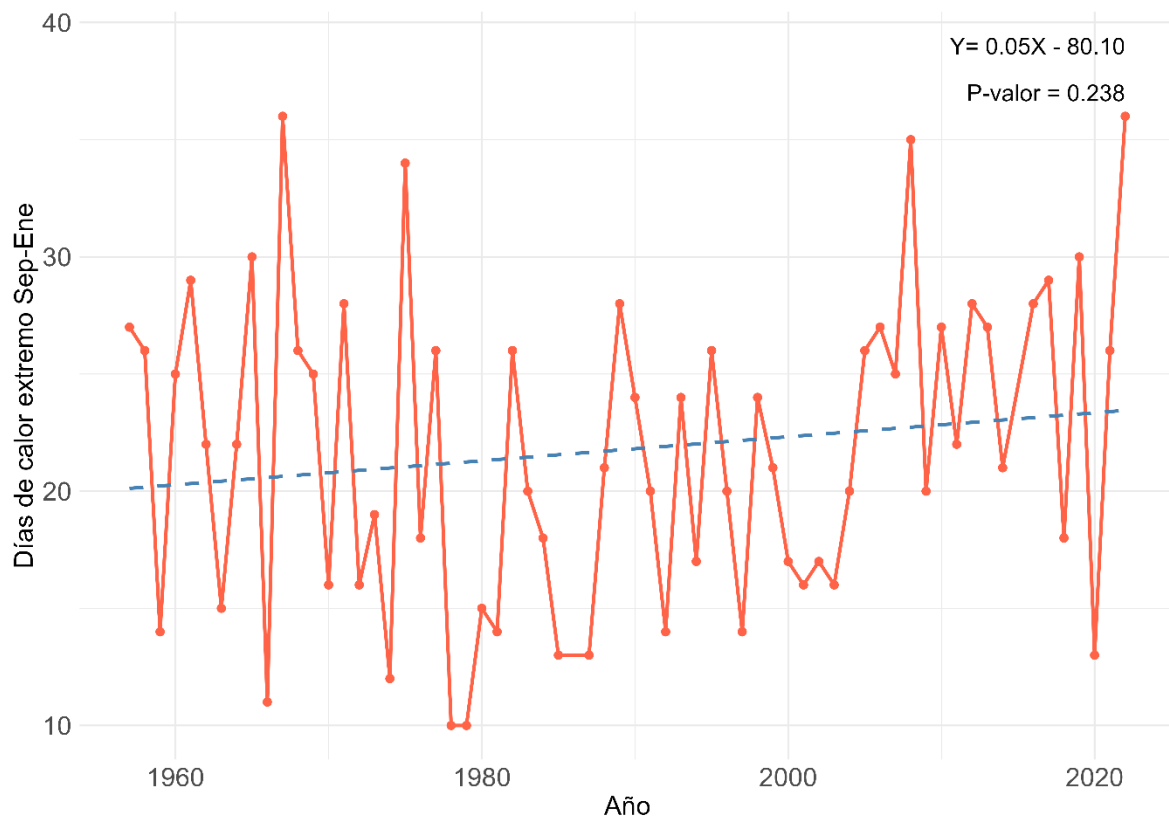


Figura 5. Días de calor extremo durante la etapa reproductiva (septiembre a enero) y los años desde 1957 hasta 2022. Se muestra el resultado de la regresión lineal simple con su P-valor.

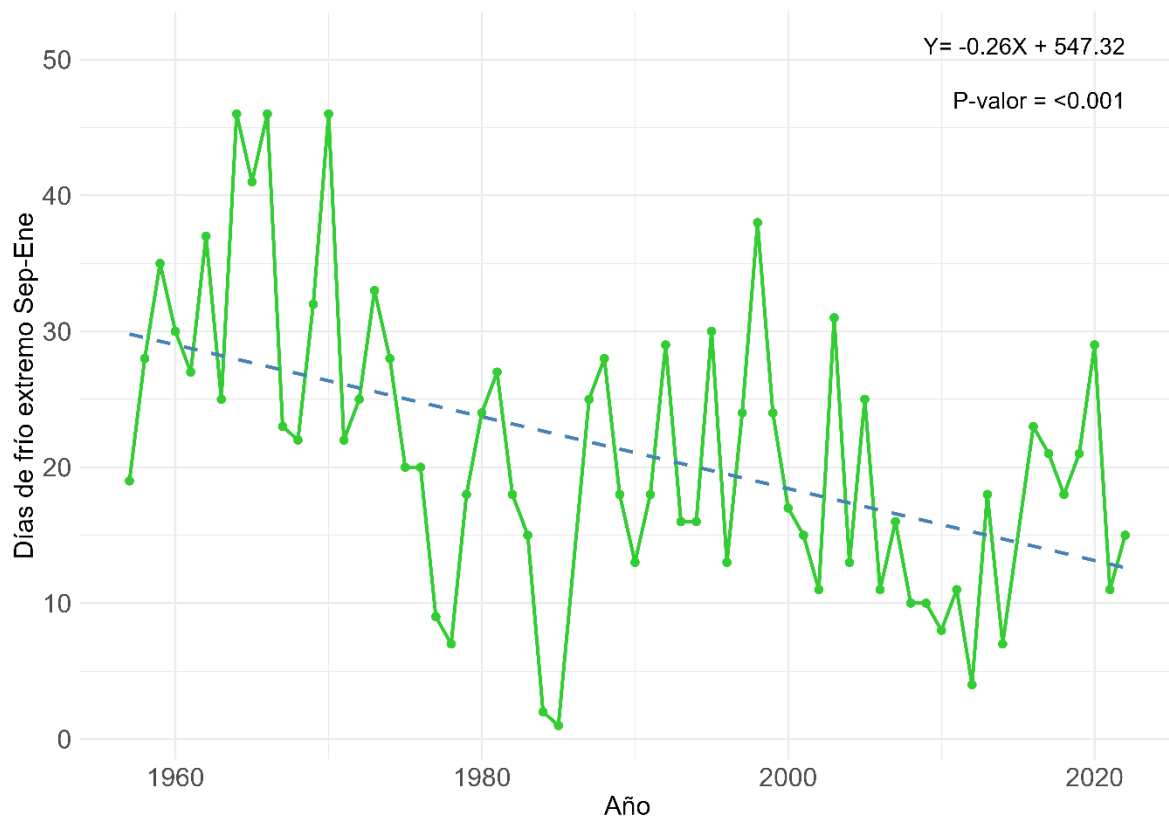


Figura 6. Días de frío extremo durante la etapa reproductiva (septiembre a enero) y los años desde 1957 hasta 2022. Se muestra el resultado de la regresión lineal simple con su P-valor.

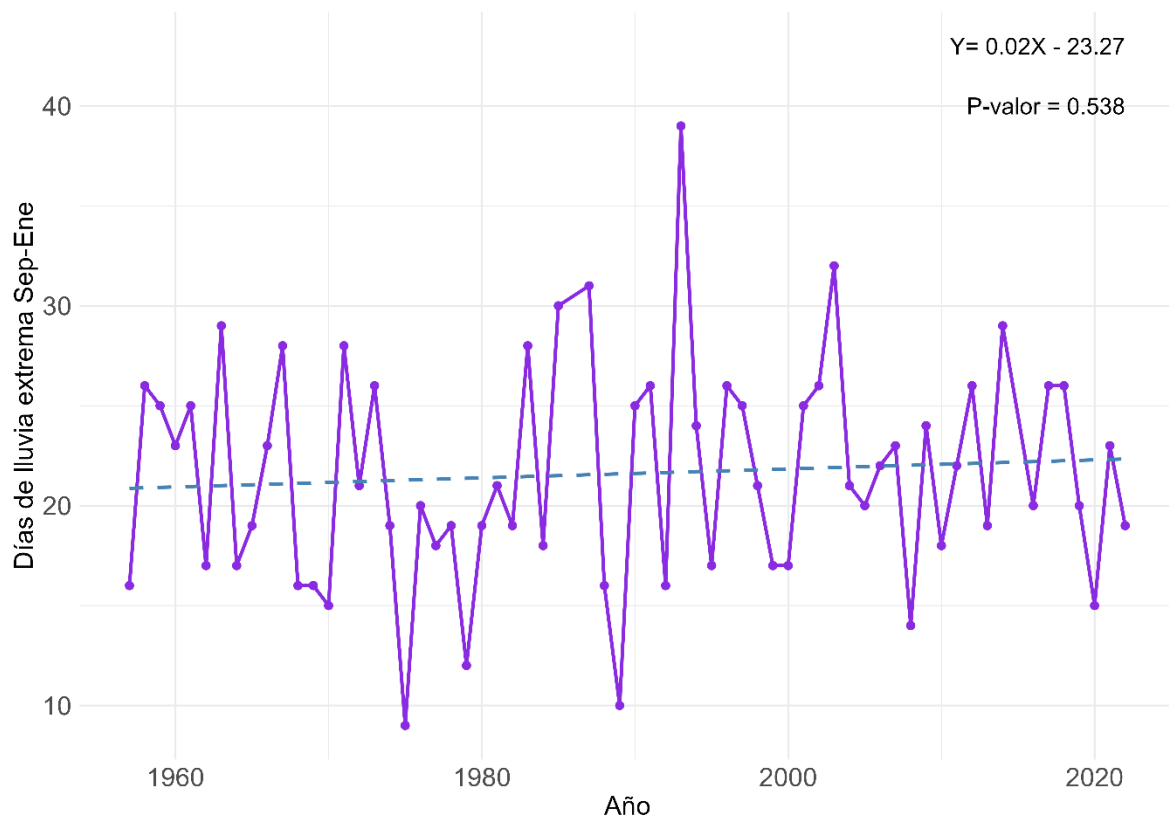


Figura 7. Días de lluvia extrema durante la etapa reproductiva (septiembre a enero) y los años desde 1957 hasta 2022. Se muestra el resultado de la regresión lineal simple con su P-valor.

Sección B: Análisis de las variables meteorológicas en el éxito del nido (2002-2022)

Modelos de Éxito de Eclosión, Éxito de Pichones, Huevos Eclosionados y Volantones

Los resultados de los modelos se resumen en la Tabla 2, mientras que las tablas descriptivas con los datos sin procesar se encuentran en el Anexo, Sección 1 (Tablas S1-4). A continuación, se detallan las asociaciones significativas entre las variables explicativas y dependientes de cada modelo:

1a: Modelo de éxito de eclosión con condiciones meteorológicas predominantes (PW).

No hubo asociación entre las variables de **condiciones meteorológicas predominantes** y el éxito de eclosión. El éxito de eclosión mostró una asociación positiva significativa con la duración del periodo. Como era de esperarse, debido a la transición de primavera a verano, la temperatura media se asoció positivamente con la fecha inicial del nido. La suma de precipitaciones se asoció positivamente con la duración del periodo (Fig. S3; Tabla S5).

1b: Modelo de éxito de eclosión con eventos meteorológicos extremos (EWE).

El éxito de eclosión mostró una asociación negativa significativa con el número de días de lluvia extrema (Fig. 8, Fig. 9): por cada día adicional de lluvia extrema, la probabilidad de que un nido alcance el día de eclosión de huevos disminuyó en un 20,2% (Odds Ratio = 0,798; Tabla S6). El éxito de eclosión se asoció positivamente con la duración del periodo. El número de días de lluvia extrema, de calor extremo y de frío extremo se asoció positivamente con la duración del periodo (Fig. 8; Tabla S6).

2a: Modelo de éxito de pichones con condiciones meteorológicas predominantes (PW).

No hubo asociación entre las variables de **condiciones meteorológicas predominantes** y el éxito de pichones. La temperatura media se asoció positivamente con la fecha del inicio de la etapa de pichones y la suma de precipitaciones se asoció positivamente tanto con la duración del periodo como con la fecha del inicio de la etapa de pichones (Fig. S4; Tabla S7).

2b: Modelo de éxito de pichones con eventos meteorológicos extremos (EWE).

No hubo asociación entre los eventos meteorológicos extremos y el éxito de pichones. El número de días de lluvia extrema y de días de calor extremo y frío extremo se asoció

positivamente con la duración del periodo, mientras que el número de días de calor extremo se asoció negativamente con la fecha (Fig. S5; Tabla S8).

3a: Modelo de huevos eclosionados con condiciones meteorológicas predominantes (PW).

El número de huevos eclosionados mostró una asociación negativa significativa con la temperatura media (Fig. 10, Fig. 11): por cada aumento de 1 °C en la temperatura promedio durante el período de incubación, el número esperado de huevos de calandria que eclosionan disminuyó en un 5,7% (Rate Ratio = 0.943; Tabla S9). El número de huevos eclosionados se asoció positivamente con la fecha del inicio de la etapa de incubación. Además, se asoció negativamente con el número de huevos de tordo presentes en el nido (Fig. S6) y positivamente con el número de huevos de calandria. La temperatura media se asoció positivamente con la fecha de inicio de la etapa de incubación (Fig. 10; Tabla S9).

3b: Modelo de huevos eclosionados con eventos meteorológicos extremos (EWE).

No hubo asociación entre los eventos meteorológicos extremos y número de huevos eclosionados. El número de huevos eclosionados mostró una asociación negativa significativa con el número de huevos de tordo renegrido presentes en el nido (Fig. S7; Fig. S8). El número de días de frío extremo se asoció positivamente con la duración del periodo (Fig. S7; Tabla S10).

4a: Modelo de volantones con condiciones meteorológicas predominantes (PW).

No hubo asociación entre las variables de condiciones meteorológicas predominantes y el número de volantones. El número de volantones mostró una asociación positiva significativa con el número de pichones de calandria (Fig. S9). La temperatura media se asoció positivamente con la fecha de inicio de la etapa de pichones (Fig. S9; Tabla S11).

4b: Modelo de volantones con eventos meteorológicos extremos (EWE).

No hubo asociación entre los eventos meteorológicos extremos y el número de volantones. El número de volantones se asoció positivamente con el número de pichones de calandria (Fig. S11, Tabla S12)

Tabla 2. Modelos de éxito de eclosión, éxito de pichones, huevos eclosionados y volantones (los modelos secundarios están en cursiva). PW indica los modelos con variables de Condiciones Meteorológicas Predominantes y EWE los modelos con variables de Eventos Meteorológicos Extremos. Se presentan los coeficientes beta de cada variable, con los valores de p entre paréntesis, y si el valor fue menor a 0.001, se indicó como “<0.001”. NS indica asociaciones no significativas, mientras que los guiones denotan variables que no fueron incluidas en los respectivos modelos. En cursiva se indican los modelos secundarios con sus relaciones, donde el primer nombre es la variable respuesta y los que siguen al símbolo “~” son las variables explicativas. Todos los modelos tienen al Año como término aleatorio.

Modelos	Éxito de Eclosión (1/0)		Éxito de pichones (1/0)		Número de huevos eclosionados		Número de volantones	
PERIODO	INCUBACIÓN		PICHONES		INCUBACIÓN		PICHONES	
n	680		214		387		93	
Modelos	PW (1a)	EWE (1b)	PW (2a)	EWE (2b)	PW (3a)	EWE (3b)	PW (4a)	EWE (4b)
Temperatura media	NS	-	NS	-	-0.058 (0.004)	-	NS	-
Suma de precipitaciones	NS	-	NS	-	NS	-	NS	-
# días de lluvia extrema	-	-0.222 (0.016)	-	NS	-	NS	-	NS
# días de calor extremo	-	NS	-	NS	-	NS	-	NS
# días de frío extremo	-	NS	-	NS	-	NS	-	NS
Duración del periodo	0.875 (< 0.001)	0.912 (< 0.001)	NS	NS	NS	NS	-	-
Fecha	NS	NS	NS	NS	0.004 (0.0248)	NS	NS	NS
# huevos de tordo	NS	NS	-	-	-0.078 (< 0.001)	-0.086 (< 0.001)	-	-
# huevos de calandria	NS	NS	-	-	0.248 (< 0.001)	0.239 (< 0.001)	-	-
# pichones de tordo	-	-	NS	NS	-	-	NS	NS
# pichones de calandria	-	-	NS	NS	-	-	0.475 (< 0.001)	0.491 (< 0.001)
Temperatura media ~ Fecha	0.085 (< 0.001)	-	0.070 (< 0.001)	-	0.085 (< 0.001)	-	0.080 (< 0.001)	-
Suma de precipitaciones ~	2.420 (< 0.001)	-	2.688 (< 0.001)	-	NS	-	-	-

<i>Duración del Periodo</i>								
<i>Suma de precipitaciones ~ Fecha</i>	NS	-	0.170 (0.018)NS	-	NS	-	NS	-
<i># días de lluvia extrema ~ Fecha</i>	-	NS	-	NS	-	NS	-	NS
<i># días de lluvia extrema ~ Duración del Periodo</i>	-	0.115 (< 0.001)	-	0.134 (< 0.001)	-	NS	-	-
<i># días de calor extremo ~ Fecha</i>	-	NS	-	NS	-	NS	-	NS
<i># días de calor extremo ~ Duración del Periodo</i>	-	0.168 (< 0.001)	-	0.180 (< 0.001)	-	NS	-	-
<i># días de frío extremo ~ Fecha</i>	-	NS	-	NS	-	NS	-	NS
<i># días de frío extremo ~ Duración del Periodo</i>	-	0.092 (< 0.001)	-	0.071 (0.012)	-	-0.339 (0.025)	-	-

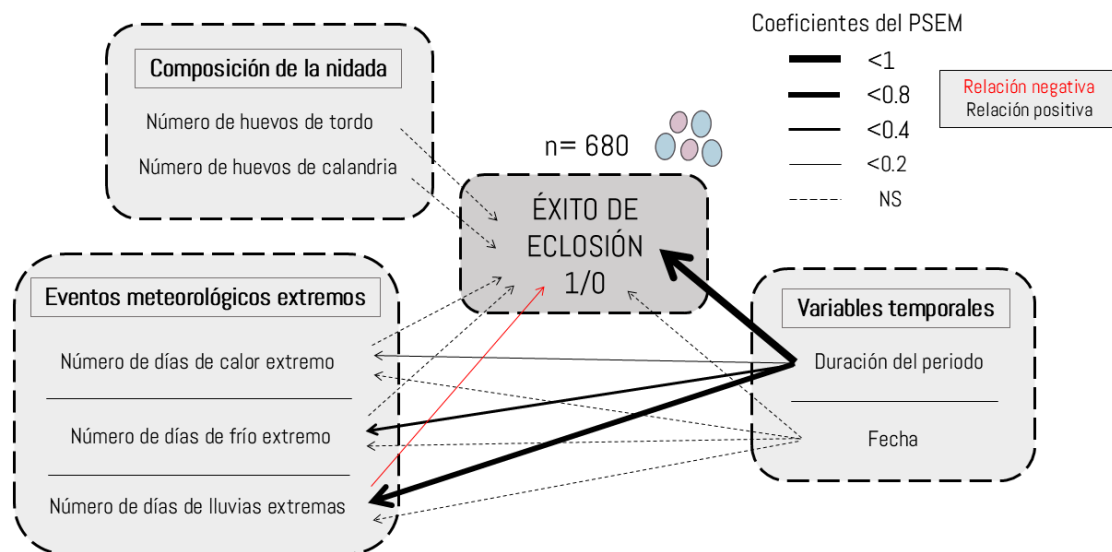


Fig. 8 - Modelo 1b: Modelo de ecuaciones estructurales por tramos (PSEM) para la relación entre el éxito de eclosión (1/0) con los eventos meteorológicos extremos (EWE), los huevos de tordo renegrido y calandria, y los efectos temporales. El grosor de las líneas es proporcional a los coeficientes estandarizados del PSEM. Las líneas negras y rojas indican relaciones positivas y negativas, respectivamente. Las líneas sólidas representan asociaciones significativas, mientras que las líneas punteadas representan asociaciones no significativas.

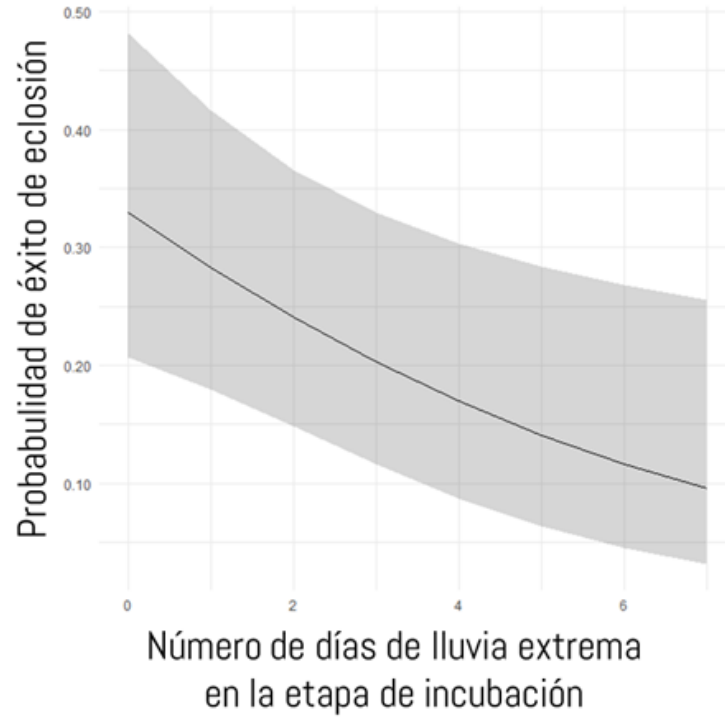


Fig. 9 - Relación entre la probabilidad de éxito de eclosión y el número de días con lluvia extrema durante la incubación (Modelo 1b). La línea representa la predicción del modelo y el área sombreada indica el intervalo de confianza

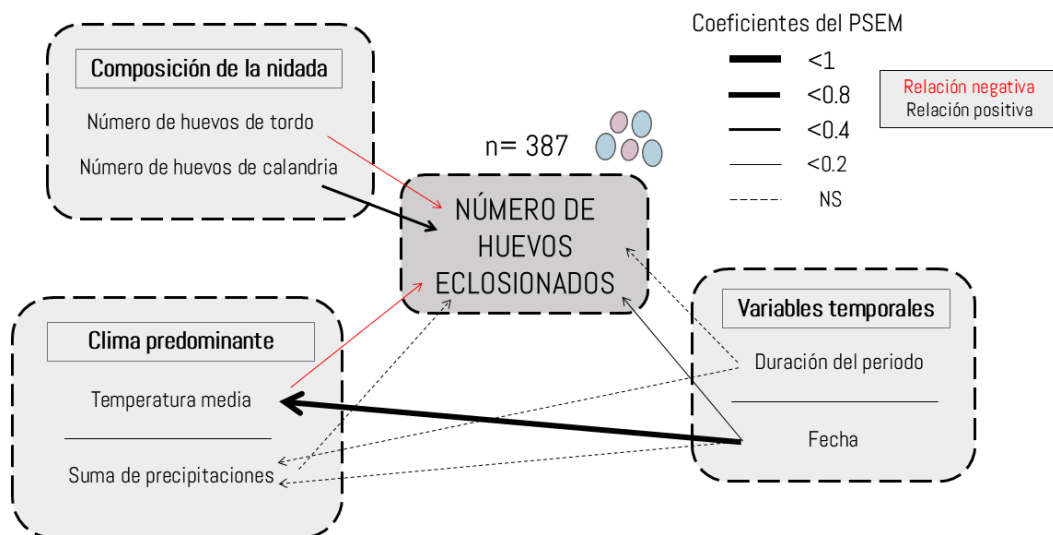


Fig. 10 - Modelo 3a: Modelo de ecuaciones estructurales por tramos (PSEM) para la relación entre el número de huevos eclosionados con las condiciones meteorológicas

predominantes (PW), el número de huevos de tordo y de calandria, y los efectos temporales. El grosor de las líneas es proporcional a los coeficientes estandarizados del PSEM. Las líneas negras y rojas indican relaciones positivas y negativas, respectivamente. Las líneas sólidas representan asociaciones significativas y las líneas punteadas, asociaciones no significativas.

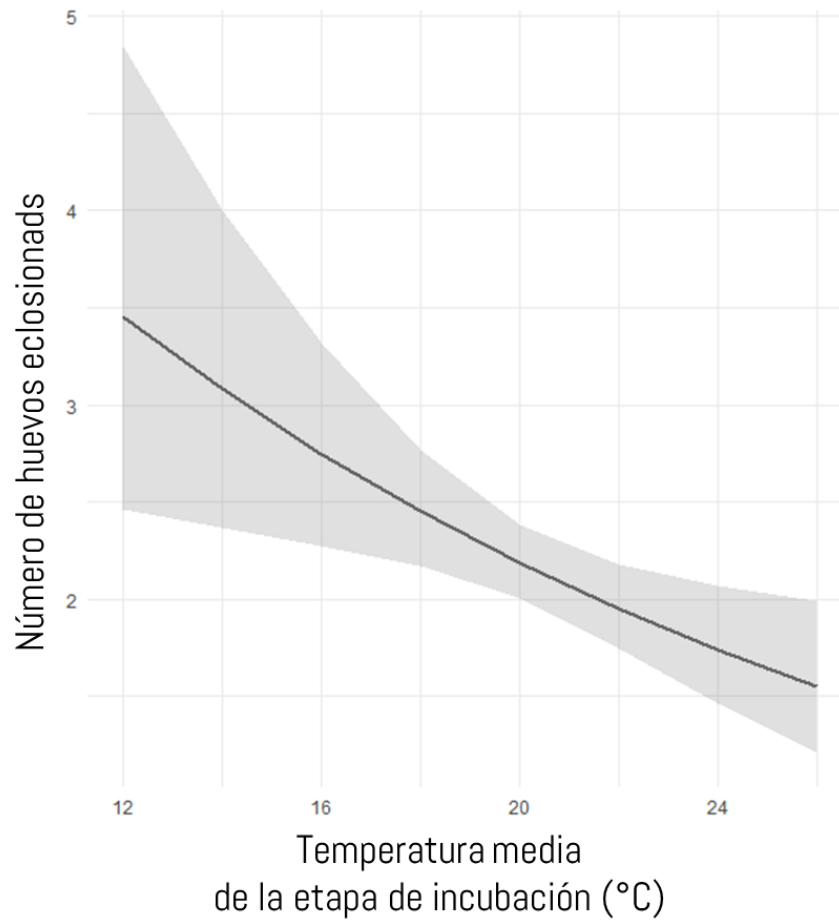


Fig. 11 - Número de huevos eclosionados en relación con la temperatura media durante el periodo de incubación (Modelo 3a). La línea representa la predicción del modelo y el área sombreada indica el intervalo de confianza.

Discusión

Este estudio reveló información novedosa sobre los componentes reproductivos de una especie de ave de hábitat templado del hemisferio sur y su correlación con variables meteorológicas en una larga serie temporal. En cuanto a las condiciones predominantes, la temperatura media en la etapa de incubación afectó negativamente el número de huevos de calandria que eclosionaron, mientras que no se halló asociación con el número de pichones que alcanzan el estadio de volantones. En cuanto a los eventos meteorológicos extremos, la cantidad de días con lluvias intensas durante la incubación afectó negativamente el destino del nido, aumentando la probabilidad de fracaso en esa etapa. En cambio, no se observó ninguna relación significativa entre estos eventos y el período de pichones. Como se esperaba, encontramos que los nidos de mayor duración (por ejemplo, un periodo de incubación más largo) experimentaron más días de lluvia extrema. Sin embargo, aunque el éxito de eclosión se asoció positivamente con la duración de la etapa de incubación, se asoció negativamente con el número de días de lluvia extrema. Este resultado apoya la idea de que la relación entre el número de días de lluvia extrema y el éxito de eclosión es un resultado fiable y no un artefacto debido a la relación entre el número de días de lluvia extrema y la duración del período de incubación.

La asociación negativa entre la cantidad de huevos eclosionados y la temperatura media durante la incubación puede discutirse en relación con el estudio de Londoño y col. (2008) sobre la Calandria Norteña (*Mimus polyglottos*), donde se manipularon la temperatura del nido y la disponibilidad de alimento. Sus resultados mostraron que las temperaturas elevadas reducían el tiempo que los padres pasaban incubando, aumentando el tiempo dedicado a forrajear. Por el contrario, al incrementar la disponibilidad de alimento, aumentaba el tiempo de incubación. Así, las temperaturas elevadas podrían llevar a que los padres prioricen la búsqueda de alimento por sobre la permanencia en el nido, lo cual disminuiría la tasa de eclosión. De forma concordante, Jefferies y col. (2024) hallaron que el esfuerzo parental de la Ratona Aperdizada (*Cistothorus platensis*) varía en función de la temperatura ambiente. Además, temperaturas más altas pueden incrementar la pérdida de agua de los huevos, afectando el intercambio gaseoso y provocando potencialmente desecación o problemas respiratorios en el embrión (Noiva y col., 2014). En su revisión, Blackburn y col. (2024) mostraron que temperaturas elevadas aumentan la mortalidad de los huevos. Es plausible que

temperaturas no óptimas, especialmente durante fases críticas de la reproducción, perturben el delicado equilibrio necesario para una eclosión y desarrollo exitoso de los pichones.

Es importante destacar que nuestros resultados muestran que la temperatura media en la temporada reproductiva del sitio de estudio ha aumentado 0.20 °C por década desde 1957, una tasa de calentamiento consistente con las tendencias del cambio climático global reportadas por el Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático (IPCC 2023), que proyecta aumentos continuos de temperatura a lo largo del siglo XXI en la mayoría de los escenarios de emisiones. Si la temperatura continúa aumentando a este ritmo, o incluso se acelera, los impactos negativos sobre el éxito de eclosión documentados aquí podrían intensificarse, comprometiendo potencialmente la viabilidad de la población a largo plazo. Nuestros resultados cuantifican esta amenaza: por cada aumento de 1 °C en la temperatura media durante el período de incubación, el número esperado de huevos que eclosionan disminuye en un 5.7%, manteniendo constantes las demás variables del modelo. Si se produce un aumento de 2 °C en las próximas décadas (un escenario plausible según el IPCC), nuestros resultados sugieren que el número de huevos por nido que eclosionan efectivamente podría disminuir aproximadamente en un 11%. Esto indica que el calentamiento global funciona como una presión directa sobre la fecundidad de esta especie: incluso si un nido sobrevive, producirá menos descendencia, comprometiendo la viabilidad de la población a largo plazo. Estos hallazgos subrayan la urgencia de comprender y mitigar los efectos del cambio climático en la reproducción aviar, así como la importancia de identificar rasgos o comportamientos que puedan amortiguar el creciente estrés térmico que las mismas deban afrontar.

No hallamos asociaciones entre la suma de la precipitación y el éxito del nido o el éxito del nido. Esto podría deberse a que el rango de precipitaciones se encuentra dentro del umbral óptimo para la especie, como se ha observado en otras especies de aves donde los efectos de la precipitación se evidencian únicamente cuando superan un umbral específico (Lucio-Puig et al., 2024). Alternativamente, la falta de asociaciones con esta variable podría atribuirse a posibles efectos indirectos enmascarados y no estudiados en este trabajo, que contrarresten el impacto de las precipitaciones.

Por otro lado, esperábamos una asociación negativa entre los eventos extremos (es decir, aquellos que ocurren solo el 15 % del tiempo en nuestra región templada) y el éxito del nido. Esto ocurrió con la lluvia extrema. La asociación negativa entre la cantidad de días de lluvia y el éxito del nido (1/0) durante la incubación resalta los desafíos potenciales que enfrentan las calandrias cuando las lluvias son intensas y frecuentes. Específicamente, por cada día de lluvia extrema que un nido experimentó, las probabilidades de que tuviera éxito disminuyeron aproximadamente en un 20.2%, lo que representa un costo reproductivo muy alto. Estos eventos meteorológicos pueden provocar una mayor pérdida de calor de los huevos, afectando el intercambio gaseoso y reduciendo el éxito de eclosión. Además, estas lluvias extremas podrían mojar excesivamente los huevos, provocando el abandono del nido por parte de los padres (Thompson y Furness, 1991).

En un estudio de largo plazo llevado a cabo por Pipoly y col. (2013) en el hemisferio norte, se hallaron asociaciones con los días de calor extremo. En este estudio, centrado en el Gorrión (*Passer domesticus* - una especie que habita climas templados), se encontró que el éxito de eclosión aumentaba con el número de días extremadamente calurosos y disminuía con los de frío extremo. En nuestro estudio, no se hallaron asociaciones con días de calor extremo, lo que pone de manifiesto la importancia de estudiar el efecto del clima en distintas especies, ya que estos efectos pueden variar dependiendo de su historia de vida y distribución.

Por otro lado, no encontramos asociaciones entre los días de frío extremo y el éxito de los nidos. Las nuevas tendencias climáticas indican un aumento en la variabilidad, pero el aumento concurrente de la temperatura media desplaza la curva del nuevo clima (en comparación con el anterior) hacia la derecha, lo que sugiere un menor impacto global del clima frío (Sisodiya et al., 2019; IPCC, 2018).

La literatura previa halló que las variables meteorológicas afectan la etapa de pichones (Elkins, 2004; McDonald y col., 2004). En cambio, nuestros resultados indican que el clima puede tener efectos diferenciales en las etapas de incubación y de pichones. Específicamente, no hallamos asociaciones durante el período de pichones con ninguna de las variables meteorológicas testeadas, un resultado que coincide con Pipoly y col. (2013). Comparando los nidos exitosos en ambos períodos, observamos que, con medias y errores estándar de temperatura similares ($20.39 \pm 2.54^{\circ}\text{C}$ para el período de incubación y $21.05 \pm 2.55^{\circ}\text{C}$ para el

período de pichones) y rangos semejantes (12.68-26.16°C y 14.31-25.00°C, respectivamente), la temperatura tuvo una asociación negativa con el número de huevos eclosionados, mientras que no se observó tal efecto en el número de pichones que se independizaron.

Respecto al éxito del nido, también identificamos asociaciones climáticas significativas durante la etapa de incubación. El número de días de lluvia extrema tuvo una asociación negativa con el destino del nido, mientras que esta asociación no se observó durante la etapa de pichones, a pesar de que los valores medios de la variable fueron similares (1.45 ± 1.30 y 1.03 ± 0.94 días de lluvia extrema, para incubación y pichones respectivamente). De forma similar, en la Calandria Tropical (*M. gilvus*), que habita el ecosistema de restinga de Brasil, se encontró una asociación negativa entre la precipitación media mensual y el número de nidos con huevos eclosionados (de Oliveira y Pichorim, 2024).

La falta de asociaciones observada durante el período de pichones podría deberse a que los pichones representan un mayor valor reproductivo para los padres debido a la inversión parental ya realizada y su proximidad a la independencia. En consecuencia, se predice que los padres invertirán más esfuerzo y asumirán mayores riesgos para cuidar y proteger a los pichones en comparación con los huevos (Redmond et al., 1994; Fernández & Llambías, 2013). Esta mayor inversión parental en los pichones podría amortiguar más eficazmente los efectos de las condiciones climáticas adversas, explicando potencialmente las menores asociaciones climáticas observadas durante esta etapa. De forma similar a nuestros hallazgos, Thompson y Furness (1991) encontraron que, para la Pardela Boreal (*Puffinus puffinus*), una especie semi-altricial, los días de lluvia extrema durante la incubación tuvieron mayor influencia sobre el éxito de eclosión que la cantidad total de precipitación, mientras que el éxito durante la etapa de pichones no se asoció con esta variable. Aunque *P. puffinus* difiere de nuestra especie de estudio en su estrategia de desarrollo, el impacto de condiciones climáticas adversas a corto plazo durante la incubación parece ser un patrón común entre historias de vida de distintas especies de aves.

En cuanto al parasitismo de cría, un mayor número de huevos de tordo se asoció con una disminución en el número de huevos de calandria eclosionados. Esto podría deberse a que la hembra del tordo renegrido punza los huevos del hospedador durante sus visitas al nido antes

de poner su propio huevo, reduciendo el número de huevos que llegan a eclosionar (Gloag et al., 2014). Por otro lado, no se encontró asociación entre los pichones de tordo y el número de calandrias que se independizaron. Este resultado puede estar relacionado con el hecho de que los pichones de tordo son más pequeños que los pichones de calandria y no tienen una ventaja competitiva con respecto a ellos (Gloag et al 2012b).

Este estudio es pionero en investigar, a través de 20 años de datos, el impacto de las condiciones meteorológicas predominantes y los eventos meteorológicos extremos en una especie de ave sudamericana. A diferencia de estudios previos del género *Mimus* limitados a períodos más cortos u otros temas (Shaver y Walker, 1930; Londoño et al., 2008; Jiménez-Uzcátegui, 2011; de Oliveira y Pichorim 2024), o estudios a largo plazo del hemisferio norte, este trabajo llena un vacío en la literatura, centrándose en la Calandria Grande. Las especies no migratorias como esta proporcionan una visión única de los impactos meteorológicos debido a su presencia durante todo el año y su exposición total a las condiciones locales, que puede ser diferente a la de una especie migratoria (Samplonius et al., 2018). Un metaanálisis realizado por Halupka et al. (2023) sugiere que las especies migratorias y de mayor tamaño corporal podrían sufrir más las consecuencias del cambio climático, mientras que las especies no migratorias y de menor tamaño podrían beneficiarse de un clima más cálido. Estudios futuros podrán comparar los resultados de la Calandria Grande con otras especies del mismo sitio, como la Tijereta (*Tyrannus savanna*), una especie migratoria con nidos abiertos, o la Ratona Común (*Troglodytes aedon*), una especie residente con nidos cerrados, entre otras. Al centrarse en una especie residente y generalista, este estudio arroja nueva luz sobre los impactos meteorológicos, sugiriendo consecuencias potencialmente severas para especies más sensibles. Aunque la Calandria Grande es nativa de nuestro sitio de estudio, su rango de distribución en expansión hacia áreas exóticas, como el ecosistema de restinga en Brasil, representa una amenaza para estos ecosistemas (Araujo-Lima et al., 2023). En estos ecosistemas, la Calandria Tropical (*M. gilvus*), una especie endémica y dispersora clave de semillas (Gomes et al., 2008), juega un papel crucial en la regeneración vegetal y la estabilidad del ecosistema. Sin embargo, la Calandria Tropical es muy sensible a la urbanización (Argel-de-Oliveira, 1994; Rodrigues et al., 2017), mientras que la Calandria Grande exhibe una mayor plasticidad ecológica, lo que le permite prosperar en una gama más amplia de hábitats, incluidas las áreas urbanas y suburbanas (van Rensburg et al., 2009;

Grarock et al., 2014). A medida que la urbanización continúa impactando la restinga, el declive de la Calandria Tropical podría alterar la dinámica de dispersión de semillas, y la expansión de la Calandria Grande podría exacerbar estos efectos al aumentar la competencia por los recursos. Esto hace que estudios como el nuestro sean relevantes para predecir cómo el clima podría afectar a la especie en su hábitat nativo y proporcionar información sobre su impacto potencial en lugares exóticos.

A pesar de las limitaciones correlacionales, este estudio enfatiza la necesidad de una comprensión más profunda de los efectos del clima en la reproducción aviar. Los efectos observados subrayan la importancia de considerar tanto las condiciones predominantes como los eventos meteorológicos extremos en las estrategias de conservación de las aves a medida que avanza el cambio climático. Aunque la fecha del inicio del nido no tuvo un impacto significativo en la reproducción, las discrepancias en el tiempo entre la puesta de huevos de las aves y la aparición de los artrópodos pueden afectar significativamente el fitness (França et al., 2020) por lo que son necesarios más estudios que manipulen estas variables para comprender estos efectos.

En conclusión, el presente capítulo aporta evidencia desde el hemisferio sur sobre cómo el cambio climático, a través del aumento de la temperatura media y la mayor frecuencia de eventos extremos, puede impactar fases críticas del ciclo reproductivo de las aves. En particular, resalta la importancia de considerar por separado las etapas de incubación y pichones, dado que los efectos de las variables meteorológicas pueden diferir entre ellas, siendo en este caso más sensible el primero para esta población. Este enfoque puede ser útil para evaluar riesgos futuros en un contexto de cambio climático global, y resalta la necesidad de implementar estrategias de conservación que contemplen no solo las condiciones promedio, sino también la ocurrencia de eventos extremos.

Referencias

- Andreasson, F., Nilsson, J.-Å., y Nord, A. (2020). Avian reproduction in a warming world. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 576331. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.576331>
- Araujo-Lima, V., Ferreira, R. B., Oliveira, R. dos S., Ferreira-Santos, K., Garbin, M. L., y Duca, C. (2023). Spatial segregation between the native Tropical mockingbird and the invader Chalk-browed mockingbird (Passeriformes: Mimidae) along a Neotropical natural-urban gradient. *Zoologia (Curitiba)*, 40, e22061. <https://doi.org/10.1590/S1984-4689.v40.e22061>
- Ardia, D. R., Pérez, J. H., y Clotfelter, E. D. (2010). Experimental cooling during incubation leads to reduced innate immunity and body condition in nestling tree swallows. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1689), 1881–1888. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.2138>
- Arturi, M. F., y Goya, J. F. (2004). Estructura, dinámica y manejo de los talaes del NE de Buenos Aires. *Ecología y Manejo de los Bosques de Argentina*, 1, 1–23.
- Blackburn, G., Soravia, C., y Ridley, A. R. (2024). The importance of investigating the impact of simultaneous anthropogenic stressors: The effects of rising temperatures and anthropogenic noise on avian behaviour and cognition. *Journal of Avian Biology*. <https://doi.org/10.1111/jav.03256>
- Bordjan, D., y Tome, D. (2014). Rain may have more influence than temperature on nest abandonment in the Great Tit *Parus major*. *Ardea*, 102(1), 79–86. <https://doi.org/10.5253/078.102.0107>
- Bortolato, T., Gloag, R., Reboreda, J. C., y Fiorini, V. D. (2019). Size matters: shiny cowbirds secure more food than host nestmates thanks to their larger size, not signal exaggeration. *Animal Behaviour*, 157, 201–207. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.09.009>
- Bourne, A. R., Cunningham, S. J., Spottiswoode, C. N., y Ridley, A. R. (2020). High temperatures drive offspring mortality in a cooperatively breeding bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1931), 20201140. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.1140>

- Coe, B. H., Beck, M. L., Chin, S. Y., Jachowski, C. M. B., y Hopkins, W. A. (2015). Local variation in weather conditions influences incubation behavior and temperature in a passerine bird. *Journal of Avian Biology*, 46(4), 385–394. <https://doi.org/10.1111/jav.00581>
- Crudele, I., Riovitti, B., Reboreda, J. C., y Fiorini, V. D. (2024). Behavior and survival of parasitic Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*) fledglings. *Current Zoology*.
- Cunningham, S. J., Gardner, J. L., y Martin, R. O. (2021). Opportunity costs and the response of birds and mammals to climate warming. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 19(5), 300–307. <https://doi.org/10.1002/fee.2324>
- Davies, N. (2010). *Cuckoos, cowbirds and other cheats*. AyC Black.
- de Oliveira, D. V., y Pichorim, M. (2024). Breeding biology of the tropical mockingbird *Mimus gilvus* (Aves: Mimidae) in northeastern Brazil. *Ornithology Research*, 32, 179–189. <https://doi.org/10.1007/s43388-024-00182-4>
- DuRant, S. E., Hopkins, W. A., Hepp, G. R., y Walters, J. R. (2013). Ecological, evolutionary, and conservation implications of incubation temperature-dependent phenotypes in birds. *Biological Reviews*, 88(2), 499–509. <https://doi.org/10.1111/brv.12015>
- Elkins, N. (2004). *Weather and bird behaviour* (3rd ed.). London: T y A D Poyser.
- Fernandez, G. J., y Llambías, P. E. (2013). Parental risk-taking behaviour and nest defence during the nestling rearing stage in Northern House Wrens *Troglodytes aedon*. *Acta Ornithologica*, 48(1), 55–63. <https://doi.org/10.3161/000164513x670016>
- Fey, S. B., Siepielski, A. M., Nusslé, S., Cervantes-Yoshida, K., Hwan, J. L., Huber, E. R., ... Carlson, S. M. (2015). Recent shifts in the occurrence, cause, and magnitude of animal mass mortality events. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(4), 1083–1088. <https://doi.org/10.1073/pnas.1414894112>
- Fiorini, V. D., y Reboreda, J. C. (2006). Cues used by shiny cowbirds (*Molothrus bonariensis*) to locate and parasitise chalk-browed mockingbird (*Mimus saturninus*) nests. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60(3), 379–385. <https://doi.org/10.1007/s00265-006-0175-3>

Fiorini, V. D. (2007). *Sincronización de puesta y elección de hospedador en el parásito de cría generalista Molothrus bonariensis (Icterinae, Aves)* (Doctoral dissertation, Universidad de Buenos Aires).

Fiorini, V., Reboreda, J., y Tuero, D. (2009). Host behaviour and nest-site characteristics affect the likelihood of brood parasitism by shiny cowbirds on chalk-browed mockingbirds. *Behaviour*, 146(10), 1387–1403. <https://doi.org/10.1163/156853909X433338>

Fiorini, V. D., Gloag, R., Kacelnik, A., y Reboreda, J. C. (2014). Strategic egg destruction by brood-parasitic cowbirds? *Animal Behaviour*, 93, 229–235. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.04.038>

Fraga, R. M. (1985). Host-parasite interactions between Chalk-browed Mockingbirds and Shiny Cowbirds. *Ornithological Monographs*, 829–844.

França, L. F., Figueiredo-Paixão, V. H., Duarte-Silva, T. A., y dos Santos, K. B. D. (2020). The effects of rainfall and arthropod abundance on breeding season of insectivorous birds, in a semi-arid Neotropical environment. *Zoologia*, 37, 1–7. <https://doi.org/10.3897/zoologia.37.e37716>

Gloag, R., Tuero, D. T., Fiorini, V. D., Reboreda, J. C., y Kacelnik, A. (2011). The economics of nestmate killing in avian brood parasites: A provisions trade-off. *Behavioral Ecology*, 23(1), 132–140. <https://doi.org/10.1093/beheco/arr166>

Gloag, R., Fiorini, V. D., Reboreda, J. C., y Kacelnik, A. (2012). Brood parasite eggs enhance egg survivorship in a multiply parasitized host. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1734), 1831–1839. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.2047>

Gloag, R., Fiorini, V. D., Reboreda, J. C., y Kacelnik, A. (2014). Shiny cowbirds share foster mothers but not true mothers in multiply parasitized mockingbird nests. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68(4), 681–689. <https://doi.org/10.1007/s00265-014-1682-2>

Grace, J. B. (2006). *Structural Equation Modeling and Natural Systems*. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511617799>

- Grace, J. B., Anderson, T. M., Olff, H., y Scheiner, S. M. (2010). On the specification of structural equation models for ecological systems. *Ecological Monographs*, 80(1), 67–87. <https://doi.org/10.1890/09-0464.1>
- Halupka, L., Arlt, D., Tolvanen, J., Millon, A., Bize, P., Adamík, P., ... Halupka, K. (2023). The effect of climate change on avian offspring production: A global meta-analysis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 120(19), e2208389120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2208389120>
- Hansen, J., Sato, M., y Ruedy, R. (2012). Perception of climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(37), E2415–E2423. <https://doi.org/10.1073/pnas.1205276109>
- Hartig, F. (2018). *DHARMA: Residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models* (R Package version 0.2.0).
- Held, I. M., y Soden, B. J. (2006). Robust responses of the hydrological cycle to global warming. *Journal of Climate*, 19(21), 5686–5699. <https://doi.org/10.1175/JCLI3990.1>
- Herman, J. M., Fiorini, V. D., Crudele, I., Reboreda, J. C., Pladas, S. A., ... Clayton, D. H. (2023). Co-parasitism in the face of predation: Effects of natural enemies on a Neotropical mockingbird. *Journal of Animal Ecology*, 92(10), 1992–2004. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13991>
- Hilton, G. M., Hansell, M. H., Ruxton, G. D., Reid, J. M., y Monaghan, P. (2004). Using artificial nests to test importance of nesting material and nest shelter for incubation energetics. *The Auk*, 121(3), 777–787. [https://doi.org/10.1642/0004-8038\(2004\)121\[0777:UANTTI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1642/0004-8038(2004)121[0777:UANTTI]2.0.CO;2)
- Hosmer, D. W., Jr., Lemeshow, S., y Sturdivant, R. X. (2013). *Applied logistic regression*. Chichester, UK: John Wiley & Sons.
- IPCC (2023). *Summary for policymakers. Climate change 2023: Synthesis report. Contribution of working groups I, II and III to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*.

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). (2018). *Global warming of 1.5°C* [Special report]. IPCC.

Jefferies, M. M., Mendoza, F. C., y Llambías, P. E. (2024). Female Grass Wrens adjust brooding effort according to ambient temperature, male feeding contribution and nest placement. *Ibis*, 166(2), 472–486. <https://doi.org/10.1111/ibi.13160>

Jiménez-Uzcátegui, G., Llerena, W., Milstead, W. B., Lomas, E. E., y Wiedenfeld, D. A. (2011). Is the population of Floreana Mockingbird *Mimus trifasciatus* declining. *Cotinga*, 33(1), 1–7.

Kerr, R. A. (1978). Climate Control: How Large a Role for Orbital Variations? *Science*, 201(4351), 144–146. <https://doi.org/10.1126/science.201.4351.144>

Kimmitt, A. A., Becker, D. J., Diller, S. N., Gerlach, N. M., Rosvall, K. A., y Ketterson, E. D. (2022). Plasticity in female timing may explain earlier breeding in a North American songbird. *Journal of Animal Ecology*, 91(10), 1988–1998. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13772>

Lefcheck, J. S. (2016). piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in R for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(5), 573–579. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12512>

Llambías, P. E., y Fernández, G. J. (2009). Effects of nestboxes on the breeding biology of Southern House Wrens *Troglodytes aedon bonariae* in the southern temperate zone. *Ibis*, 151(1), 113–121. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2008.00868.x>

Lloyd, P. (1999). Rainfall as a breeding stimulus and clutch size determinant in South African arid-zone birds. *Ibis*, 141(4), 637–643. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1999.tb07371.x>

Londoño, G. A., Levey, D. J., y Robinson, S. K. (2008). Effects of temperature and food on incubation behaviour of the northern mockingbird, *Mimus polyglottos*. *Animal Behaviour*, 76(3), 669–677. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.05.002>

Lucio-Puig, P., Muñoz-Mas, R., Belda, E., Gómez, J., Ceresa, F., Garófano-Gómez, V., Pahissa, J., y Monrós, J. S. (2024). Unravelling the link between productivity and climate for

two sympatric *Acrocephalus* warblers across Spain. *Bird Study*, 71(2), 172–185. <https://doi.org/10.1080/00063657.2024.2343956>

Mainwaring, M. C., Hartley, I. R., Lambrechts, M. M., y Deeming, D. C. (2014). The design and function of birds' nests. *Ecology and Evolution*, 4(20), 3909–3928. <https://doi.org/10.1002/ece3.1054>

McDonald, P. G., Olsen, P. D., y Cockburn, A. (2004). Weather dictates reproductive success and survival in the Australian brown falcon *Falco berigora*. *Journal of Animal Ecology*, 73(4), 683–692. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00842.x>

McKechnie, A. E., Hockey, P. A. R., y Wolf, B. O. (2012). Feeling the heat: Australian landbirds and climate change. *Emu – Austral Ornithology*, 112(2), i–vii. https://doi.org/10.1071/MUv112n2_ED

Noiva, R. M., Menezes, A. C., y Peleteiro, M. C. (2014). Influence of temperature and humidity manipulation on chicken embryonic development. *BMC Veterinary Research*, 10, 234. <https://doi.org/10.1186/s12917-014-0234-3>

Nord, A., y Nilsson, J.-Å. (2019). Heat dissipation rate constrains reproductive investment in a wild bird. *Functional Ecology*, 33(2), 250–259. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13243>

Olobatuyi, M. E. (2006). *A user's guide to path analysis*. University Press of America.

Oswald, K. N., Smit, B., Lee, A. T. K., Peng, C. L., Brock, C., y Cunningham, S. J. (2021). Higher temperatures are associated with reduced nestling body condition in a range-restricted mountain bird. *Journal of Avian Biology*, 52(8). <https://doi.org/10.1111/jav.02756>

Pacifici, M., Foden, W. B., Visconti, P., Watson, J. E. M., Butchart, S. H. M., Kovacs, K. M., Scheffers, B. R., Hole, D. G., Martin, T. G., Akçakaya, H. R., Corlett, R. T., Huntley, B., Bickford, D., Carr, J. A., Hoffmann, A. A., Midgley, G. F., Pearce-Kelly, P., Pearson, R. G., Williams, S. E., ... Rondinini, C. (2015). Assessing species vulnerability to climate change. *Nature Climate Change*, 5(3), 215–224. <https://doi.org/10.1038/nclimate2448>

Pipoly, I., Bókony, V., Seress, G., Szabó, K., y Liker, A. (2013). Effects of extreme weather on reproductive success in a temperate-breeding songbird. *PLOS ONE*, 8(11), e80033. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080033>

- Price, P. W. (1997). *Insect ecology*. Chichester, UK: John Wiley & Sons.
- R Development Core Team. (2024). *R: A Language and Environment for Statistical Computing* (p. 4.4.1). Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <http://www.r-project.org/>
- Radford, A. N., y Du Plessis, M. A. (2003). The importance of rainfall to a cavity-nesting species. *Ibis*, 145(4), 692–694. <https://doi.org/10.1046/j.1474-919X.2003.00198.x>
- Redmond, L. J., Murphy, M. T., Dolan, A. C., y Sexton, K. (2009). Parental investment theory and nest defense by Eastern Kingbirds. *The Wilson Journal of Ornithology*, 121(1), 1. <https://doi.org/10.1676/07-166.1>
- Reyna, K. S. (2019). Acute exposure to hyperthermic oscillating temperatures during pre-incubation influences northern bobwhite development, hatching, and survival. *PLOS ONE*, 14(7), e0219368. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219368>
- Riddell, E. A., Iknayan, K. J., Wolf, B. O., Sinervo, B., y Beissinger, S. R. (2019). Cooling requirements fueled the collapse of a desert bird community from climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116(43). <https://doi.org/10.1073/pnas.1908791116>
- Samplonius, J. M., Bartošová, L., Burgess, M. D., Bushuev, A. V., Eeva, T., Ivankina, E. V., ... Both, C. (2018). Phenological sensitivity to climate change is higher in resident than in migrant bird populations among European cavity breeders. *Global Change Biology*, 24(8), 3780–3790. <https://doi.org/10.1111/gcb.14160>
- Schöll, E. M., y Hille, S. M. (2020). Heavy and persistent rainfall leads to brood reduction and nest failure in a passerine bird. *Journal of Avian Biology*, 51(7). <https://doi.org/10.1111/jav.02418>
- Shaver, J. M., y Walker, G. (1930). A preliminary study of the effects of temperature on the time of ending of the evening song of the Mockingbird. *The Auk*, 47(3), 385–396. <https://doi.org/10.2307/4075488>
- Shmueli, G., Minka, T. P., Kadane, J. B., Borle, S., y Boatwright, P. (2005). A useful distribution for fitting discrete data: Revival of the Conway–Maxwell–Poisson distribution.

Journal of the Royal Statistical Society Series C, 54(1), 127–142.
<https://doi.org/10.1111/j.1467-9876.2005.00474.x>

Sick, H. (1997). *Ornitologia brasileira, uma introdução*. Rio de Janeiro, Brazil: Nova Press.

Sisodiya, S. M., Fowler, H. J., Lake, I., Nanji, R. O., Gawel, K., Esguerra, C. V., ... Foley, A. (2019). Climate change and epilepsy: Time to take action. *Epilepsia Open*, 4(4), 524–536.
<https://doi.org/10.1002/epi4.12359>

Soler, M., Soler, M., y Koerner. (2017). Avian brood parasitism (pp. 105–123). New York, NY: Springer.

Thompson, K. R., y Furness, R. W. (1991). The influence of rainfall and nest-site quality on the population dynamics of the Manx shearwater *Puffinus puffinus* on Rhum. *Journal of Zoology*, 225(3), 427–437. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1991.tb03826.x>

Tuero, D. T., Fiorini, V. D., y Reboreda, J. C. (2007). Effects of Shiny Cowbird *Molothrus bonariensis* parasitism on different components of House Wren *Troglodytes aedon* reproductive success. *Ibis*, 149(3), 521–529. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2007.00676.x>

Vaissi, S. (2022). Response of Iranian lizards to future climate change by poleward expansion, southern contraction, and elevation shifts. *Scientific Reports*, 12(1), 2348.
<https://doi.org/10.1038/s41598-022-06330-4>

Walter, H., Lieth, H., Rehder, H., y Harnickell, E. (1960). *Klimadiagramm-Weltatlas* (p. 103). Jena: G. Fischer.

Webb, D. R. (1987). Thermal tolerance of avian embryos: A review. *The Condor*, 89(4), 874–898. <https://doi.org/10.2307/1368537>

Williams, S. E., y Middleton, J. (2008). Climatic seasonality, resource bottlenecks, and abundance of rainforest birds: Implications for global climate change. *Diversity and Distributions*, 14(1), 69–77. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00418.x>

Xing, W., Pang, B., y Hao, S. (2017). The combined effects of livestock grazing and seasonally increasing precipitation on the development and survival of *Dasyhippus barbipes* in Inner Mongolia. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 54(6), 978–989.

Anexo

Sección 1.

Tabla S1. Datos descriptivos de los nidos utilizados para los análisis de éxito de eclosión (1/0), $n = 680$ nidos.

	Media	Desvío estándar	Mediana	Mínimo	Máximo	Rango	Error estándar
Duración del período	10.66	4.66	13.00	1.00	15.00	14.00	0.18
Fecha	19-11	25.44 days	19-11	16-09	17-01	123.00 days	0.98
Número de huevos de tordo	2.33	1.70	2.00	0.00	8.00	8.00	0.07
Número de huevos de calandria	3.20	0.90	3.00	1.00	5.00	4.00	0.03
Temperatura media	20.22	2.84	20.40	12.68	27.90	15.22	0.11
Suma de precipitaciones	29.46	35.52	17.55	0.00	187.00	187.00	1.36
Número de días de lluvia extrema	1.45	1.30	1.00	0.00	7.00	7.00	0.05
Número de días de calor extremo	1.97	2.05	1.50	0.00	11.00	11.00	0.08
Número de días de frío extremo	1.04	1.39	0.50	0.00	7.00	7.00	0.05

Tabla S2. Datos descriptivos de los nidos utilizados para los análisis de éxito de pichones , $n = 214$ nidos.

	Media	Desvío estándar	Mediana	Mínimo	Máximo	Rango	Error estándar
Duración del período	8.02	2.72	10.00	1.00	10.00	9.00	0.19
Fecha	04-12	22.54 days	04-12	02-10	23-01	113.00 days	1.54
Número de pichones de tordo	1.15	0.87	1.00	0.00	5.00	5.00	0.06
Número de pichones de calandria	2.11	0.92	2.00	1.00	4.00	3.00	0.06
Temperatura media	21.31	2.49	21.46	14.31	27.44	13.12	0.17
Suma de precipitaciones	18.92	24.38	11.00	0.00	109.00	109.00	1.67
Número de días de lluvia extrema	1.03	0.94	1.00	0.00	4.00	4.00	0.06
Número de días de calor extremo	1.58	1.66	1.00	0.00	9.00	9.00	0.11
Número de días de frío extremo	0.74	1.12	0.00	0.00	5.00	5.00	0.08

Tabla S3. Datos descriptivos de los nidos utilizados para los análisis de huevos eclosionados, n = 387 nidos.

	Media	Desvío estándar	Mediana	Mínimo	Máximo	Rango	Error estándar
Duración del período	13.62	0.49	14.00	13.00	15.00	2.00	0.02
Fecha	18-11	24.65 days	19-11	16-09	16-01	122.00 days	1.25
Número de huevos de tordo	2.48	1.61	2.00	0.00	8.00	8.00	0.08
Número de huevos de calandria	3.29	0.87	3.00	1.00	5.00	4.00	0.04
Número de pichones de calandria	1.88	1.06	2.00	0.00	5.00	5.00	0.05
Temperatura media	20.39	2.54	20.57	12.68	26.16	13.48	0.13
Suma de precipitaciones	36.09	38.24	22.50	0.00	187.00	187.00	1.94
Número de días de lluvia extrema	1.74	1.28	1.00	0.00	7.00	7.00	0.07
Número de días de calor extremo	2.52	2.18	2.00	0.00	11.00	11.00	0.11
Número de días de frío extremo	1.30	1.46	1.00	0.00	7.00	7.00	0.07

Tabla S4. Datos descriptivos de los nidos utilizados para los análisis de volantones, n = 93

	Media	Desvío estándar	Mediana	Mínimo	Máximo	Rango	Error estándar
Duración del período	10.00	0.00	10.00	10.00	10.00	0.00	0.00
Fecha	30-11	23.28 days	01-12	02-10	18-01	108 days	2.41
Número de pichones de tordo	1.23	0.87	1.00	0.00	5.00	5.00	0.09
Número de pichones de calandria	2.15	0.93	2.00	1.00	4.00	3.00	0.10
Número de volantones de calandria	1.80	1.13	2.00	0.00	5.00	5.00	0.12
Temperatura media	21.05	2.55	21.50	14.31	25.00	10.69	0.26
Suma de precipitaciones	23.53	26.66	13.00	0.00	105.00	105.00	2.76
Número de días de lluvia extrema	1.24	0.94	1.00	0.00	4.00	4.00	0.10
Número de días de calor extremo	2.02	1.99	2.00	0.00	9.00	9.00	0.21
Número de días de frío extremo	0.97	1.20	1.00	0.00	4.00	4.00	0.12

Sección 2.

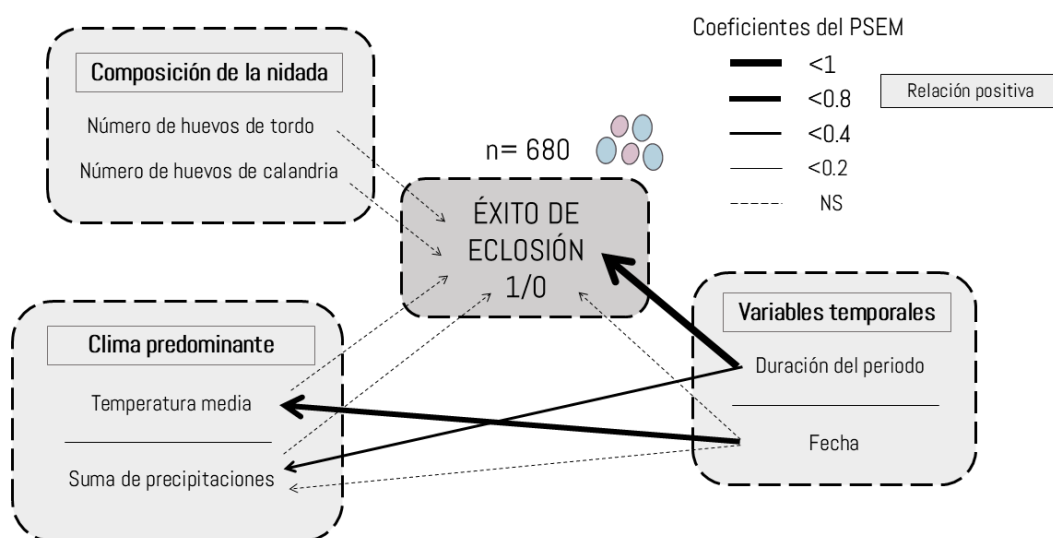


Figura S3 - Modelo 1a: Modelo de ecuaciones estructurales por tramos (PSEM) para la relación entre el éxito de eclosión (1/0) con las condiciones meteorológicas predominantes (PW), los huevos de calandria y tordo, y los efectos temporales. El grosor de las líneas es proporcional a los coeficientes estandarizados del PSEM. Las líneas negras indican relaciones positivas. Las líneas continuas representan asociaciones significativas, mientras que las líneas punteadas representan asociaciones no significativas.

Tabla S5 - Tres modelos utilizados para construir el PSEM del Modelo 1a (Fig. S3). Los valores de P significativos están en negrita.

Variable de respuesta	Predictor	Estimación	P-valor
Éxito de eclosión (1/0)	Temperatura media	-0.038	0.643
Éxito de eclosión (1/0)	Suma de precipitaciones	-0.002	0.623
Éxito de eclosión (1/0)	Duración del período	0.875	< 0.001
Éxito de eclosión (1/0)	Fecha	0.004	0.594
Éxito de eclosión (1/0)	Número de huevos de tordo	-0.096	0.192
Éxito de eclosión (1/0)	Número de huevos de calandria	0.143	0.287
Temperatura media	Fecha	0.085	< 0.001
Suma de precipitaciones	Duración del período	2.420	< 0.001
Suma de precipitaciones	Fecha	-0.033	0.514

Tabla S6 - Tres modelos utilizados para construir el PSEM del Modelo 1b (Fig. 1). Los valores de P significativos están en negrita. Exponencial del valor estimado del número de días de lluvia extrema = $\exp(-0,222)$ = Odds Ratio = 0,798.

Variable de respuesta	Predictor	Estimación	P-valor
Éxito de eclosión (1/0)	Número de días con lluvia extrema	-0.222	0.016
Éxito de eclosión (1/0)	Número de días con calor extremo	-0.042	0.468
Éxito de eclosión (1/0)	Número de días con frío extremo	0.052	0.541
Éxito de eclosión (1/0)	Duración del período	0.912	<0.001
Éxito de eclosión (1/0)	Fecha	0.001	0.806
Éxito de eclosión (1/0)	Número de huevos de tordo	-0.102	0.169
Éxito de eclosión (1/0)	Número de huevos de calandria	0.153	0.258
Número de días con lluvia extrema	Fecha	0.000	0.930
Número de días con lluvia extrema	Duración del período	0.115	<0.001
Número de días con calor extremo	Fecha	-0.002	0.464
Número de días con calor extremo	Duración del período	0.168	<0.001
Número de días con frío extremo	Fecha	0.001	0.671
Número de días con frío extremo	Duración del período	0.092	<0.001

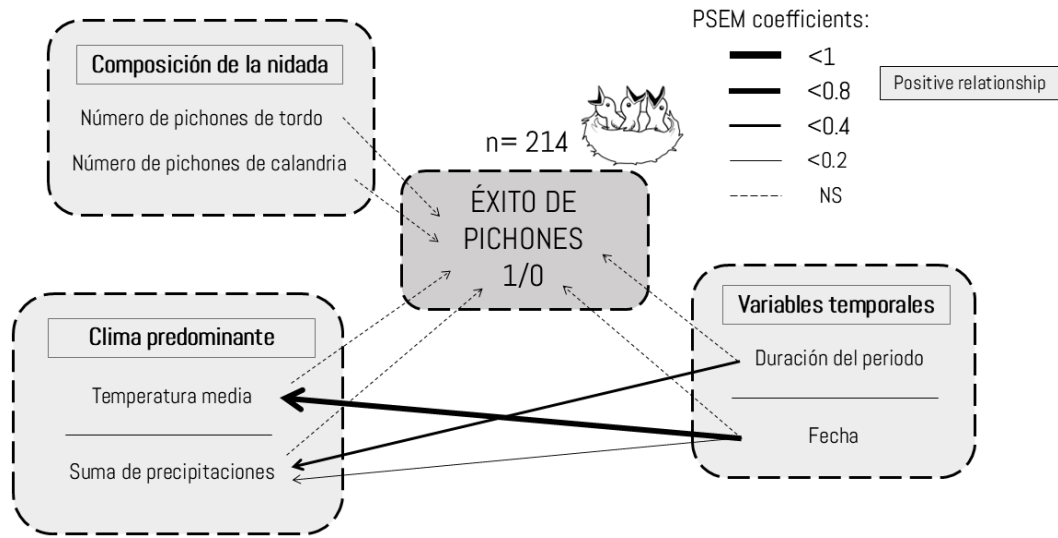


Fig. S4 - Modelo 2a: Modelo de ecuaciones estructurales por tramos (PSEM) para la relación entre el éxito de los pichones (1/0) con las condiciones meteorológicas predominantes (PW), los pichones de calandria y tordo, y los efectos temporales. El grosor de las líneas es proporcional a los coeficientes estandarizados del PSEM. Las líneas negras indican relaciones positivas. Las líneas sólidas representan asociaciones significativas, mientras que las líneas discontinuas representan asociaciones no significativas.

Tabla S7 - Tres modelos utilizados para construir el PSEM del Modelo 2a (Fig. S4). Los valores de P significativos están en negrita.

Variable de respuesta	Predictor	Estimación	P-valor
Éxito de pichones (1/0)	Temperatura media	-0.029	0.893
Éxito de pichones (1/0)	Suma de precipitaciones	-0.004	0.744
Éxito de pichones (1/0)	Duración del período	23.522	0.998
Éxito de pichones (1/0)	Fecha	-0.022	0.337
Éxito de pichones (1/0)	Número de pichones de tordo	0.417	0.311
Éxito de pichones (1/0)	Número de pichones de calandria	0.352	0.360
Temperatura media	Fecha	0.070	<0.001
Suma de precipitaciones	Duración del período	2.688	<0.001
Suma de precipitaciones	Fecha	0.170	0.018

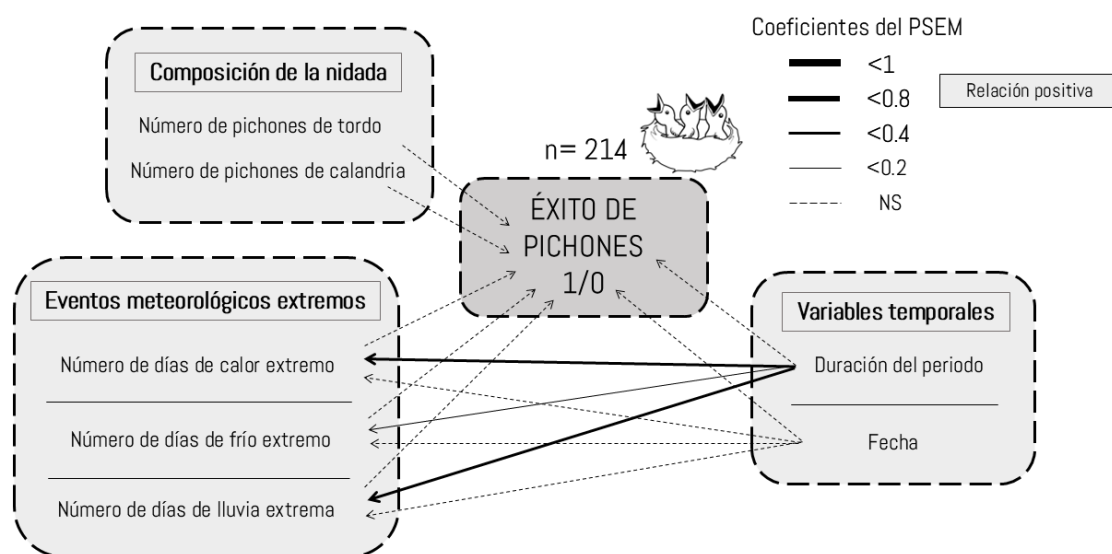


Fig. S5 - Modelo 2b: Modelo de ecuaciones estructurales por tramos (PSEM) para la relación entre el éxito de los pichones (1/0) con los eventos meteorológicos extremos (EWE), los pichones de tordo y calandria, y los efectos temporales. El grosor de las líneas es proporcional a los coeficientes estandarizados del PSEM. Las líneas negras indican

relaciones positivas. Las líneas sólidas representan asociaciones significativas, mientras que las líneas discontinuas representan asociaciones no significativas.

Tabla S8 - Tres modelos utilizados para construir el PSEM del Modelo 2b (Fig. S5). Los valores de P significativos están en negrita.

Variable de respuesta	Predictor	Estimación	P-valor
Éxito de pichones (1/0)	Número de días con lluvia extrema	-0.127	0.709
Éxito de pichones (1/0)	Número de días con calor extremo	-0.012	0.956
Éxito de pichones (1/0)	Número de días con frío extremo	0.477	0.154
Éxito de pichones (1/0)	Duración del período	23.448	0.998
Éxito de pichones (1/0)	Fecha	-0.022	0.152
Éxito de pichones (1/0)	Número de pichones de tordo	0.375	0.357
Éxito de pichones (1/0)	Número de pichones de calandria	0.349	0.374
Número de días con lluvia extrema	Duración del período	0.134	<0.001
Número de días con lluvia extrema	Fecha	0.003	0.281
Número de días con calor extremo	Duración del período	0.180	<0.001
Número de días con calor extremo	Fecha	-0.009	0.064
Número de días con frío extremo	Duración del período	0.071	0.012
Número de días con frío extremo	Fecha	-0.003	0.424

Tabla S9 - Tres modelos utilizados para construir el PSEM del Modelo 3a (Fig. 3). Los valores de P significativos están en negrita. Exponencial del valor estimado de la temperatura media = $\exp(-0.058)$ = Odds Ratio = 0.943.

Variable de respuesta	Predictor	Estimación	P-valor
Número de huevos eclosionados	Temperatura media	-0.058	0.004
Número de huevos eclosionados	Suma de precipitaciones	0.000	0.902
Número de huevos eclosionados	Duración del período	0.107	0.057
Número de huevos eclosionados	Fecha	0.004	0.028
Número de huevos eclosionados	Número de huevos de tordo	-0.078	<0.001
Número de huevos eclosionados	Número de huevos de calandria	0.248	<0.001
Temperatura media	Fecha	0.085	<0.001
Suma de precipitaciones	Duración del período	0.500	0.900
Suma de precipitaciones	Fecha	-0.032	0.683

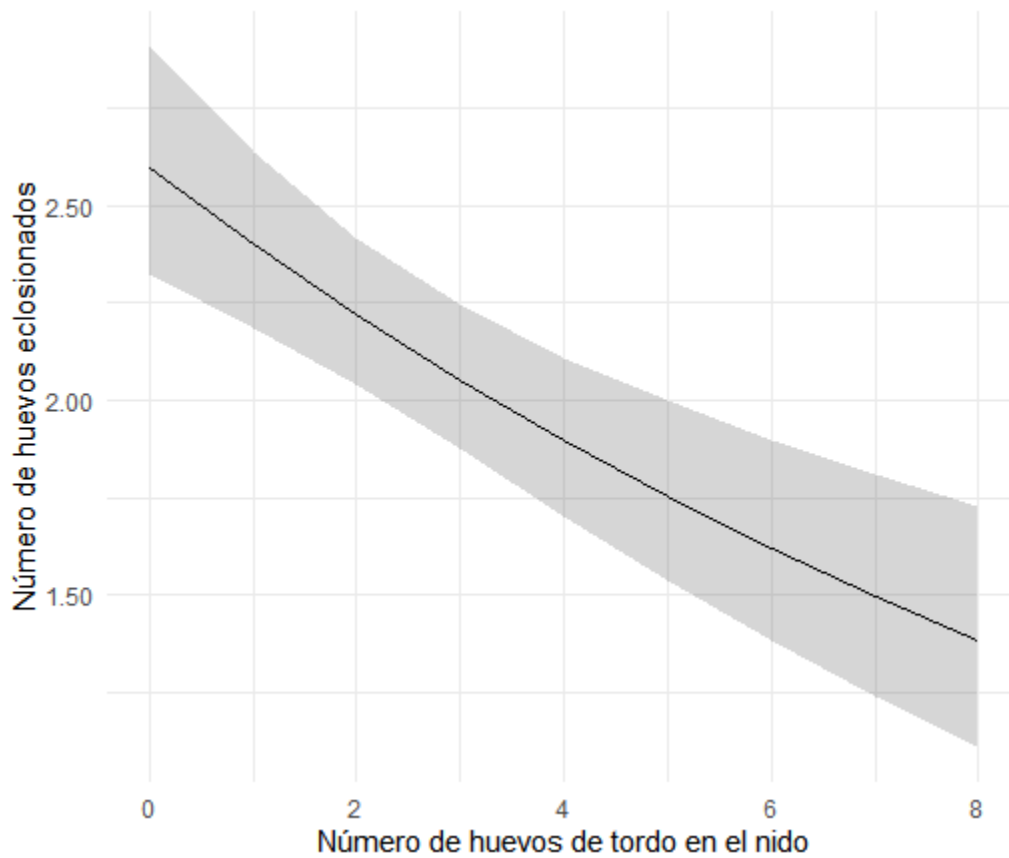


Fig. S6 - Número de huevos eclosionados de calandria en relación con el número de huevos de tordo en el nido durante el período de incubación (Modelo 3a). La línea representa la predicción del modelo y el área sombreada indica el intervalo de confianza.

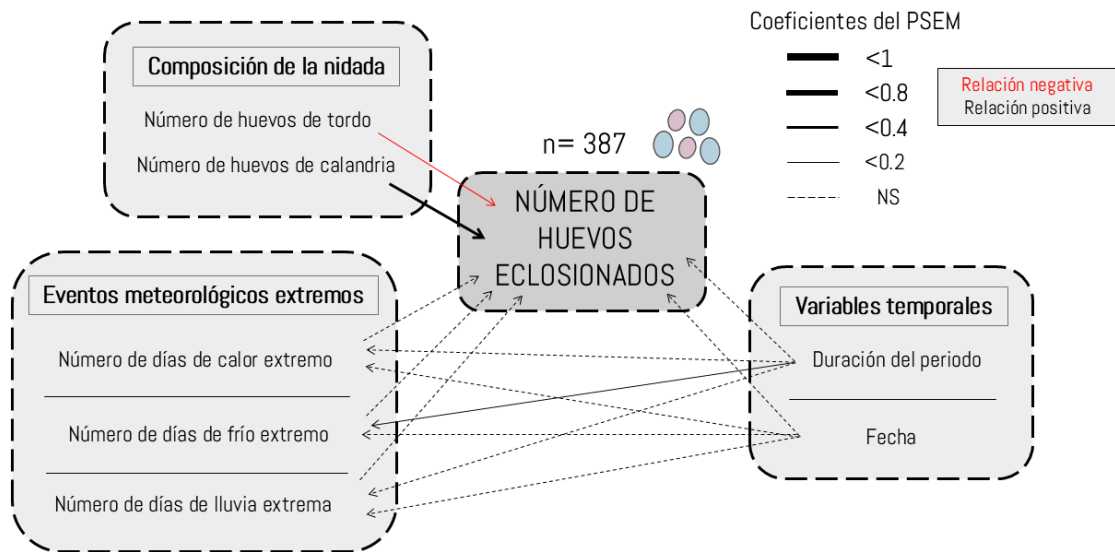


Fig. S7 - Modelo 3b: Modelo de ecuaciones estructurales por tramos (PSEM) para la relación entre el número de huevos eclosionados con los eventos meteorológicos extremos (EWE), el número de huevos de tordo y de calandria, y los efectos temporales. El grosor de las líneas es proporcional a los coeficientes estandarizados del PSEM. Las líneas negras y rojas indican relaciones positivas y negativas, respectivamente. Las líneas sólidas representan asociaciones significativas, mientras que las líneas discontinuas representan asociaciones no significativas.

Tabla S10 - Tres modelos utilizados para construir el PSEM del Modelo 3b (Fig. S7). Los valores de P significativos están en negrita.

Variable de respuesta	Predictor	Estimación	P-valor
Número de huevos eclosionados	Número de días con lluvia extrema	-0.010	0.658
Número de huevos eclosionados	Número de días con frío extremo	0.018	0.361
Número de huevos eclosionados	Número de días con calor extremo	-0.019	0.161
Número de huevos eclosionados	Fecha	-0.001	0.545
Número de huevos eclosionados	Duración del período	0.097	0.086
Número de huevos eclosionados	Número de huevos de tordo	-0.084	<0.001
Número de huevos eclosionados	Número de huevos de calandria	0.244	<0.001
Número de días con lluvia extrema	Fecha	-0.001	0.651
Número de días con lluvia extrema	Duración del período	0.240	0.071
Número de días con frío extremo	Fecha	0.001	0.815
Número de días con frío extremo	Duración del período	-0.339	0.025
Número de días con calor extremo	Fecha	-0.007	0.145
Número de días con calor extremo	Duración del período	0.213	0.346

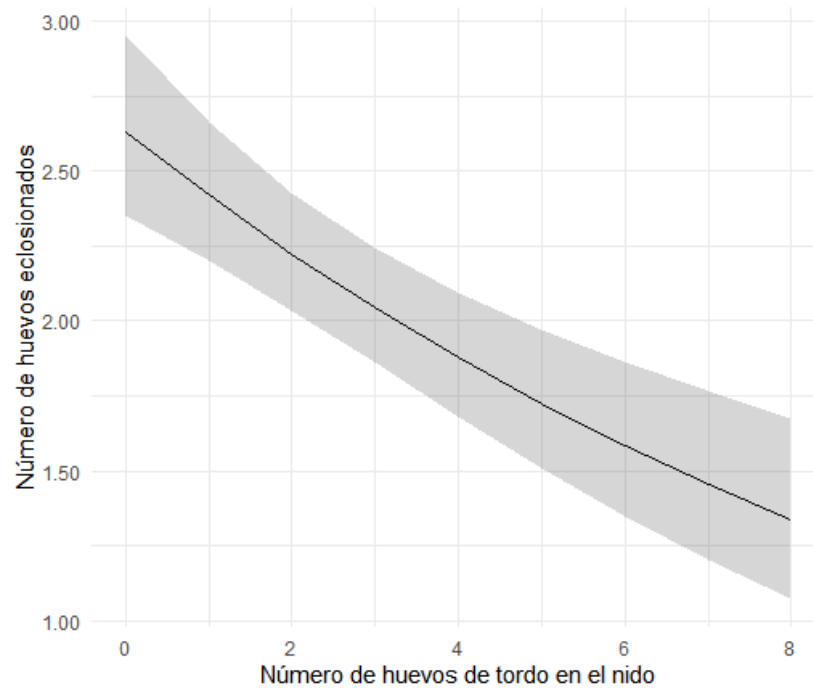


Fig. S8 - Número de huevos eclosionados de calandria en relación al número de huevos de tordo en el nido durante el período de incubación (Modelo 3b). La línea representa la predicción del modelo y el área sombreada indica el intervalo de confianza.

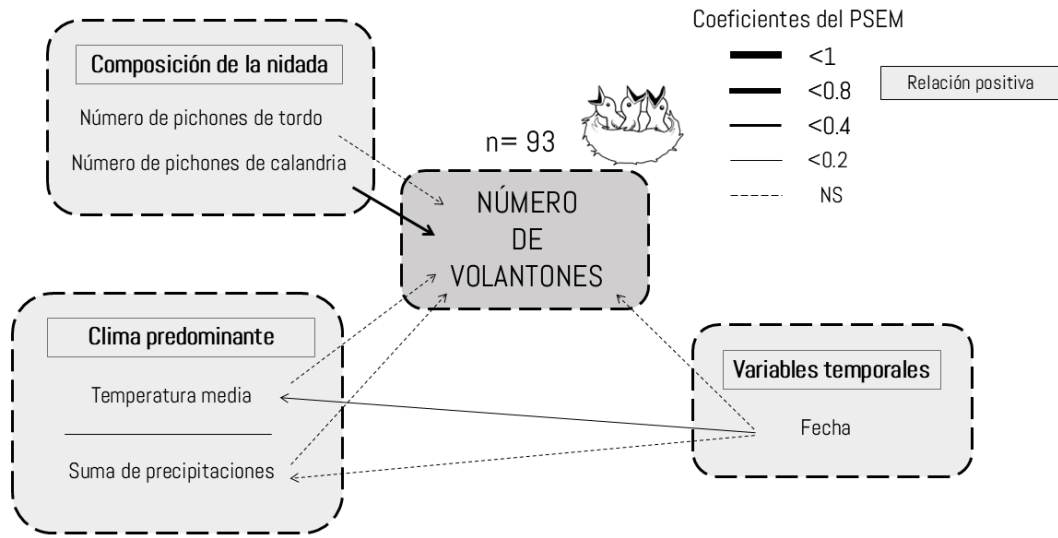


Fig. S9 - Modelo 4a: Modelo de ecuaciones estructurales por tramos (PSEM) para la relación entre el número de volantones con las condiciones meteorológicas predominantes (PW), el número de pichones de tordo y calandria, y los efectos temporales. El grosor de la línea es proporcional a los coeficientes estandarizados del PSEM. Las líneas negras y rojas indican relaciones positivas y negativas, respectivamente. Las líneas continuas representan asociaciones significativas, las líneas discontinuas representan asociaciones no significativas.

Tabla S11 - Tres modelos utilizados para hacer el PSEM del Modelo 4a (Fig. S9). Los valores P significativos están en negrita.

Variable de respuesta	Predictor	Estimación	P-valor
Número de volantones	Temperatura media	0.012	0.643
Número de volantones	Suma de precipitaciones	-0.001	0.493
Número de volantones	Fecha	-0.004	0.210
Número de volantones	Número de pichones de tordo	0.027	0.559
Número de volantones	Número de pichones de calandria	0.475	<0.001
Temperatura media	Fecha	0.080	<0.001
Suma de precipitaciones	Fecha	0.157	0.190

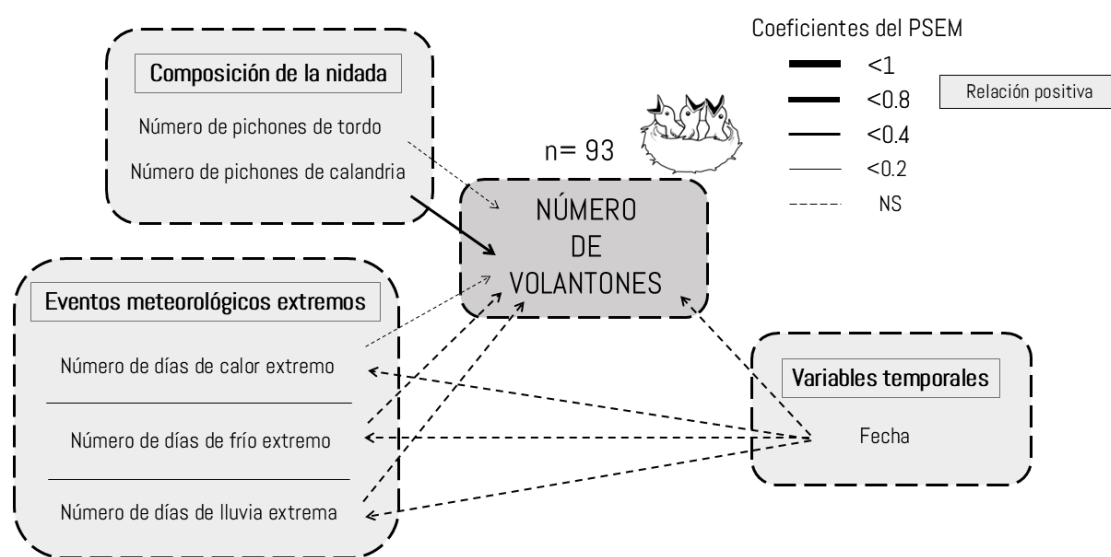


Fig. S11 - Modelo 4b: Modelo de ecuaciones estructurales por tramos (PSEM) para la relación entre el número de volantones con los eventos meteorológicos extremos (EWE), el número de pichones de tordo y calandria, y los efectos temporales. El grosor de la flecha es proporcional a los coeficientes estandarizados del PSEM. Las líneas negras y rojas indican relaciones positivas y negativas, respectivamente. Las líneas discontinuas representan asociaciones con valores P no significativos.

Tabla S12 - Tres modelos utilizados para hacer el PSEM del Modelo 4b (Fig. S10). Los valores P significativos están en negrita.

Variable de respuesta	Predictor	Estimación	P-valor
Número de volantones	Número de días con lluvia extrema	-0.023	0.620
Número de volantones	Número de días con calor extremo	0.037	0.106
Número de volantones	Número de días con frío extremo	0.048	0.182
Número de volantones	Fecha	-0.002	0.261
Número de volantones	Número de pichones de tordo	0.022	0.611
Número de volantones	Número de pichones de calandria	0.491	<0.001
Número de días con lluvia extrema	Fecha	0.005	0.249
Número de días con calor extremo	Fecha	-0.006	0.482
Número de días con frío extremo	Fecha	-0.006	0.268

CAPÍTULO III: GANADERÍA Y RELACIÓN CON ÉXITO DEL NIDO



Imagen: Rosario Jacoby (hembra de Tordo Renegrado posada en vaca en Estancia San Isidro)

En la ciudad, la noche cae sin que veamos el atardecer.
En el campo es imposible.
Los sonidos del alba: los pájaros baten sus alas, las vacas mugen.
Los terneros nacen mientras que las vacas enfermas se despiden.
Una tormenta fuerte enfría los huevos permeables de las calandrias.
En otro nido, los pichones emergen ciegos al mundo,
solo para convertirse en alimento de otro hogar.
En el mar de pastizal, los insectos mudan su piel,
vulnerables, son cazados para alimentar pichones pronto por volar.
Nidos en movimiento, nidos vacíos en potencia de ser
Y dime,
¿qué planeas hacer vos con tu único nido?

Rosario Jacoby, inspirado en Mary Oliver y Federico Falco

Introducción

Los pastizales constituyen uno de los ecosistemas más extensos del planeta, cubriendo aproximadamente 39 millones de km², y juegan un rol clave en la conservación de la biodiversidad y en la provisión de servicios ecosistémicos esenciales, como la regulación del agua y de los gases de la atmósfera, el control de la erosión y la producción de alimento (Costanza y col., 1997). Sin embargo, su valor ecológico ha sido históricamente subestimado: menos del 0.7 % de su superficie a nivel global se encuentra protegida, cifra que en Argentina desciende al 0.3 % (Bilenca, 2005). En este contexto, los talaes bonaerenses, un ecosistema distintivo de la región pampeana argentina, enfrentan presiones significativas. Estos ambientes no constituyen únicamente pastizales, sino un mosaico característico donde parches de bosque nativo xerofítico, dominados por especies arbóreas como el Tala (*Celtis ehrenbergiana*) y el Coronillo (*Scutia buxifolia*), se desarrollan sobre sustratos particulares como barrancas fluviales, cordones de conchilla costeros o albardones arenosos, inmersos en una matriz de pastizal (Arturi, 2006). Esta estructura heterogénea, a menudo fragmentada por el avance de la agricultura y la urbanización, presenta desafíos únicos para la conservación de su biodiversidad asociada.

La escasa protección de estos ecosistemas ha facilitado su transformación para actividades agropecuarias, particularmente la ganadería, generando consecuencias profundas sobre la biodiversidad nativa (Bilenca, 2005). La pérdida y fragmentación del hábitat natural reducen el tamaño de los parches disponibles, aumentan la proporción de ambientes de borde y alteran las condiciones estructurales del hábitat, afectando negativamente el éxito del nido de muchas especies (Wilcove, 1985; Winter y col., 2000; Askins y col. 2007).

Dentro de los factores que determinan el éxito reproductivo de las aves, se destacan la disponibilidad de alimento, la estructura del hábitat y la presión de depredación, todos ellos susceptibles de ser modificados por la intensidad ganadera. Diversos estudios han documentado cómo el pastoreo modifica la riqueza, abundancia y biomasa vegetal, así como la de artrópodos, mamíferos, aves y otros vertebrados (Evans y col., 2015; Filazzola y col., 2020).

Los artrópodos constituyen un componente fundamental de los ecosistemas terrestres y acuáticos, desempeñando roles diversos y cruciales en el ciclo de nutrientes, la descomposición de la materia orgánica, el control de plagas y la polinización (Menta y Remelli 2020). Su abundancia, diversidad y composición comunitaria son altamente sensibles a las alteraciones ambientales, lo que los convierte en valiosos bioindicadores para evaluar la salud del ecosistema y los efectos de las prácticas de manejo del suelo (Menta y Remelli 2020).

La intensidad del pastoreo (consumo de biomasa vegetal por ganado) puede alterar la estructura vegetal, reduciendo la cobertura y la altura de la vegetación, lo cual puede tener efectos tanto positivos como negativos en diferentes niveles tróficos (Odriozola y col. 2014). Esta alteración en la estructura de la vegetación tiene consecuencias directas sobre el microclima del suelo. Al disminuir la cobertura, aumenta la incidencia de la radiación solar sobre la superficie, incrementando su temperatura y la tasa de evaporación de la humedad (Odriozola y col. 2014). De forma simultánea, ya que el pastoreo mantiene una delgada capa orgánica con menor capacidad de aislamiento, la temperatura del suelo tiende a ser mayor en zonas de pastoreo respecto a las de sin el mismo. En conjunto, estas nuevas condiciones físicas y químicas provocan una profunda alteración en la comunidad microbiana del suelo, un componente de vital importancia para la salud y fertilidad del ecosistema (Odriozola y col. 2014).

Por otro lado, esta menor cobertura vegetal en algunos casos puede aumentar la visibilidad para los depredadores y facilitar la caza (Bhola y col., 2012; McGregor y col., 2014), mientras que en otros reduce la abundancia de pequeños mamíferos como roedores, por pérdida de refugio y alimento (Blaum y col., 2007). También pueden tener efectos sobre las comunidades de aves (Haene y col. 2024), dado que la vegetación provee recursos de alimentación, nidificación y protección para muchas especies de aves (Cody, 1985). Por lo tanto, el pastoreo produce efectos indirectos sobre las aves a través de las modificaciones en la estructura de la vegetación, alterando la idoneidad del hábitat (Wiens, 1973). En este sentido, la estructura de la vegetación actúa como un filtro ambiental que determina la presencia o ausencia de especies tolerantes a condiciones específicas del hábitat, de modo que las perturbaciones que ocurren en la vegetación afectan la composición, abundancia y

estructura de los ensambles de aves (Dardanelli y col., 2022; Wiens, 1973). A nivel global, los efectos del pastoreo sobre la biodiversidad no siempre son lineales y dependen de varios factores, como el tipo de ganado, el ecosistema y las características de las especies. En el Chaco seco argentino, Marás y col. (2022) encontraron que el incremento en la intensidad de pastoreo se asocia con un aumento en la actividad de zorros grises y una disminución de pequeños mamíferos, alterando las dinámicas de depredación. De manera similar, en las sabanas afrotropicales, Mukwevho (2025) observó que la riqueza y abundancia de distintos grupos funcionales de artrópodos varían significativamente con la intensidad del disturbio, observándose mayores valores en parcelas quemadas que en parcelas pastoreadas. Además, Huaranca y col. (2022) en su meta-análisis destacaron que los efectos del pastoreo en la abundancia de plantas y animales pueden ser inconsistentes y varían según la escala espacial y temporal, así como los rasgos de historia de vida de las especies. En ecosistemas como el de las sabanas de Escocia, Villar y col. (2013) demostraron que el pastoreo intensivo por ganado reduce la densidad del roedor topillo agreste (*Microtus agrestis*) y afecta a los depredadores generalistas, sugiriendo que los impactos ganaderos no son homogéneos. Por otro lado, en el oeste de Estados Unidos, Helmstetter y col. (2025) no encontraron cambios significativos en el comportamiento de los coyotes en presencia de ganado, lo que podría explicar la falta de diferencias en el éxito del nido de las gallinas de las artemisas (*Centrocercus urophasianus*) entre áreas con diferente carga ganadera.

Asimismo, los efectos de la ganadería pueden ser más complejos, actuando también de forma indirecta al modular interacciones clave entre especies, como es el caso del parasitismo de cría. El Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*), es un parásito de cría que utiliza como uno de sus hospedadores a la Calandria Grande (*Mimus saturninus*), en la zona de estudio. El tordo presenta una asociación bien documentada con grandes mamíferos herbívoros, particularmente en sistemas ganaderos, a los que sigue para alimentarse de insectos espantados por su movimiento o que proliferan en la bosta (Goguen y Mathews 1997, Ortega 1998). Diversos trabajos han reportado mayor abundancia de tordos en áreas con ganado en comparación con áreas sin pastoreo o con menor carga ganadera (Pucheta y col. 2024; Locatelli y col., 2016). En particular, el estudio realizado en Texas, U.S.A., por Locatelli y col. (2016), en sistemas de ungulados encerrados, es decir, aquellos donde hay ganado domesticado pastoreando en potreros, mostró que la probabilidad de parasitismo del tordo de

cabeza marrón (*Molothrus ater*) aumentaba a medida que había una mayor cobertura de pastizales en el paisaje. Por el contrario, en los sistemas de solo ungulados silvestres, donde los animales se movían libremente sin la influencia del pastoreo domesticado, la proporción de pastizales no tuvo ningún efecto en la probabilidad de parasitismo. En paralelo, otros trabajos han señalado que los tordos eligen hábitats de estructura más compleja para parasitar nidos, como sabanas, bordes de bosque, matorrales y potreros con vegetación densa (Hahn y Hatfield 1995, Strausberger y Ashley 1997). En esos ambientes, no solo hay mayor densidad de hospedadores, sino también presencia de perchas elevadas, como arbustos, desde donde los tordos vigilan la actividad de nidificación (Hahn y Hatfield 1995, Strausberger y Ashley 1997).

Esta relación sugiere que la ganadería podría influir en la presión de parasitismo no solo al modificar la estructura del hábitat de la calandria, sino también al aumentar la actividad de los tordos en el paisaje, ya sea por el recurso alimenticio que representan los insectos asociados al ganado o por la apertura del paisaje que permite un mayor acceso visual a los nidos. Un incremento en la abundancia de tordos podría traducirse en mayores tasas de parasitismo y, particularmente, en un aumento del comportamiento de punción de huevos, una de las principales causas de fracaso reproductivo en la etapa de puesta, al provocar la pérdida total o parcial de la nidada. Diversos estudios han mostrado que la pérdida de huevos por punciones aumenta la probabilidad de abandono del nido (Massoni y Reboreda, 1998; Mermoz y Reboreda, 1998; Geoghegan et al., 2025). Sin embargo, el efecto del parasitismo sobre el abandono puede ser complejo. En nidos de calandria, el número de huevos de tordo en el nido se asocia negativamente con la probabilidad de abandono, es decir, más huevos de tordo pueden reducir el abandono (Geoghegan et al., 2025).

A pesar de esta complejidad, la mayoría de los estudios sobre los efectos del pastoreo provienen de ecosistemas del Hemisferio Norte, mientras que los ambientes del sur, como el pastizal pampeano y los talares asociados, permanecen relativamente poco explorados (Mazzini y col., 2018). Esta falta de conocimiento limita la capacidad de generar estrategias de manejo ganadero que contemplen la conservación de especies nativas.

En este contexto, comprender cómo la intensidad del pastoreo afecta la intensidad de parasitismo de cría, la calidad del hábitat y, en consecuencia, el éxito del nido de las aves

resulta crucial. La calidad del territorio puede evaluarse mediante variables como la estructura de la vegetación, la disponibilidad de alimento (por ejemplo, artrópodos) y la presión de uso del suelo (Vögeli y col. 2010, Menta y Remelli 2020). Estas variables, a su vez, pueden incidir en factores clave como la tasa de depredación de nidos, la selección de microhábitats o la condición corporal de los reproductores (Dwight y col. 2020). La Calandria Grande es una especie territorial, común en una variedad de ambientes abiertos y semiabiertos, incluyendo los mosaicos de pastizal y talaes bonaerenses. Su dieta está formada principalmente por artrópodos y frutos (Fraga, 1985; Sick, 1997) que incluyen especies de los órdenes Lepidoptera (orugas), Odonata (suborden Epiprocta, infraorden Anisoptera - libélulas), Mantodea (mantis y ninfas de mantis), y Orthoptera (suborden Caelifera, saltamontes, Suborden Ensifera, grillos) entre otros (Crudele comunicación personal, 2025). Dentro de las especies que depredan sobre sus nidos, registradas en la zona de estudio, se encuentran especies de aves rapaces (Herman y col. 2023). En este capítulo se propone como primer objetivo determinar cómo la ganadería influye sobre la provisión de alimento, y especies parásitas y predatoras. Como segundo objetivo se determinará si estas variables se relacionan con el éxito de los nidos de la Calandria Grande. A partir de este enfoque, se espera aportar evidencia que contribuya a comprender qué características del hábitat favorecen el éxito del nido de las aves y cómo estos factores pueden ser afectados por el manejo ganadero. Esta información puede ser clave para el desarrollo de estrategias de conservación en paisajes productivos donde las aves coexisten con el ganado.

Hipótesis y Predicciones:

1. Impacto en el hábitat (Cobertura y Altura Vegetal)

Hipótesis: La ganadería intensa deteriora la estructura de la vegetación del hábitat.

Predicción: A mayor ganadería, habrá menor cobertura y menor altura de la vegetación.

2. Impacto en la disponibilidad de alimento (Artrópodos)

Hipótesis: La alteración del hábitat por la ganadería disminuye la disponibilidad de alimento para las aves.

Predicción A (Riqueza/Diversidad): A mayor ganadería, habrá menor riqueza y diversidad de artrópodos.

Predicción B (Éxito del Nido - Pichones): Un menor suministro de artrópodos conducirá a un menor éxito durante la etapa de Pichones.

3. Impacto en los depredadores

Hipótesis: La ganadería altera la comunidad de depredadores aéreos.

Predicción A (Abundancia): A mayor ganadería, habrá mayor abundancia de depredadores aéreos (aves rapaces).

Predicción B (Éxito del Nido - Incubación/Pichones): La mayor abundancia/actividad de depredadores resultará en un menor éxito por mayor depredación durante las etapas de Incubación y Pichones.

4. Impacto en las Interacciones Biológicas (Parasitismo de Cría)

Hipótesis: La ganadería incrementa la intensidad y el impacto negativo del parasitismo de cría por el Tordo Renegrido

Predicción A (Intensidad): A mayor ganadería, habrá mayor abundancia/actividad de tordos y, en consecuencia, una mayor intensidad del parasitismo de cría.

Predicción B (Éxito del Nido - Puesta): La mayor tasa de parasitismo de cría (más huevos perdidos por punciones) provocará un mayor abandono de nidos y, por lo tanto, un menor éxito durante la etapa de Puesta.

Métodos

1) Sitio de muestreo

El muestreo de este capítulo se realizó durante las temporadas reproductivas comprendidas en los años 2019, 2020 y 2021. El sitio de estudio abarcó dos zonas contrastantes en cuanto a intensidad ganadera: un sector correspondiente a la Reserva Natural El Destino (baja intensidad ganadera) y otro correspondiente a la Estancia San Isidro (alta intensidad ganadera). Ambas zonas se encuentran adyacentes y ubicadas sobre la Ruta Provincial N° 11 (Fig. A, B, C, centroide zona baja intensidad: 35° 8'36.80"S, 57°23'36.89"W; centroide zona alta intensidad 35° 9'1.87"S, 57°23'11.04"W).

2) Diseño del muestreo y ubicación de transectas

Se trazaron 4 transectas en cada una de las zonas (Alta y Baja carga ganadera), totalizando ocho transectas.

El procedimiento para obtener los puntos de inicio de las transectas fue el siguiente:

Generación Inicial: Para cada una de las dos zonas de estudio, se generó un conjunto inicial de cuatro (4) puntos aleatorios, aplicando una distancia mínima de separación de 200 metros entre ellos. Específicamente, se empleó la herramienta de geoprocésamiento "Puntos aleatorios en polígonos" (Random points inside polygons (fixed)), utilizando el software QGIS v3.4.13 (QGIS Development Team, 2024). La herramienta se configuró con los siguientes parámetros: la estrategia de muestreo (Sampling strategy) se estableció en "Conteo de puntos" (Points count) con un valor de cuatro (4), y se fijó una "Distancia mínima" (Minimum distance) de 200 metros para asegurar la separación espacial entre los puntos.

Validación y Reemplazo: Cada punto fue validado visualmente sobre una imagen satelital de alta resolución (Image © 2025 Airbus). Si un punto caía sobre una cobertura no deseada (ej. bosque de tala, cuerpos de agua, alambrados), era descartado, priorizando ubicaciones dentro de pastizales. El proceso de generación aleatoria se repetía exclusivamente para reemplazar los puntos descartados, hasta obtener un conjunto final de cuatro puntos válidos por zona que cumplieran tanto con el criterio de hábitat como con la regla de distancia mínima entre sí (Fig. 1A).

Cada transecta tuvo una longitud de 50 metros y se mantuvo constante a lo largo de los tres años de muestreo (2019, 2020 y 2021). Para garantizar la consistencia y la capacidad de reubicar los mismos sitios cada año, el punto de inicio de cada transecta fue georreferenciado. Se utilizó un receptor GPS (GARMIN GPS eTREX 10) para localizar con precisión cada punto.





Fig. 1 – A. Área de estudio y ubicación de los puntos de muestreo. Se muestran los dos sitios de estudio: la Reserva El Destino (polígono naranja), caracterizada por una baja intensidad ganadera, y la Estancia San Isidro (polígono celeste), con una alta intensidad ganadera. Los números del 1 al 8 indican la localización de las transectas de muestreo en cada sitio. B. A la derecha se muestra la vegetación típica del polígono naranja mientras que a la izquierda la del polígono celeste. C. Vista desde un drone igual que B. *Imágenes:*

Marcelo Viñas.

3) Validación de la clasificación de zonas de alta y baja carga ganadera

Para evaluar la actividad ganadera se utilizó el porcentaje de bosta presente como un indicador de la presión de pastoreo en tiempos recientes (von Müller y col. 2012). En cada transecta se registró la presencia o ausencia de bosta (independientemente de su grado de descomposición) dentro de un cuadrado de 50 cm de lado, ubicado en tres puntos a lo largo de la transecta: en el primer metro, en el metro 25 y en el metro 49, y a una distancia entre 0 y 5 m a la izquierda o derecha de la línea de transecta, seleccionada de forma aleatoria, siendo entonces en total 3 muestras por transecta. Se midió el porcentaje en cada uno de los cuadrados y luego se realizó el promedio de estos tres valores. La medición de bosta se realizó una sola vez por temporada ya que la cantidad de vacas en cada zona se mantuvo constante durante los meses que duraba la temporada reproductiva (observación personal cotejada por

información brindada por los peones de ambos sitios). Al validar esta diferencia, se utilizó como variable predictora el factor alta/baja carga ganadera si el nido estaba dentro del polígono celeste o naranja respectivamente.

Además, se realizaron entrevistas informales a los peones entre 2019 y 2022, que indicaron que la carga ganadera en los potreros de la Estancia San Isidro se mantuvo en aproximadamente 200 a 300 cabezas de ganado vacuno, mientras que en la zona de la Reserva El Destino la carga fue considerablemente menor, de entre 50 y 100 vacas para el período de estudio.

4) Variables de la vegetación en zonas de alta y baja carga ganadera

En cada transecta, se midieron las siguientes variables a lo largo de los 50 metros de la transecta:

Altura máxima de la vegetación: Se registraron mediciones puntuales de la altura máxima (en centímetros) de la vegetación predominante (principalmente gramíneas) a intervalos regulares cada 5 metros a lo largo de los 50 metros de la transecta. Luego, para cada transecta, se obtuvo el valor promedio máximo registrado como representativo de la altura máxima de la vegetación en esa unidad de muestreo.

Cobertura horizontal de vegetación (Densidad del pastizal): Se evaluó como porcentaje de vegetación (principalmente gramíneas) que toca el centímetro de una regla horizontal de 1 m a dos alturas (10 cm y 50 cm). En tres segmentos de cada transecta (el primer metro, el metro del medio y el último metro), se colocó una regla horizontal de 1 metro de longitud a 10 cm y 50 cm de altura, y se contó la cantidad de milímetros en los que las gramíneas tocaban esa regla. Este valor se interpretó como una medida de cobertura o densidad del pastizal en cada estrato. Se obtuvieron así estimaciones de cobertura en esos dos niveles verticales (a 10 y 50 cm). Luego, para cada transecta, se obtuvo el valor promedio entre las 3 mediciones, a 10 cm y a 50 cm.

Se realizaron estas mediciones una vez por temporada reproductiva a mediados de noviembre. Se obtuvieron entonces 8 valores de cada transecta para 2019, 8 para 2020 y 8 para 2021 para cada una de las variables mencionadas.

4) Muestreo de artrópodos en zonas de alta y baja carga ganadera

El muestreo de artrópodos se llevó a cabo mediante captura activa utilizando una red entomológica con mango de aluminio de 60 cm de longitud con extensión a 120 cm., arillo de aluminio de 35 cm. de diámetro y bolsa de manta de 78 cm de largo, desplazada a velocidad constante (~2 km/h) durante 2 minutos y 30 segundos por transecta, realizando un patrón de movimiento en forma de ocho (50 movimientos por transecta). La dirección del inicio del muestreo se fijó al comienzo de la temporada (rumbo sudeste, 135°, determinado por GPS) y se mantuvo constante. Al finalizar cada transecta, el contenido de la red se transfirió a un frasco con alcohol al 70% para fijar los artrópodos. Las capturas se efectuaron durante la mañana (entre las 6:00 y 11:00 h), variando el orden de las transectas entre jornadas para homogeneizar el posible efecto de la hora.

En cada temporada reproductiva se realizaron muestreos cada 10 a 15 días. Se obtuvieron en total de 120 frascos con muestras de artrópodos. En promedio, se realizaron 9 muestreos desde octubre a enero en 2019 (72 muestras); 3 muestreos desde diciembre a enero en 2020 (24 muestras – por restricciones impuestas durante la pandemia de COVID-19, ya que en Argentina, las medidas del ASPO (Aislamiento Social Preventivo y Obligatorio) y DISPO (Distanciamiento Social, Preventivo y Obligatorio) limitaron la movilidad y el acceso a la Reserva El Destino, afectando la realización del trabajo de campo y la toma de datos); y 3 muestreos desde noviembre a enero en 8 puntos en 2021 (24 muestras – por prioridad experimentos rasgos comportamentales Capítulo IV y finalización de campaña temprana por contagio COVID-19). Los muestreos de artrópodos fueron realizados por la misma persona.

4.1.) Identificación y procesamiento de los artrópodos

Las muestras de artrópodos recolectadas fueron trasladadas al laboratorio para su procesamiento. La identificación se realizó utilizando una lupa binocular y claves taxonómicas disponibles para la región, procurando alcanzar el mayor nivel de resolución taxonómica posible (Bachmann 1966, Ramírez y col. 1999, Bentancourt y col. 2009). En algunos casos se llegó a identificar el superorden, en otros el orden y en la mayoría el suborden o la familia (MRJ).

5) Muestreo de aves en zonas de alta y baja carga ganadera

Se realizaron dos conteos de aves por temporada, siguiendo un diseño basado en la técnica de conteo por puntos (Ralph y col., 1995). Los puntos de observación se ubicaron al inicio de las transectas mencionadas previamente. En cada punto, el observador permaneció en silencio durante un período de diez minutos, registrando todas las aves vistas y/o escuchadas dentro de un radio de 100 metros. El observador fue el mismo en los 3 años (MRJ). Los conteos se realizaron 2 veces por temporada, una a principios de noviembre y otra a fines de diciembre.

6) Variables para el análisis de las comunidades

Para el análisis de las comunidades de artrópodos y aves se calcularon las siguientes variables:

La disimilitud de Sørensen (Sørensen, 1948):

$$\text{Sorensen} = \frac{2a}{2a + b + c}$$

a: especies presentes en ambos sitios

b: especies solo en sitio 1

c: especies solo en sitio 2

, que se basa en la presencia-ausencia de especies para comparar comunidades entre zonas.

Adicionalmente, se analizaron los componentes de recambio (reemplazo de especies entre sitios) y anidamiento (pérdida o ganancia de especies) (Baselga, 2010).

Abundancia: Número de individuos totales.

Riqueza: Número de grupos taxonómicos. Se construyeron curvas de acumulación de especies únicamente para artrópodos (al ser el grupo con mayor esfuerzo de muestreo), para evaluar la relación entre esfuerzo de muestreo y riqueza en artrópodos con la función specaccum del paquete vegan en R. Estas curvas muestran el aumento en la riqueza a medida

que se incrementa el número de muestras y permiten evaluar la exhaustividad del muestreo en zonas de alta y baja carga ganadera. A su vez, para estandarizar la comparación entre zonas con diferente número total de individuos capturados, se aplicó rarefacción mediante la función rarefy.

Diversidad: se calculó el índice de Shannon-Wiener (H') (Shannon, 1948):

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \cdot \ln(p_i)$$

y el de Simpson inverso ($1 - D$) (Simpson, 1949):

$$D = \sum_{i=1}^S p_i^2$$

, siendo S : número total de especies y p_i : proporción de individuos de la especie i respecto al total.

El índice de Shannon mide tanto la riqueza de especies (cuántas especies hay) como la equidad (cómo se distribuyen las abundancias entre ellas). Es sensible a las especies raras (Shannon, 1948). El índice de Simpson considera la abundancia de las especies, pero otorga mayor peso a las dominantes, ya que estima la probabilidad de que dos individuos seleccionados al azar pertenezcan a la misma especie. En consecuencia, es menos sensible a la presencia de especies raras (Simpson, 1949).

Estos cálculos se realizaron sobre tablas de abundancia de especies por transecta y temporada. Se realizó la sumatoria de individuos de cada transecta por cada año, para obtener la información de una transecta por año. Para cada una de ellas (8 valores por año), se calculó empleando la función `diversity()` del paquete `vegan` en R, utilizando `index = "shannon"` e `index = "simpson"`. La riqueza de especies se calculó como el conteo del número de grupos taxonómicos con presencia (abundancia > 0) por cada transecta de cada año. En los 3 años se obtuvieron 24 valores para cada una de las métricas, correspondientes a 8 transectas por año (4 para alta intensidad ganadera y 4 valores para baja intensidad ganadera).

6) Frecuencia e intensidad del parasitismo de cría

Para todos los nidos, exitosos y no exitosos durante la etapa de puesta ($n = 42$), se analizó el número de huevos de tordo y el número de huevos punzados, a través de modelos hurdle donde el análisis se divide en dos partes complementarias. La primera parte (zero hurdle) evalúa la probabilidad de que ocurra el evento, diferenciando entre observaciones con cero y con al menos un evento (por ejemplo, nidos sin huevos de tordo versus nidos con ≥ 1 huevo). La segunda parte (modelo condicional de conteo truncado en cero) considera únicamente los casos donde el evento ocurrió (≥ 1 huevo) y estima cuántos eventos se observan en promedio (es decir, la intensidad del parasitismo en los nidos parasitados) (Zuur y col., 2009).

7) Análisis de componentes principales (PCA) y PERMANOVA

Se realizó un Análisis de Componentes Principales (Principal Components Analysis, PCA) para explorar la variación conjunta de riqueza y diversidad de aves y artrópodos, con aquellas de la estructura de la vegetación (Nichols, 1977). Las variables fueron previamente estandarizadas (centradas en la media y escaladas a desviación estándar uno), tal como se recomienda para análisis multivariados cuando las unidades de medida difieren.

Posteriormente, se realizó un Análisis de Varianza Multivariante Permutacional (Permutational Multivariate Analysis of Variance, PERMANOVA) (Bakker, 2021), una técnica que permite evaluar si existen diferencias significativas entre grupos de tratamiento considerando la estructura multivariada de los datos. A diferencia de un ANOVA clásico que compara promedios, el PERMANOVA opera sobre una matriz de distancias euclidianas calculada a partir de las variables estandarizadas. De esta manera, el análisis compara qué tan agrupados o separados están los datos de cada tratamiento (por ejemplo, manejo baja carga ganadera vs. manejo alta carga ganadera) en un espacio multidimensional. El resultado indica si la separación observada entre los grupos es mayor de lo que se esperaría simplemente por azar, determinando así si las diferencias en las variables ambientales y de diversidad entre los tratamientos de manejo ganadero son estadísticamente significativas.

8) Éxito de los nidos

8.1.) Etapa de puesta

Para realizar el análisis del éxito en la etapa de puesta, se seleccionaron únicamente los nidos encontrados en construcción o en puesta ($n=42$).

Para determinar el efecto del parasitismo de cría sobre la puesta se estimaron dos variables: i) el número de huevos de tordo que recibe el nido, y ii) el número de huevos de calandria que se pierden por las punciones que realizan las hembras de tordo renegrido. Luego, para analizar la relación entre intensidad ganadera (alta/baja) con el éxito de la puesta (1/0), donde se consideraron exitosos (1) los nidos que llegaron al día 3, es decir donde fueron puestos al menos 3 huevos de calandria (1 por cada día) mientras que, si el nido fue abandonado, se considero fracasado (0).

8.2.) Etapa de incubación y pichones

Para evaluar la relación entre la intensidad ganadera y el éxito del nido de la calandria en etapa de incubación y pichones, se analizaron las mismas variables analizadas en el Capítulo II: el éxito de eclosión (éxito/fracaso de la etapa de huevos) y el éxito en pichones (éxito/fracaso de la etapa de pichones). Por otro lado, dentro de los nidos exitosos, se analizó el número de huevos que lograron eclosionar y el número de pichones que sobrevivieron hasta los 10 días de edad (volantones).

9) Análisis estadísticos

Los análisis se realizaron con Modelos Lineales Generalizados Mixtos (GLMMs), ajustados con el paquete y función `glmmTMB` en R (Brooks y col., 2017), con ganadería como factor fijo (alta/baja) y transecta/año como aleatorio. Las distribuciones de los modelos utilizados fueron Beta para en análisis de bosta con función de enlace logit; distribución gaussiana para los índices de abundancia, riqueza, shannon y simpson. Para la frecuencia de parasitismo se utilizó un Chi-cuadrado mientras que para la intensidad la distribución Poisson-truncada (modelos hurdle). Para el análisis de éxito del nido se utilizaron la distribución Binomial con función de enlace logit y Com-Poisson para conteos, con distribución de enlace log. Los supuestos fueron verificados con DHARMA (Hartig, 2022). Todos los análisis se realizaron en R (R Development Core Team 2024)

Resultados

Al final de esta sección se presenta un resumen de los resultados (Tabla 2).

1) Validación de la clasificación de zonas de alta y baja carga ganadera

El porcentaje de bosta de vaca registrado en sitios clasificados como de alta carga ganadera fue significativamente mayor en comparación con aquellos clasificados de baja carga ganadera ($8.96 \pm 1.47\%$, $4.5 \pm 1.32\%$ respectivamente, $\beta_{\text{Zona Baja}} = -0.991$, $P = 0.002$). Esta diferencia respalda cuantitativamente la clasificación de las zonas realizada a través de la observación personal y cotejada por información cualitativa brindada por los trabajadores rurales de ambos sitios (Estancia San Isidro y Reserva El Destino).

2) Relación entre ganadería y vegetación

2.1.) Diferencias en la estructura de la vegetación entre zonas de alta y baja carga ganadera

La estructura de la vegetación difirió significativamente entre las zonas de alta y baja intensidad ganadera (Fig. 2). En promedio, la altura máxima del pastizal fue de media $\pm$ e.s. = 11.52 ± 0.9 cm en zonas de alta ganadería y de 37.79 ± 2.26 cm en zonas de baja carga ganadera ($\beta_{\text{Zona Baja}} = 26.077$, $P < 0.001$). La densidad a 10 cm fue de 28.31 ± 9.17 mm/metro en zonas de alta carga ganadera y de 181.95 ± 21.57 mm/metro en las de baja carga ganadera ($\beta_{\text{Zona Baja}} = 153.19$, $P < 0.001$). En relación a la densidad a 50 cm, no se encontraron diferencias significativas entre zonas (alta carga ganadera: 3.52 ± 1.43 mm/metro, baja carga ganadera 21.68 ± 4.15 mm/metro ($\beta_{\text{Zona Baja}} = 18.006$, $P = 0.14$, varianza del efecto aleatorio transecta: 280.7, varianza residual: 214.6). En las 3 variables de vegetación la varianza en la zona de baja carga ganadera siempre fue mayor que en la de alta carga ganadera (Fig. 2).

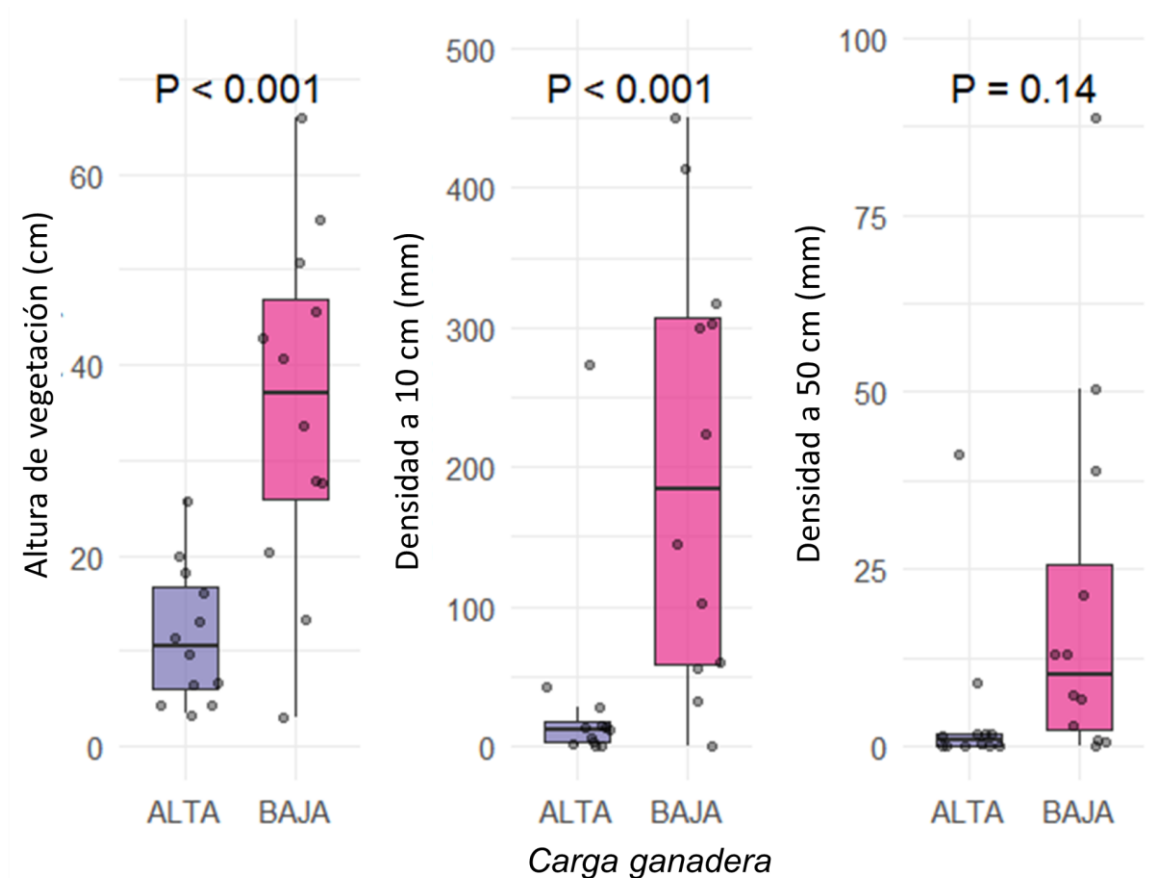


Fig. 2. Comparación de características del pastizal entre zonas de alta y baja carga ganadera. Se presentan los valores de (izquierda a derecha): altura del pastizal (cm), densidad de pasto a 10 cm y a 50 cm del suelo (mm/metro de contacto).

3) Relación entre ganadería y comunidad de artrópodos

Se encontró un total de 2487 individuos correspondientes a 35 taxones. Se registró un 3.71% más de cantidad de individuos totales de artrópodos en las transectas en la zona de alta carga ganadera (1314 individuos) en comparación con la de baja carga ganadera (1267 individuos).

La comparación entre las comunidades de artrópodos en zonas de alta y baja carga ganadera reveló una disimilitud de Sørensen de 0.27, siendo un valor bajo e indicando diferencias en la composición de especies entre sitios. La mayor parte de la diferencia (0.14) se debe al recambio de especies y luego al anidamiento (0.12). Esto implica que las comunidades no se diferencian por una pérdida de especies en un sitio respecto del otro, sino porque contienen especies distintas. En total, se registraron 21 taxones

en la zona de alta carga ganadera y 29 en la de baja carga. El sitio de baja intensidad presentó 10 taxones exclusivos, mientras que el de alta carga tuvo 3, lo que refuerza la idea de un recambio de especies entre ambientes con distinta presión ganadera (Fig. 3, Tabla S1).

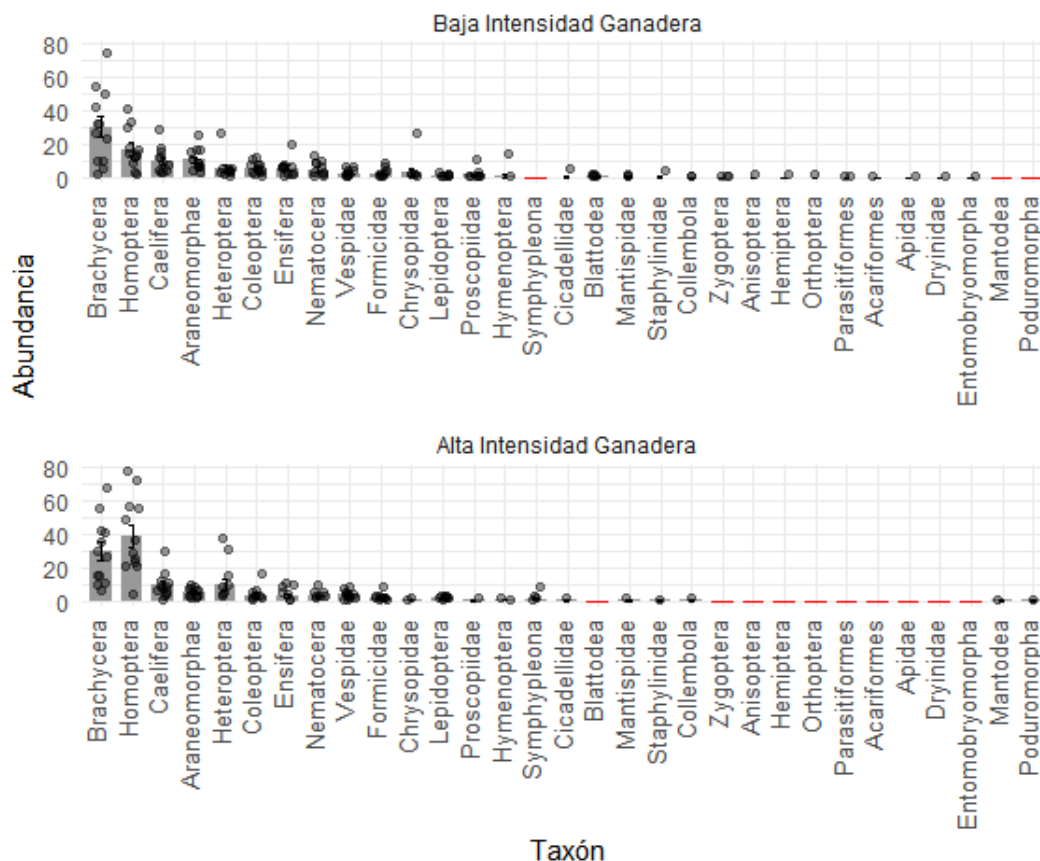


Fig. 3. Abundancia promedio ($\pm$ error estándar) por transecta de los principales taxones de artrópodos registrados en 2019, 2020 y 2021, según intensidad ganadera. Cada barra representa la media de individuos por transecta dentro de cada intensidad ganadera para cada taxón. Los puntos negros indican la sumatoria de individuos totales para cada transecta en cada año. Las rayas rojas indican la ausencia de ese taxón en esa categoría.

La abundancia de artrópodos por transecta por año no presentó diferencias significativas entre sitios con alta y baja intensidad ganadera ($\text{Intercept}_{\text{Zona Alta}} = 109.499$, $\beta_{\text{Zona Baja}} = -3.916$, $P = 0.815$, Fig. 4). Sin embargo, la riqueza de especies fue significativamente mayor en sitios de baja intensidad ($\text{Intercept}_{\text{Zona Alta}} = 10.333$, $\beta_{\text{Zona Baja}} = 2.750$, $P = 0.006$, Fig. 4). Los índices

de diversidad también evidenciaron un efecto de la intensidad del pastoreo: tanto el índice de Shannon como el de Simpson inverso fueron significativamente mayores en la zona de baja intensidad ganadera ($\text{Intercept}_{\text{Zona Alta}} = 1.731$, $\beta_{\text{Zona Baja}} = 0.311$, $P = 0.001$ e $\text{Intercept}_{\text{Zona Alta}} = 0.751$, $\beta_{\text{Zona Baja}} = 0.059$, $P = 0.041$, respectivamente, Fig. 3).

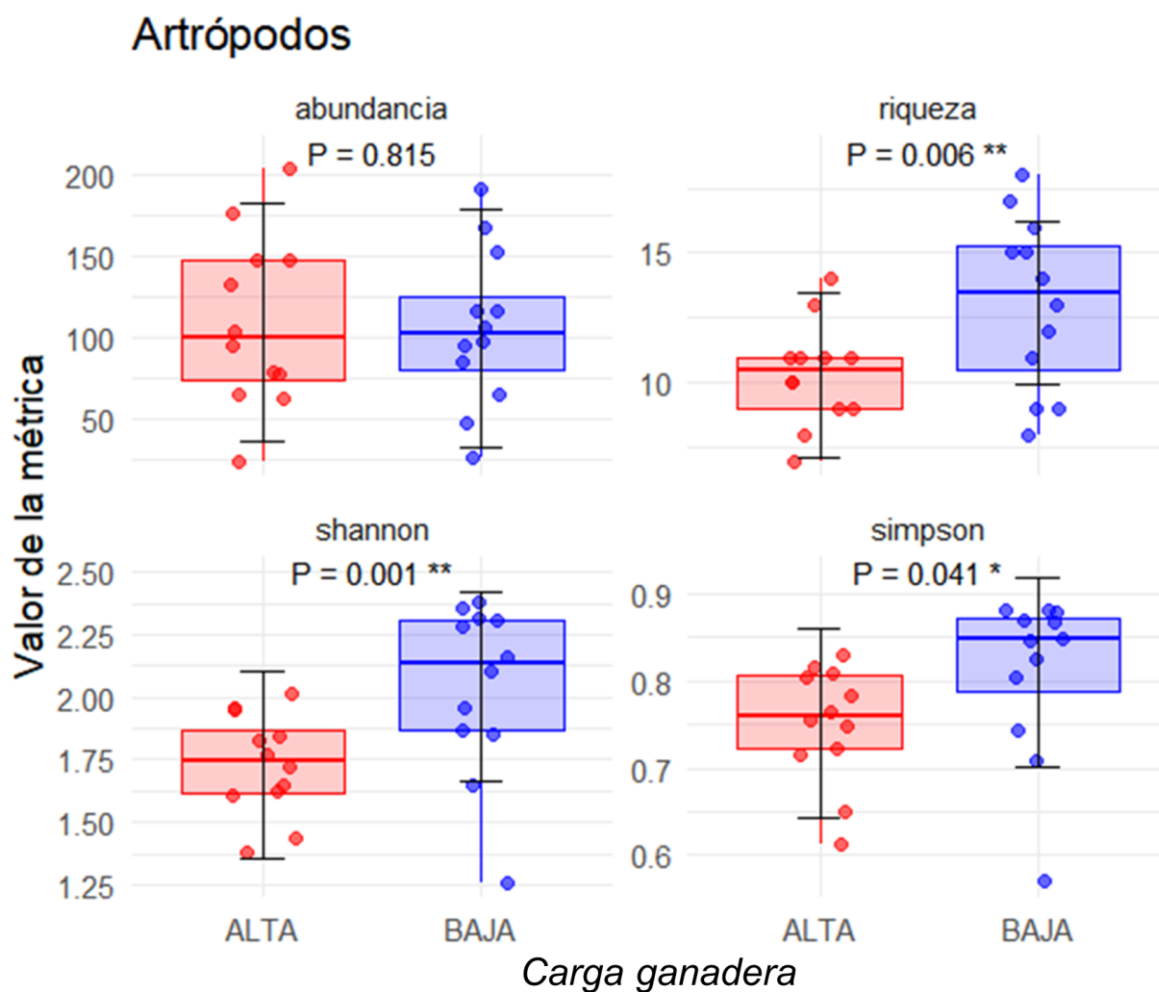
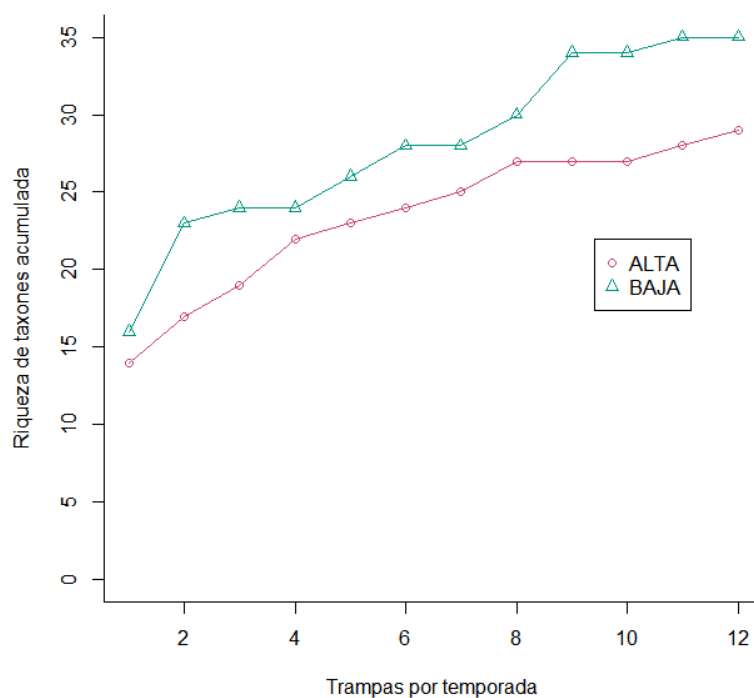
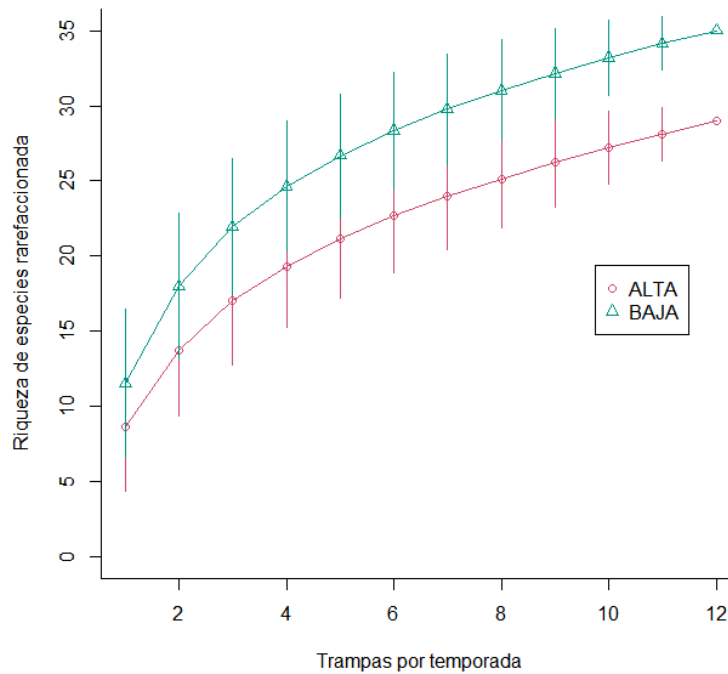


Fig. 4 - Comparaciones de abundancia, riqueza y diversidad (índices de Shannon y Simpson) entre alta y baja intensidad ganadera, para artrópodos. Cada punto representa el cálculo de cada uno de las métricas para los grupos taxonómicos presentes en una determinada transecta dentro de cada año. Los P provienen de los GLMM con transecta/año como aleatorio *: las diferencias son significativas con un $P < 0.05$. **: las diferencias son significativas con un $P < 0.01$

Para analizar la relación entre el esfuerzo de muestreo y la riqueza de taxones detectada, se construyeron las curvas de acumulación de especies. La riqueza acumulada de artrópodos fue consistentemente mayor en la zona de baja carga ganadera en comparación con la de alta carga ganadera (Fig. 5A). Esta diferencia se mantuvo incluso luego de estandarizar por el número de individuos mediante rarefacción (Fig. 5B), lo que indica que la mayor riqueza no se debió únicamente a diferencias en la abundancia total de individuos capturados. Es decir, independientemente del número de trampas, se puede observar que siempre es mayor la riqueza de taxones en la zona de baja carga ganadera que en la zona de alta carga ganadera.



A.



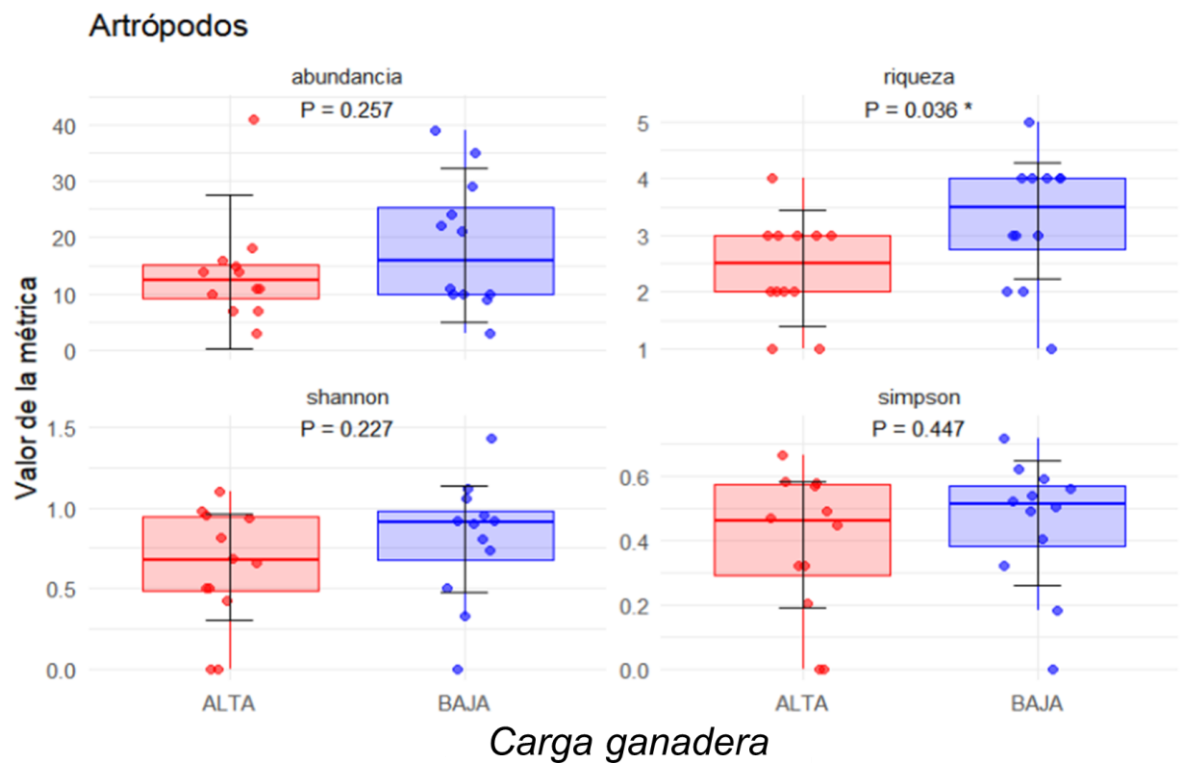
B.

Fig 5. Curvas de acumulación de taxones en pastizales con distinta intensidad de carga ganadera (ALTA y BAJA carga ganadera). A. Curvas sin rarefacción (acumulación observada, es decir a medida que se suman unidades de muestreo); B. Curvas de acumulación tras rarefacción, estandarizando el esfuerzo de muestreo.

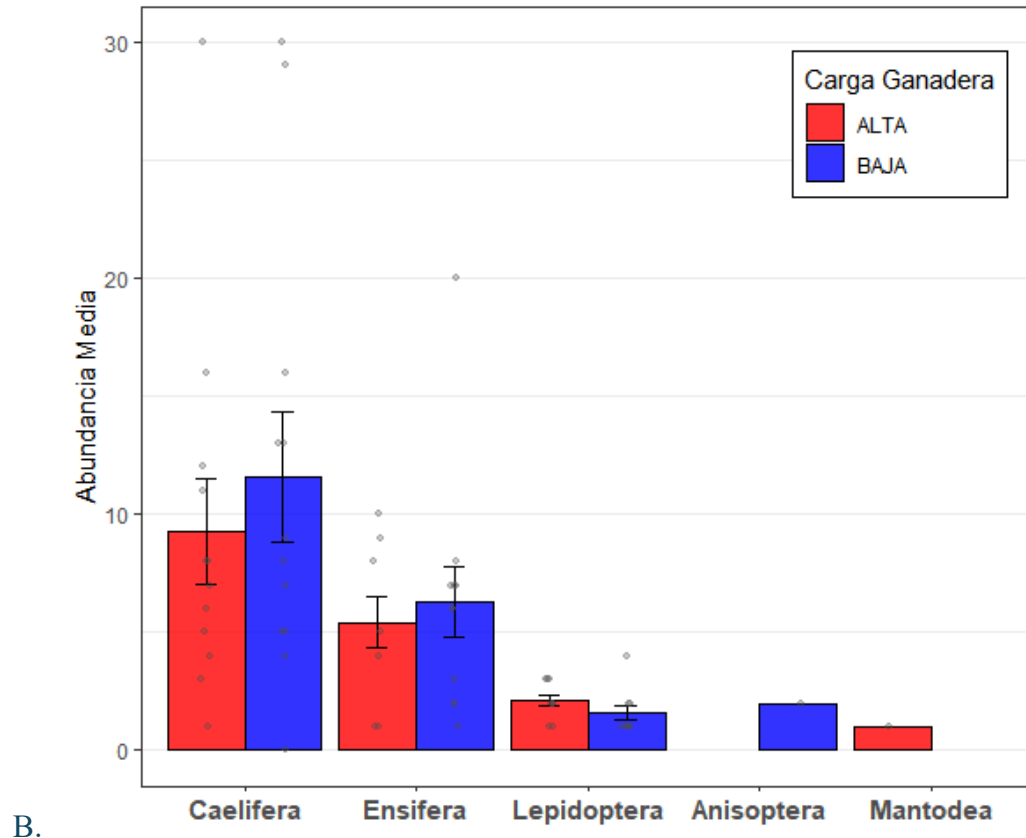
Al analizar únicamente los grupos taxonómicos que fueron confirmados como alimento de los pichones de calandria (Observación personal, Crudele 2025), se encontró un total de 390 individuos correspondientes a 5 taxones. Se registró un 3.71% más de cantidad de individuos totales de artrópodos en las transectas en la zona de alta carga ganadera (167 individuos) en comparación con la de baja carga ganadera (223 individuos). La comparación entre las comunidades de artrópodos en zonas de alta y baja carga ganadera reveló una disimilitud de Sørensen de 0.20, siendo un valor bajo e indicando diferencias en la composición de especies entre sitios. La diferencia (0.20) se debe al recambio de especies y 0% al anidamiento.

La abundancia del alimento de los pichones de calandria sigue siendo no significativa entre las dos zonas de intensidad ganadera ($\text{Intercept}_{\text{Zona Alta}} = 13.917$, $\beta_{\text{Zona Baja}} = 4.667$, $P = 0.257$,

Fig. 6A, Fig. 6B). Sin embargo, la riqueza de especies fue significativamente mayor en sitios de baja intensidad ($\text{Intercept}_{\text{Zona Alta}} = 2.417$, $\beta_{\text{Zona Baja}} = 0.8333$, $P = 0.036$, Fig. 6). Los índices de diversidad tampoco evidenciaron un efecto de la intensidad del pastoreo: tanto el índice de Shannon como el de Simpson inverso no fueron diferentes entre la zona de baja carga ganadera y la de alta carga ganadera ($\text{Intercept}_{\text{Zona Alta}} = 0.630$, $\beta_{\text{Zona Baja}} = 0.174$, $P = 0.227$ e $\text{Intercept}_{\text{Zona Alta}} = 0.387$, $\beta_{\text{Zona Baja}} = 0.067$, $P = 0.447$, respectivamente, Fig. 6).



A.



B.

Fig. 6 - A. Comparaciones de abundancia, riqueza y diversidad (índices de Shannon y Simpson) entre alta y baja carga ganadera, para artrópodos que fueron confirmados como alimento para los pichones de calandria. Cada punto representa el cálculo de cada uno de las métricas para los grupos taxonómicos presentes en una determinada transecta dentro de cada año. Los P provienen de los GLMM con transecta/año como aleatorio *: las diferencias son significativas con un $P < 0.05$. **: las diferencias son significativas con un $P < 0.01$; B. Detalle de la abundancia para artrópodos que fueron confirmados como alimento para los pichones de calandria, entre alta y baja carga ganadera.

4) Relación entre ganadería y comunidad de aves

4.1) Aves a nivel general

En el total del período 2019–2021, se registró un total 1087 individuos, correspondiente a 78 taxones (68 fueron identificados hasta nivel de especie y 10 hasta niveles superiores a especie (familia o género) (Tabla S3). Se encontraron 64 grupos taxonómicos en la zona con alta

intensidad ganadera y 59 en la de baja. Se registró un 17,4 % más de cantidad de individuos totales de aves en las transectas en la zona de alta carga ganadera (587 individuos) en comparación con la de baja carga ganadera (500 individuos). La comparación entre las comunidades de aves en zonas de alta y baja carga ganadera reveló una disimilitud de Sørensen de 0.25, siendo un valor bajo e indicando diferencias en la composición de especies entre sitios. La mayor parte de la diferencia (0.20) se debe al recambio de especies y no al anidamiento (0.04).

La abundancia de aves por transecta por año no presentó diferencias significativas entre sitios con alta y baja intensidad ganadera ($\text{Intercept}_{\text{Zona Alta}} = 48.917$, $\beta_{\text{Zona Baja}} = -7.250$, $P = 0.135$, Fig. 5). Tampoco hubo diferencias en la riqueza ni en los índices de Shannon y Simpson inverso (Riqueza: $\text{Intercept}_{\text{Zona Alta}} = 21.167$, $\beta_{\text{Zona Baja}} = -1.333$, $P = 0.194$; índice de Shannon: $\text{Intercept}_{\text{Zona Alta}} = 2.782$, $\beta_{\text{Zona Baja}} = -0.047$, $P = 0.461$; índice de Simpson: $\text{Intercept}_{\text{Zona Alta}} = 0.917$, $\beta_{\text{Zona Baja}} = -7.675 \cdot 10^{-5}$, $P = 0.994$, respectivamente) entre la zona de alta y baja carga ganadera (Fig. 5).

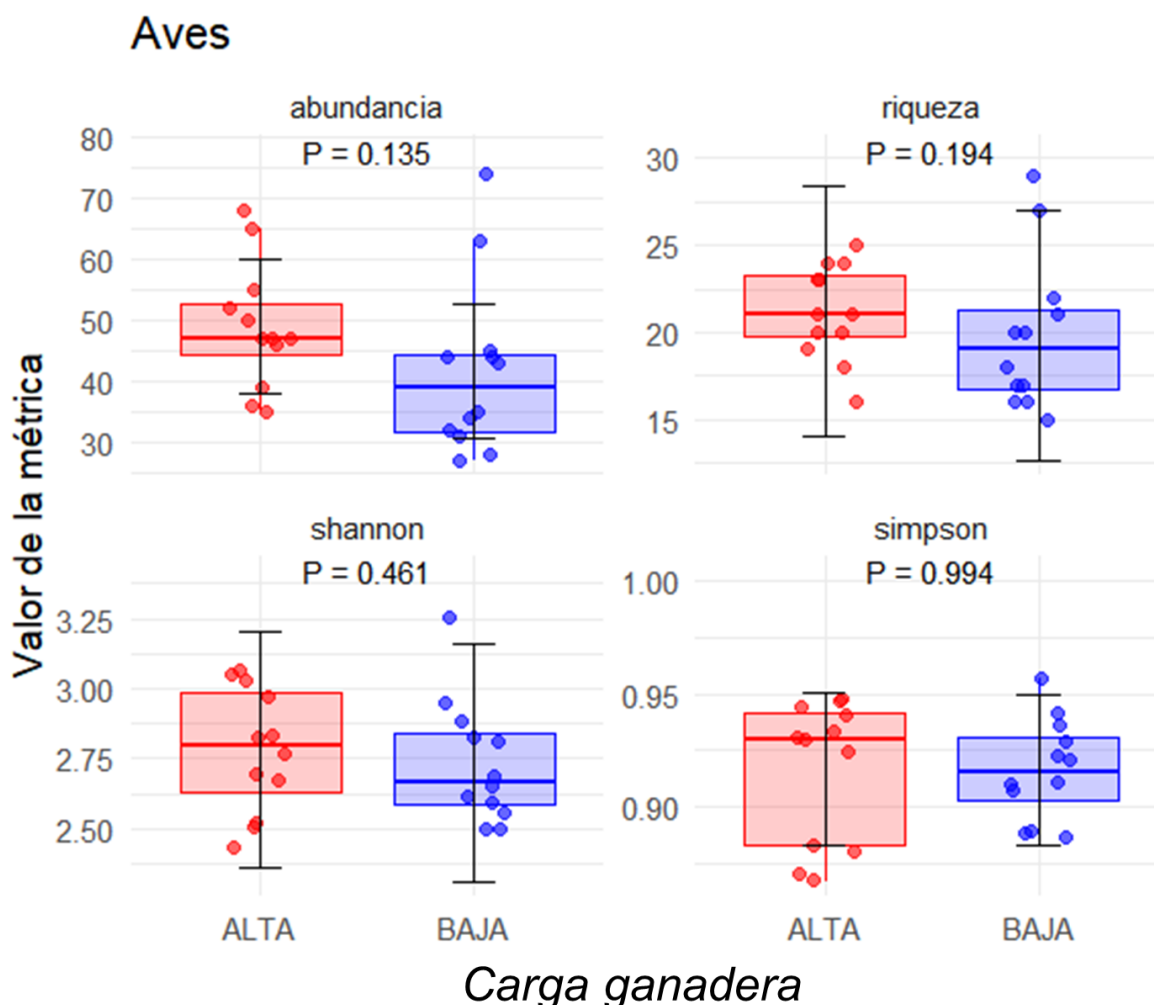


Fig. 5 - Comparaciones de abundancia, riqueza y diversidad (índices de Shannon y Simpson) de aves entre zonas de alta y baja intensidad ganadera. Cada punto representa el cálculo de cada una de las métricas para los grupos taxonómicos presentes en una determinada transecta dentro de cada año. Los P provienen de los GLMM con transecta/año como aleatorio *: las diferencias son significativas con un $P < 0.05$. **: las diferencias son significativas con un $P < 0.01$

4.2.) Aves depredadoras

En total se registraron 91 individuos de aves depredadoras a lo largo de todos los muestreos. Se registraron 55 individuos en los sitios de alta intensidad ganadera, lo que representa un 34.5% más que en los de baja intensidad, donde se contaron 36 individuos.

La comparación entre las comunidades de aves en zonas de alta y baja carga ganadera reveló una disimilitud de Sørensen de 0.11, lo que indica una diferencia baja en la composición de especies entre tratamientos. Esta disimilitud se explicó únicamente por el componente de anidamiento (0.11), mientras que el componente de recambio de especies fue nulo (0).

Entre los depredadores aéreos observados, se encontraron las siguientes especies: Carancho (*Caracara plancus*), Chimango (*Daptrius chimango*), Gavilán planeador (*Circus buffoni*), Lechucita vizcachera (*Athene cunicularia*) y Pirincho (*Guira guira*) (Fig. 6). La Lechucita vizcachera siempre apareció en la zona de alta carga ganadera mientras que el Gavilán planeador estuvo presente solo en la zona de baja carga ganadera durante dos años, y en ambas zonas en otro año. El resto de las especies se observaron siempre en ambas zonas.

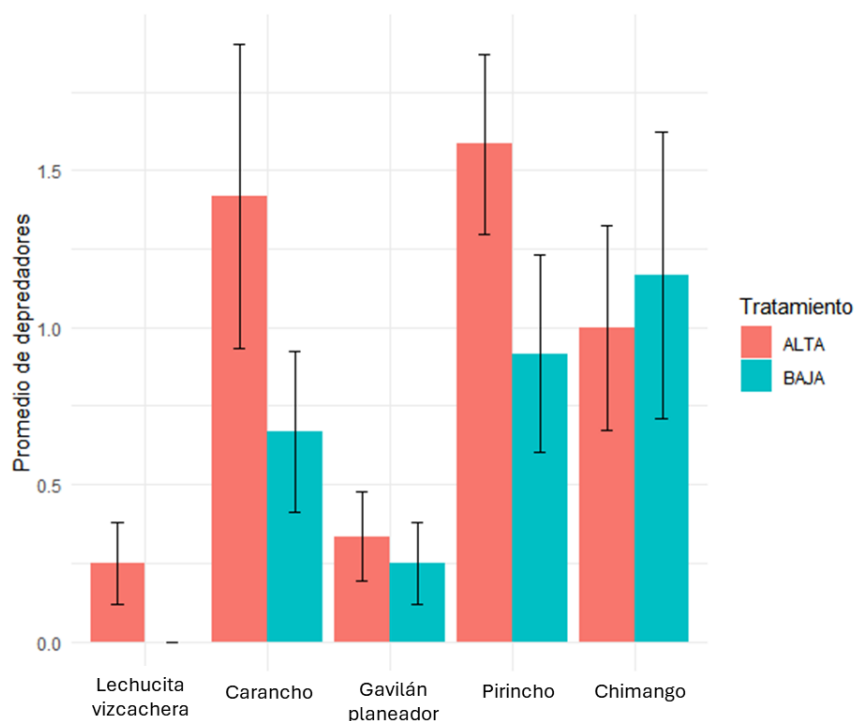


Fig. 6 - Promedio de avistajes por especie de ave depredadora por transecta por año, en función de la intensidad ganadera.

La abundancia de aves depredadoras fue significativamente mayor en sitios con alta intensidad ganadera en comparación con los de baja intensidad ($\text{Intercept}_{\text{Zona Alta}} = 4.583$, $\beta_{\text{Zona Baja}} = -1.583$, $P = 0.039$). De forma similar, la riqueza resultó significativamente más elevada en los sitios con alta intensidad ($\text{Intercept}_{\text{Zona Alta}} = 2.583$, $\beta_{\text{Zona Baja}} = -0.750$, $P = 0.035$).

En cambio, los índices de diversidad no mostraron diferencias significativas entre tratamientos: Shannon tendió a ser mayor en la zona de alta intensidad ($\text{Intercept}_{\text{Zona Alta}} 0.754$, $\beta_{\text{Zona Baja}} = -0.275$, $P = 0.064$), mientras que Simpson no presentó variación ($\text{Intercept}_{\text{Zona Alta}} 0.454$, $\beta_{\text{Zona Baja}} = -0.138$, $P = 0.131$).

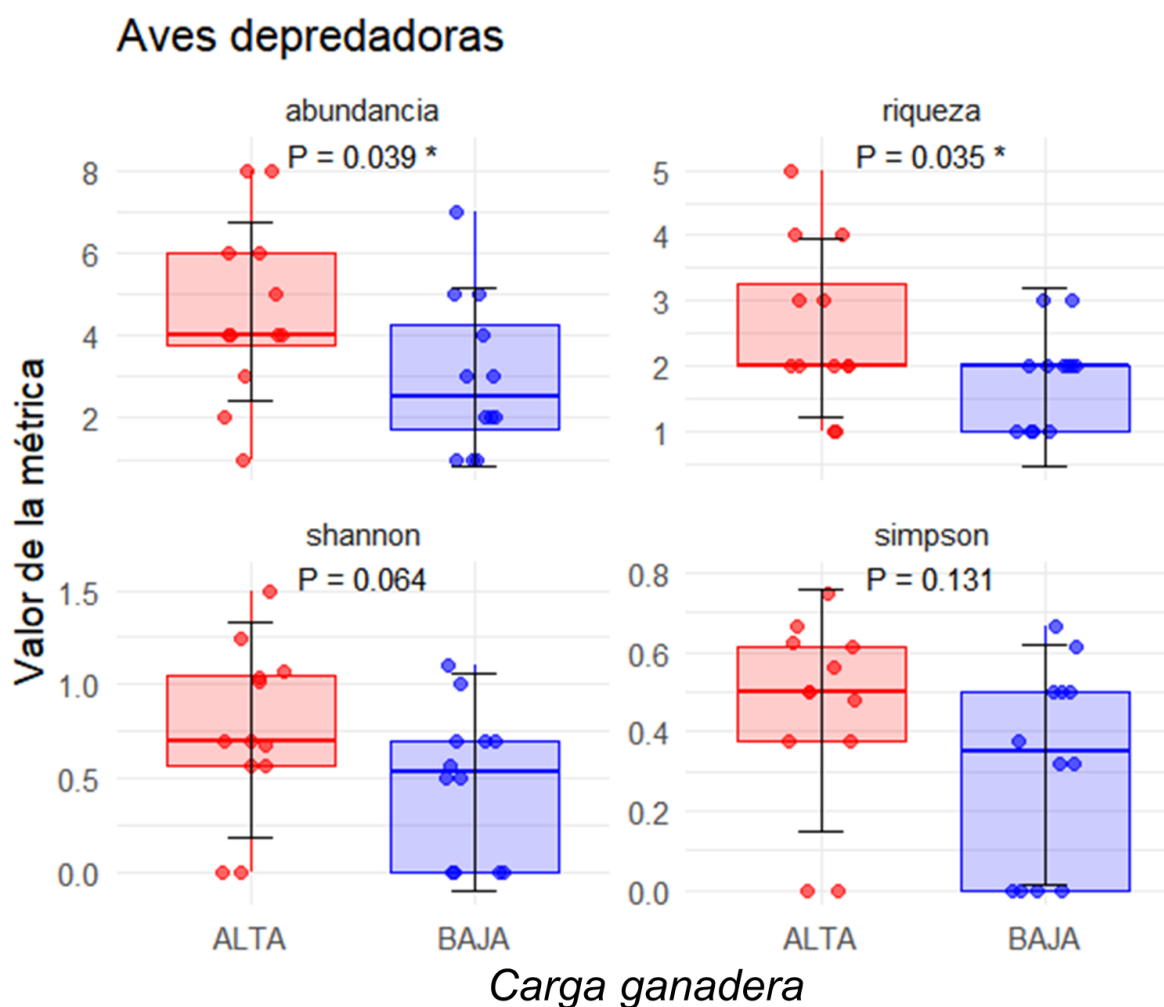


Fig. 7 - Comparaciones de abundancia, riqueza y diversidad (índices de Shannon y Simpson) para aves depredadoras, entre alta y baja intensidad ganadera. Cada punto representa el cálculo de cada uno de las métricas para los grupos taxonómicos presentes en una determinada transecta dentro de cada año. Los P provienen de los GLMM con

transecta/año como aleatorio *: las diferencias son significativas con un $P < 0.05$. **: las diferencias son significativas con un $P < 0.01$

5) Frecuencia e intensidad del parasitismo y huevos punzados

La frecuencia de parasitismo, que es la probabilidad de que un nido reciba al menos un huevo de tordo, no difirió significativamente entre zonas de ganadería (zero hurdle: $\beta_{\text{Zona Baja}} = 0.360$, $P = 0.676$, $n = 42$, Fig., Alta carga ganadera: 78.571 % de nidos parasitados, Baja carga ganadera: 71.428 % de nidos parasitados). En cambio, entre los nidos parasitados, el número de huevos (intensidad de parasitismo) fue significativamente menor en la zona de baja carga ganadera (parte condicional: $\beta_{\text{Zona Baja}} = -0.551$, $P = 0.028$, $n = 42$, Fig. 8, Alta carga ganadera: 3,455 huevos, Baja carga ganadera: 2,250 huevos). Durante las temporadas 2019–2022, el número máximo de huevos de parásito en un nido fue de 4 huevos en la zona de baja intensidad ganadera y de 7 huevos en la zona de alta intensidad.

La probabilidad de que un nido presentara al menos una punción no varió entre zonas (zero hurdle: $\beta_{\text{Zona Baja}} = 0.148$, $P = 0.824$, $n = 42$, Alta carga ganadera: 42,857% de nidos con punciones, Baja carga ganadera: 39,286 % de nidos con punciones). De forma consistente, entre los nidos con punciones, el número total de punciones tampoco difirió según la zona (parte condicional: $\beta_{\text{Zona Baja}} = 0.080$, $P = 0.923$, $n = 42$, Alta carga ganadera: 1,333 punciones, Zona Baja carga ganadera: 1,364 punciones). Durante las temporadas 2019–2022, el número máximo de punciones en un nido fue de 3 huevos tanto en la zona de baja intensidad ganadera como la de alta intensidad.

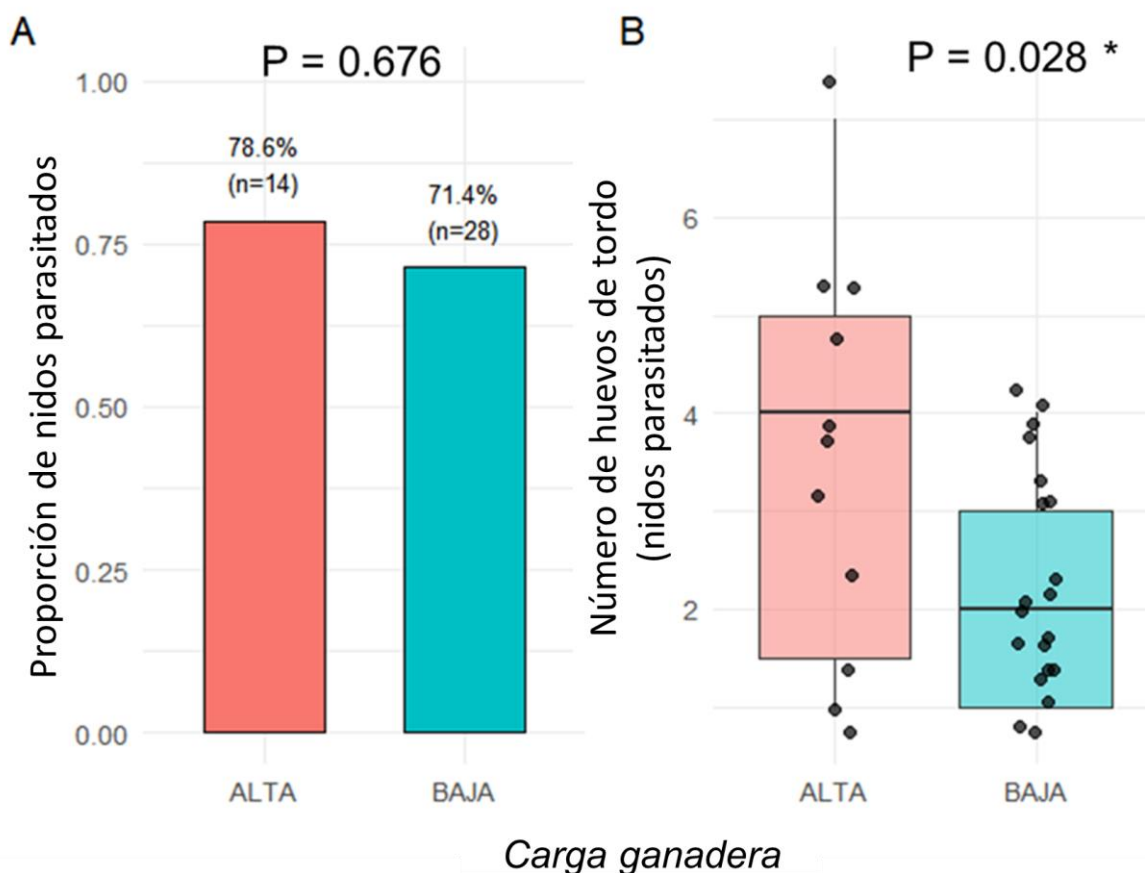


Fig. 8 – Parasitismo de cría del Tordo Renegrido en todos los nidos en etapa de puesta de la -Calandria Grande, en dos zonas de carga ganadera: A. Proporción de nidos parasitados (≥ 1 huevo) en cada zona de ganadería sobre nidos totales en cada zona (n); B. Número de huevos de tordo en los nidos parasitados (≥ 1 huevo) en cada zona de ganadería. Los puntos se han desplazado (“geom jitter”) en el eje x en todas las figuras y también en el eje y, para evitar superposiciones.

6) PCA y Permanova

Para describir a las comunidades en cuanto a sus comunidades de aves, artrópodos y vegetación, se realizó un análisis de componentes principales involucrando las variables calculadas en los análisis de diversidad alfa y las variables de vegetación altura y densidad a los 10 cm y a los 50 cm para cada transecta en cada temporada. Se extrajeron los primeros dos ejes que explicaron el 62.9% de la variabilidad (Fig. 9). El eje horizontal muestra en los

valores positivos a los sitios con valores altos de riqueza y diversidad de artrópodos así como los sitios con mayores valores para las variables de vegetación. El eje vertical muestra en los valores positivos a los sitios con mayor riqueza y diversidad de aves.

Con los valores obtenidos en el PCA se realizó un PERMANOVA usando distancia euclidiana entre todos los sitios, para el cual se obtuvo un $P = 0.002$, mostrando que hay diferencias entre los sitios de zonas de baja y alta carga en estas variables. El modelo explicó 27.7% de la variabilidad con el primer componente mientras que el 24% con el segundo (Fig. 9).

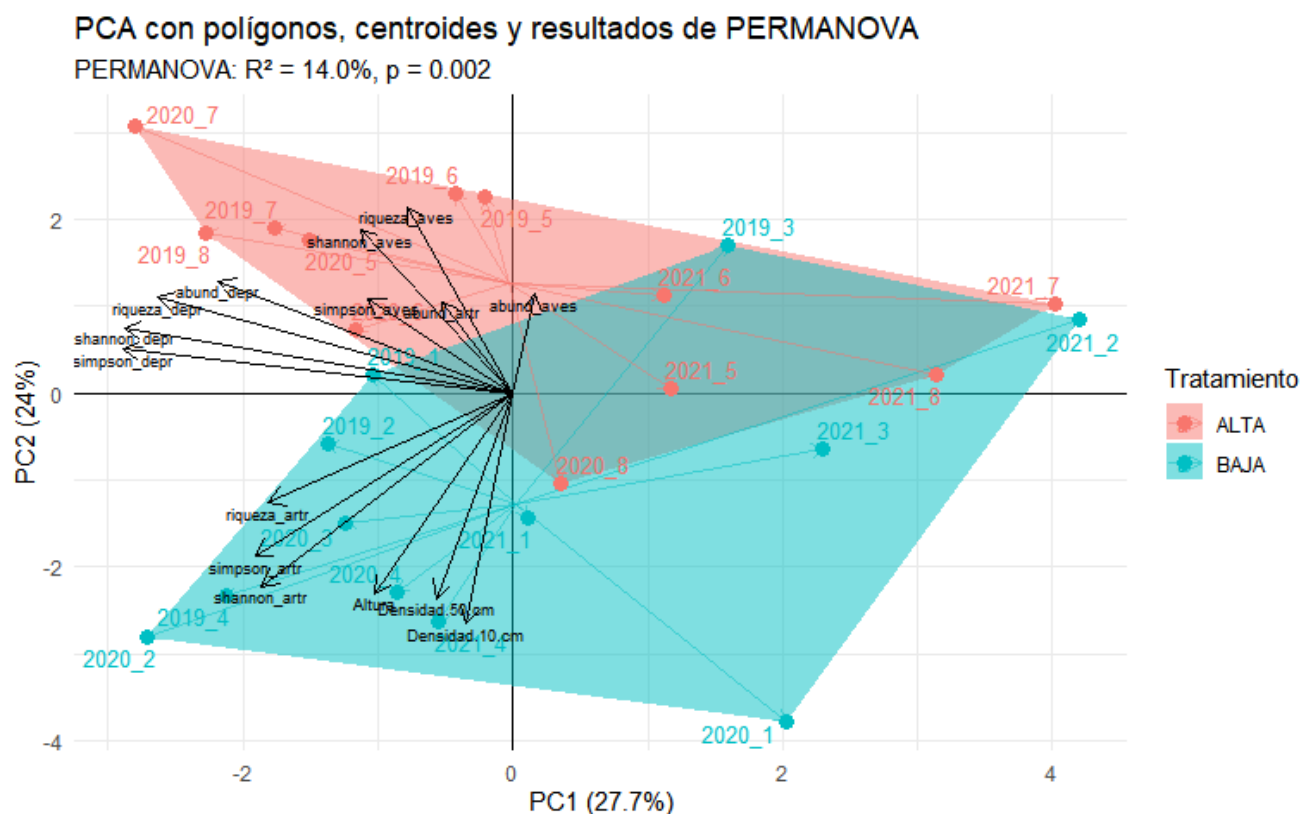


Fig. 9 – PCA con resultados de PERMANOVA de vegetación (Altura, densidad a 10 y 50 cm), y de artrópodos (_artr) comunidad de aves (_aves) y de aves depredadoras (_depr) con cada una de sus métricas (Shannon, simpson, riqueza y abundancia). Cada punto representa el valor de cada transecta en cada temporada y el centro del polígono representa el centroide de los puntos en el espacio (centro geométrico del grupo de puntos en el gráfico, similar a un promedio de sus posiciones).

7) Relación entre ganadería y éxito del nido

7.1.) Éxito del nido en la etapa de puesta

Se encontró que un mayor número de huevos punzados (perdidos) en el nido se relacionó negativamente con la probabilidad de éxito durante la etapa de puesta ($\beta = -2.081$, $P = 0.008$, Fig 10, $n = 42$, Tabla 2).

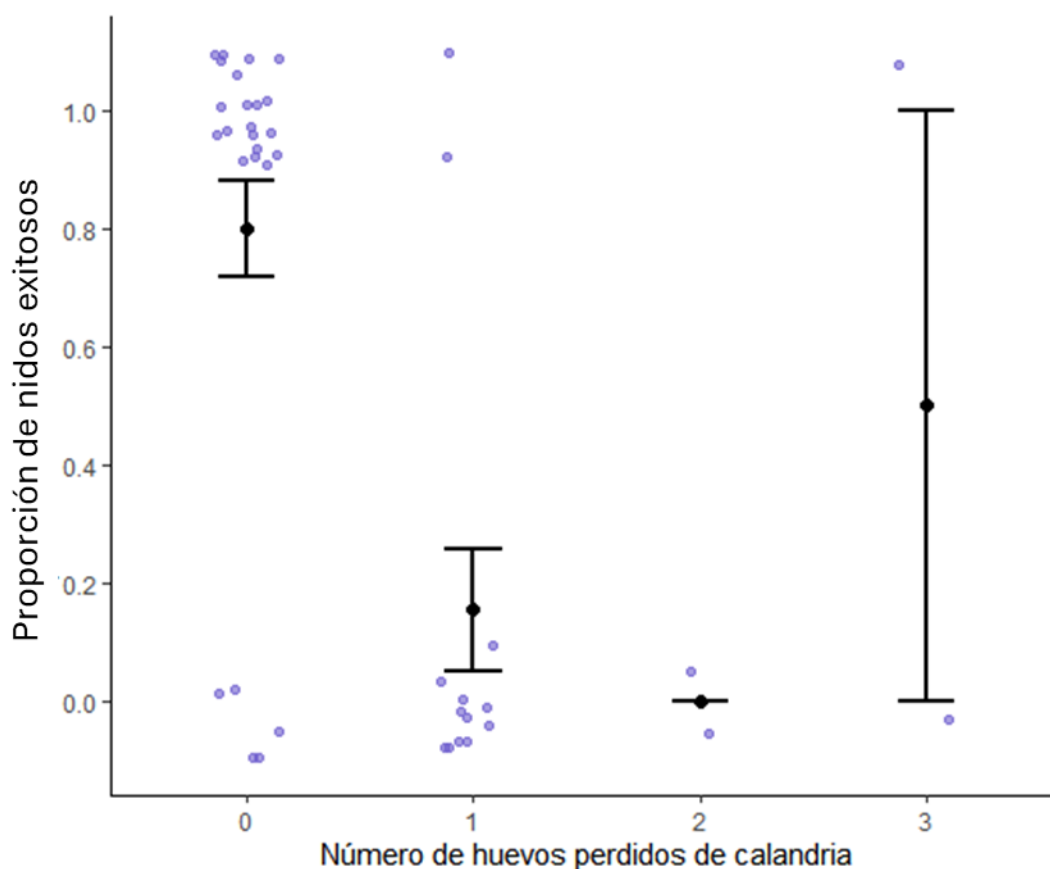


Fig. 10 – Éxito de la puesta (1/0) y el número de huevos perdidos de calandria. Los puntos y barras negras muestran el valor de la media $\pm$ SE. Los puntos se han desplazado (“geom jitter”) en el eje x en todas las figuras y también en el eje y, para evitar superposiciones.

El éxito del nido en la etapa de puesta (1/0) se relacionó positivamente y de manera significativa con el número de huevos de tordo recibidos ($\beta = 0.616$, $P = 0.039$, Fig. 11, $n = 42$, Tabla 2).

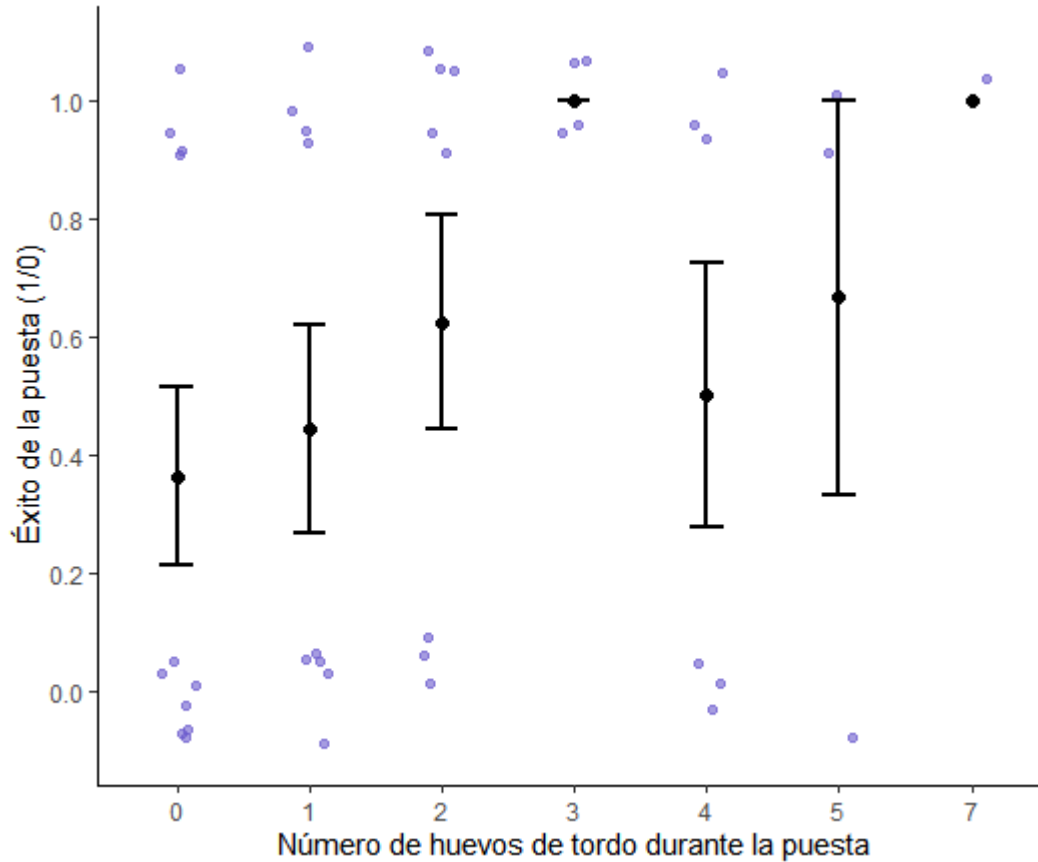


Fig. 11 – Éxito de la puesta (1/0) y el número de huevos de tordo durante la puesta. Los puntos negros y las barras muestran el valor de la media $\pm$ SE. Los puntos se han desplazado (“geom jitter”) en el eje x en todas las figuras y también en el eje y, para evitar superposiciones.

El éxito de la puesta no difirió significativamente entre zona de baja carga ganadera y alta carga ganadera ($\beta = 0.382$, $P = 0.688$, $n = 42$, Tabla 2) ni con el día juliano ($\beta = 0.008$, $P = 0.635$).

7.2.) Éxito del nido en la etapa de incubación y pichones

Para evaluar el efecto de la carga ganadera sobre el éxito de los nidos, se analizaron el éxito de eclosión (1/0) y el éxito de volantoneo (1/0) en relación con la carga ganadera, sin encontrarse diferencias significativas entre zonas (Intercept = -1.832 , $\beta_{\text{Zona Baja}} = -0.055$,

$P = 0.919$, $n = 74$; Intercept: -1.991 , $\beta_{\text{Zona Baja}} = 0.917$, $P = 0.917$, $n = 41$, respectivamente, Tabla 2).

Por otro lado, dentro de los nidos exitosos para la etapa de incubación y de pichones, se evaluó si la zona ganadera se relacionó con el número de huevos que lograron eclosionar o el número de pichones que lograron independizarse. En ambos casos, tampoco se encontraron diferencias significativas entre zonas (Intercept = -0.021 $\beta_{\text{Zona Baja}} = -0.130$, $P = 0.269$, $n = 32$; $\beta_{\text{Zona Baja}} = -0.251$, $P = 0.317$, $n = 16$, respectivamente, Tabla 2).

Tabla 2 – Resumen de todos los resultados con valores promedios $\pm$ SE

Bloque	Variable / Métrica	Zona alta carga ganadera	Zona baja carga ganadera	Significancia	Observaciones
1. Validación clasificación	% bosta de vaca	$8.960 \pm 1.47\%$	$4.500 \pm 1.32\%$	$P = 0.002$	Confirma la clasificación para la intensidad ganadera
2. Vegetación	Altura del pastizal (cm)	11.520 ± 0.900	37.790 ± 2.260	$P < 0.001$	Mayor altura en baja carga ganadera
	Densidad a 10 cm (mm/m)	28.310 ± 9.170	181.950 ± 21.570	$P < 0.001$	Mayor densidad 10 cm en baja carga ganadera
	Densidad a 50 cm (mm/m)	3.520 ± 1.430	21.680 ± 4.150	$P = 0.140$	Varianza transecta > residual; No significativa
3. Artrópodos (general)	Abundancia y riqueza total	1314, 21 grupos taxonómicos	1267, 29 grupos taxonómicos	-	-

Bloque	Variable / Métrica	Zona alta carga ganadera	Zona baja carga ganadera	Significancia	Observaciones
	Abundancia	110.000±15.200	106.000±13.900	P = 0.815	No significativa
	Riqueza de especies	10.300±0.569	13.100±0.957	P = 0.006	Mayor riqueza en baja carga ganadera
	Índice Shannon	1.73±0.058	2.04±0.098	P = 0.001	Mayor diversidad en baja carga ganadera
	Índice Simpson inverso	0.751±0.019	0.810±0.027	P = 0.041	Mayor diversidad en baja carga ganadera
	Disimilitud Sørensen (DS)	-	-	-	DS: 0.27, Recambio 0.14. Anidamiento 0.12
4. Artrópodos (confirmado como alimento de los pichones de calandria)	Abundancia y riqueza total	167 individuos, 4 grupos taxónmicos	223 individuos, 5 grupos taxónmicos	-	-
	Abundancia	13.9 ± 2.76	18.6 ± 3.32	P = 0.257	No significativa
	Riqueza de especies	2.42 ± 0.26	3.25 ± 0.329	P = 0.036	Mayor en zona de baja carga ganadera
	Índice Shannon	0.630 ± 0.105	0.804 ± 0.109	P = 0.227	No significativa
	Índice Simpson inverso	0.387 ± 0.065	0.454 ± 0.058	P = 0.447	No significativa

Bloque	Variable / Métrica	Zona alta carga ganadera	Zona baja carga ganadera	Significancia	Observaciones
	Disimilitud Sørensen (DS)	-	-	-	DS: 0.20, Recambio 0.2. Anidamiento 0
5. Aves (general)	Abundancia y riqueza total	587, 64 grupos taxonómicos	500, 59 grupos taxonómicos	-	-
	Abundancia	48.900±2.950	41.700±4.120	P = 0.135	No significativa
	Riqueza de especies	21.200±0.787	19.800±1.200	P = 0.194	No significativa
	Índice Shannon	2.78± 0.064	2.74±0.064	P = 0.461	No significativa
	Índice Simpson inverso	0.917±0.009	0.916 ± 0.006	P = 0.994	No significativa
	Disimilitud Sørensen (DS)	-	-	-	DS: 0.25, Recambio 0.20. Anidamiento 0.04
6. Aves depredadoras	Abundancia total	55, 5 grupos taxonómicos	36, 4 grupos taxonómicos	-	-
	Abundancia	4.580±0.621	3.000±0.550	P = 0.039	Mayor en alta carga ganadera
	Riqueza	2.580±0.358	1.83±0.207	P = 0.035	Mayor en alta carga ganadera
	Shannon	0.754±0.131	0.479±0.114	<u>P = 0.064</u>	Tendencia mayor en alta carga ganadera; no significativa
	Simpson inverso	0.454±0.069	0.316± 0.074	P = 0.131	No significativa
	Disimilitud Sørensen (DS)	-	-		DS: 0.11, Recambio 0.

Bloque	Variable / Métrica	Zona alta carga ganadera	Zona baja carga ganadera	Significancia	Observaciones
					Anidamiento 0.11
7. PCA / PERMANOVA	Composición comunidades aves/artrópodos/vegetación	-	-	P = 0.001 , modelo explica 40.2%	Diferencias globales significativas entre zonas
8. Parasitismo de cría (en nidos en etapa de puesta)	Frecuencia de parasitismo ((cantidad de nidos parasitados/total nidos)*100)	78.571%	71.428%	P = 0.676	No significativa
	Intensidad de parasitismo (nº huevos de tordo/nido parasitado)	3.455	2.250	P = 0.028	Mayor en alta carga ganadera
	Frecuencia de nidos con huevos punzados ((cantidad de nidos con punciones/total nidos)*100)	42.857%	39.286 %	P = 0.824	No significativa
	Huevos punzados por nido	1.333	1.364	P = 0.923	No significativa
9. Éxito de nido – puesta	Éxito de la puesta (1/0)	57.142%	53.571%	P = 0.688	No significativa
	Relación con huevos de tordo (HT)	-	-	P = 0.039	Nido exitoso: 2.390± 0.386 HT; Nido no exitoso: 1.470± 0.377 HT Positiva y significativa

Bloque	Variable / Métrica	Zona alta carga ganadera	Zona baja carga ganadera	Significancia	Observaciones
	Relación con huevos punzados (HP)	-	-	P = 0.008	Nido exitoso: 0.217±0.140 HP; Nido no exitoso: 0.947±0.179 HP Negativa y significativa
10. Éxito de nido – incubación	Éxito de eclosión (1/0)	53.191%	52.722%	P = 0.919	No significativa
	Número de huevos que lograron eclosionar	1.938 ± 0.37	1.696 ± 0.23	P = 0.269	No significativa
11. Éxito de nido – pichones	Éxito de volantoneo (1/0)	31.250%	48.000%	P = 0.917	No significativa
	Número de pichones que lograron independizarse	2.250 ± 0.479	1.750 ± 0.279	P = 0.317	No significativa

Discusión

Los resultados de este estudio muestran que la carga ganadera modifica de manera significativa la estructura del hábitat y la comunidad de artrópodos y aves, pero esto no se traduce en un impacto claro sobre el éxito del nido de la Calandria Grande ni en la presión de parasitismo del Tordo Renegrado. El pastizal de la zona de baja carga mostró, en promedio, una altura de aproximadamente el triple y una densidad a 10 cm más de 6 veces mayor que la zona de alta carga ganadera. A la vez, la riqueza y diversidad de artrópodos también fue mayor en la zona de baja carga ganadera. La comunidad de aves no difirió entre ambas zonas de pastoreo mientras que las aves depredadoras tuvieron mayor abundancia y riqueza en la zona de alta carga ganadera. Sin embargo, el éxito del nido tanto en la etapa de puesta, como en la de incubación y en la de pichones no difirió significativamente entre zonas. La intensidad de parasitismo respecto a los números de huevos de tordo por nido si fue mayor en la zona de alta carga ganadera mientras que a nivel de frecuencia de parasitismo, de punciones o número de punciones no hubo diferencias.

En el contexto de pastizales pampeanos, se observó que la presión ganadera afecta de manera considerable la cobertura y altura de la vegetación en los estratos bajos, lo que se traduce en una menor complejidad estructural en estos ambientes. La vegetación en las áreas de alta carga ganadera mostró una reducción significativa en la densidad a 10 cm, mientras que la altura promedio del pastizal fue mayor en la de baja carga ganadera. En cambio, a 50 cm no se detectaron diferencias significativas entre zonas. Esta falta de significancia se explica porque la variabilidad asociada al efecto aleatorio de transecta resultó mayor que la del efecto residual. En este sentido, mediciones a alturas intermedias (30–40 cm), más representativas del porte típico de los pastos de la zona, podrían haber permitido discriminar mejor estos efectos. Además, la zona de baja carga ganadera siempre tuvo una mayor varianza en altura, cobertura y densidad, lo que indica una heterogeneidad estructural superior. Esta mayor heterogeneidad puede ofrecer microhábitats más diversos para aves e invertebrados, potencialmente favoreciendo el acceso a recursos y refugios. Este patrón es consistente con la literatura existente, donde se documenta que el pastoreo intensivo remueve biomasa aérea, inhibiendo la regeneración de brotes y reduciendo la diversidad vegetal (McNaughton, 1985; Fuhlendorf y Engle, 2001). Es posible que un análisis más detallado a nivel de especies

vegetales hubiera revelado patrones adicionales, como cambios en la composición de especies arbustivas o herbáceas, lo que podría aportar una perspectiva más fina sobre la calidad del hábitat tanto para la Calandria como para otras especies de aves.

El impacto del pastoreo sobre la comunidad de artrópodos es otro aspecto relevante. En este caso, los resultados indican que la riqueza y diversidad de artrópodos fue significativamente mayor en la zona de baja carga ganadera, un patrón que coincide con lo que se ha documentado en estudios previos. La presencia de una mayor diversidad taxonómica en ambientes menos perturbados sugiere que los ambientes de alta carga ganadera simplifican los hábitats y reducen la riqueza de especies (Dennis y col., 1998; Sjödin y col., 2008). Esta pérdida de diversidad podría tener implicaciones en otros niveles tróficos y en el funcionamiento general del ecosistema, afectando procesos esenciales como la polinización (Menta & Remelli, 2020). Sin embargo, esta mayor riqueza y diversidad de artrópodos en la zona de baja carga ganadera no muestra un claro efecto en el éxito de los nidos de la calandria, lo que podría explicarse por la influencia de otras variables que podrían afectar más directamente el destino del nido (ver capítulo 2, variables ambientales). Además, a pesar de que, aunque las Calandrias se alimenten principalmente de artrópodos, también consumen frutos e incluso pequeños anfibios (Fraga, 1985; Sick, 1997; Crudele comunicación personal 2025), lo cual podría atenuar los efectos de las variaciones en la comunidad de invertebrados sobre su éxito de nidificación. Por otro lado, es importante destacar que las Calandrias nidifican en bordes de talar o en árboles aislados, y podrían buscar alimento en esas áreas, que no fueron cubiertas por las transectas; por lo tanto, no se conoce cómo varía allí la riqueza, abundancia y diversidad de artrópodos. Por lo tanto, sería adecuado poder incluir este tipo de ambientes en futuros estudios.

Además, no se detectaron diferencias significativas en la riqueza, abundancia y diversidad de aves en general. Esto sugiere que, aunque el manejo ganadero modifica la vegetación y la comunidad de artrópodos, dichas alteraciones no necesariamente afectan la comunidad de aves en general ni el éxito de nidificación de la Calandria Grande. En cambio, la abundancia total de aves depredadoras y riqueza fue significativamente mayor en la zona de alta carga ganadera mientras que los índices de diversidad (Shannon y Simpson inverso) mostraron tendencias hacia valores mayores en alta carga ganadera, pero no significativos. La

disimilitud de Sørensen entre tratamientos fue baja (0.11), lo que indica una alta similitud en la composición de especies entre zonas, explicada únicamente por anidamiento y sin recambio. Este patrón de encontrar mayor cantidad de animales depredadores coincide con lo reportado por Marás y col. (2022) en el Chaco seco argentino, donde un incremento en la carga de pastoreo se asoció con una mayor actividad de depredadores - en ese caso, zorros grises (*Lycalopex gymnocercus*) - y una disminución en la abundancia y riqueza de pequeños mamíferos. En dicho estudio, se sugiere que la actividad ganadera afecta principalmente la cobertura herbácea, reduciendo refugios y hábitats para presas pequeñas, lo que lleva a los depredadores a ajustar su comportamiento para compensar la menor disponibilidad de alimento. Esto resalta que el pastoreo puede alterar no solo la estructura del hábitat, sino también la dinámica trófica y de depredación. Sin embargo, tener mayor cantidad de depredadores no implicó un menor éxito. La mayor presencia de depredadores podría incrementar la percepción del riesgo de depredación en las aves, lo cual podría reducir la tasa de alimentación de pichones para evitar que los nidos sean detectados (Ghalambor y col. 2013, Yoon y col. 2016). Sería interesante explorar en futuros trabajos si la mayor presencia de depredadores influye sobre la percepción del riesgo de depredación que perciben las Calandrias, lo cual a su vez podría relacionarse con una menor tasa de alimentación de pichones para disminuir la detección del nido por parte de los depredadores.

En relación con el éxito del nido de las aves, no encontramos un efecto significativo de la carga ganadera. Esto podría estar explicado por varias razones. Podría ser, que aunque en el sitio con baja carga ganadera haya mayor diversidad de artrópodos, los mismos sean más fácilmente depredados por las calandrias en el sitio más pastoreado (Marás y col. 2022). Por otro lado, la metodología utilizada para muestrear artrópodos consistió en utilizar un copo (red entomológica), que captura principalmente insectos voladores o en la vegetación. Sin embargo, este método podría no reflejar completamente la disponibilidad total de presas para las calandrias. Por ejemplo, el uso de trampas tipo pitfall podría haber proporcionado información complementaria sobre artrópodos terrestres y pequeños anfibios, que también forman parte de la dieta de esta especie.

El hecho de no encontrar un efecto claro sobre el éxito del nido de la especie en estudio, se alinea con estudios previos en los que los efectos de la ganadería sobre la biodiversidad y la

actividad de los depredadores muestran resultados contradictorios y complejos, dependiendo del tipo de ecosistema, la intensidad del disturbio y los niveles tróficos implicados (Huaranca y col. 2022). Este hallazgo es consistente con los resultados obtenidos por Cozzani (2010) en el Parque Provincial Ernesto Tornquist, donde el pastoreo de caballos cimarrones no mostró un impacto directo sobre el éxito del nido de las aves, a pesar de la presión ganadera. De manera similar, Helmstetter y col. (2025) evaluaron el efecto de la presencia de ganado sobre la actividad de coyotes (*Canis latrans*), principales depredadores de nidos de Urogallo de las Artemisas (*Centrocerus urophasianus*), en pastizales del oeste de Estados Unidos. Si bien los coyotes aumentaron su actividad en sitios con mayor presencia de ganado, el éxito de nidificación del Urogallo no difirió significativamente entre sitios con distinta carga ganadera. Respecto a los depredadores de la calandria, se conoce que tiene depredadores aéreos como el Carancho (*Caracara plancus*), el Taguató (*Rupornis magnirostris*), y el Chimango (*Daptrius chimango*) pero también terrestres como el Lagarto Overo (*Salvator merianae*), la Culebra patagónica (*Philodryas patagoniensis*) y el Gato Montés (*Leopardus geoffroyi*) (Herman y col. 2023). Estos últimos no fueron analizados en este estudio y podrían estar involucrados en la razón por la cual no se encuentra diferencia en el éxito de la calandria entre ambas zonas.

Otra posible explicación de esta ausencia de efecto directo podría ser la capacidad de compensación de las aves. Las especies pueden estar ajustando sus comportamientos reproductivos o su selección de hábitat para contrarrestar los efectos negativos del pastoreo. Esto es coherente con la idea de que la reproducción es un fenómeno complejo influenciado por múltiples factores, como la disponibilidad de presas, el clima, y las estrategias de cuidado parental. Por ejemplo, las aves podrían estar volando distancias mayores para buscar alimento o eligiendo sitios de nidificación en áreas con mayor cobertura vegetal dentro de la zona de alta carga ganadera, lo que podría mitigar parcialmente los efectos del pastoreo. Además, una pareja podría compensar la menor disponibilidad de alimento con un mayor esfuerzo de uno de los padres, aunque eso podría reducir otras conductas clave como la defensa del nido. Sería relevante investigar en estudios futuros cómo se distribuyen las tareas parentales - como la provisión de alimento y la vigilancia del nido - en contextos de mayor perturbación del hábitat, como los asociados al pastoreo intensivo.

Por otro lado, la Calandria Grande, siendo una especie generalista, podría estar mostrando una capacidad de adaptación o resiliencia frente a los cambios inducidos por la ganadería, ya que las especies generalistas tienden a tolerar mejor las alteraciones en el hábitat, diversificando su dieta y utilizando distintos sustratos para forrajeo y nidificación (Clavel y col., 2011; De Coster y col., 2015). Por ejemplo, en el bosque Atlántico brasileño, la pérdida de hábitat provocó la sustitución de especialistas por generalistas y cambios en la diversidad funcional (De Coster et al., 2015), mientras que estudios en bosques semiáridos del Chaco y en la Pampa central argentina reportaron patrones similares de reemplazo funcional frente al manejo ganadero (Macchi y Grau, 2012; Codesido y Bilenca, 2021). Estos hallazgos sugieren que la Calandria Grande podría compensar parcialmente los efectos negativos de la ganadería, manteniendo su éxito del nido a pesar de la reducción de cobertura vegetal o cambios en la abundancia de artrópodos.

Nuestros análisis mostraron que, aunque la probabilidad de parasitismo por parte del Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*) no difirió entre zonas de ganadería, entre los nidos parasitados, el número de huevos por nido sí fue significativamente menor en la zona de baja carga ganadera. Este resultado apoya la predicción que plantea que la ganadería favorecería la presencia de tordos. De esta forma, el beneficio alimenticio que les otorga el ganado podría traducirse directamente en un aumento de la intensidad de parasitismo. Por otro lado, el hecho de que la frecuencia de parasitismo no haya diferido entre zonas podría sugerir que aunque las hembras parásitas podrían preferir la zona de mayor ganadería, también se las puede encontrar en ambos ambientes. De hecho, las hembras de Tordo Renegrado tienen áreas de acción matutinas (periodo de mayor actividad de búsqueda de nidos) de aproximadamente 21.9 hectáreas, con un rango acumulado que alcanza las 70 hectáreas tras cinco días de monitoreo (Scardamaglia y Reboreda, 2014). Dado que las zonas de estudio de alta (aproximadamente 155 ha) y baja (aproximadamente 127 ha) ganadería son adyacentes y sus extensiones son relativamente pequeñas en comparación con la capacidad de movimiento del tordo, cada hembra podría estar recorriendo ambas zonas en un mismo día o durante la misma temporada. Además, los estudios de radiotelemetría confirman que las áreas de acción de diferentes hembras se solapan, lo que indica una falta de territorialidad (Scardamaglia y Reboreda, 2014). Si bien este amplio rango de movimiento podría explicar por qué la frecuencia de parasitismo no difiere entre las zonas ganaderas, la diferencia en la intensidad

podría deberse a factores que operan a una escala más fina, como las características del micrositio de cada nido. La hipótesis de exposición del nido propone que los parásitos de cría encuentran con mayor facilidad aquellos nidos del hospedador que son visualmente más conspicuos (Larison y col., 1998). Según esta hipótesis, los nidos con menor cobertura vegetal tienen más probabilidades de ser parasitados, por lo que esto podría explicar las diferencias halladas (Larison y col., 1998, pero ver Fiorini y col. 2009).

Estudios previos muestran resultados contradictorios según la escala de análisis y las características del paisaje. Por ejemplo, Oppel y col. (2004) encontraron que el parasitismo del Tordo Renegrado es de hasta el 50 % en una reserva sin pastoreo, contra sólo un 14 % en un pastizal adyacente con ganado. Además, esos autores comentan que las tasas de parasitismo variaron más por factores de paisaje (humedad, topografía, diversidad de hospedadores) que por simples parámetros de vegetación. De forma opuesta, Pucheta y col. 2024, encontraron que las tasas de parasitismo son mayores en las zonas pastoreadas, en la especie Tordo Amarillo (*Xanthopsar flavus*).

Además, aunque en nuestros muestreos sí detectamos variaciones entre la zona de alta y la de baja carga ganadera, es posible que no sea tan marcada como cabría esperar porque carecemos de un sitio de referencia totalmente libre de uso ganadero y puede que esto este afectando los resultados. Las zonas libres de la ganadería en la Reserva El Destino son zonas de bosques cerrados donde la calandria, modelo de estudio, no nidifica.

Finalmente, el análisis PCA/PERMANOVA confirma diferencias globales significativas en la vegetación, las comunidades de artrópodos, aves y aves depredadoras entre zonas. A pesar de que los resultados de este estudio no muestran un efecto directo significativo de la ganadería sobre el éxito del nido, sugerimos que una línea de investigación futura podría ser la evaluación de la comunidad de depredadores en su conjunto, incluyendo tanto depredadores aéreos como mamíferos y ofidios, estimando sus densidades o abundancias. Por otro lado, se podrían realizar estudios más específicos de la dieta de la calandria para tener una mayor certeza de su alimentación de ambas zonas ganaderas, como también de la tasa de crecimiento de los pichones para analizar si la variación en la diversidad de artrópodos produce un efecto en su desarrollo.

Referencias

Arturi, M. F., Pérez, C. A., Horlent, M., Goya, J. F., Torres Robles, S. S., y Athor, J. (2006). El manejo de los talaes de Magdalena y Punta Indio como estrategia para su conservación. Talaes Bonaerenses y su Conservación, Vazquez Mazzini Editores.

Askins, R. A., Chávez-Ramírez, F., Dale, B. C., Haas, C. A., Herkert, J. R., Knopf, F. L., y Vickery, P. D. (2007). Conservation of grassland birds in North America: Understanding ecological processes in different regions. *Ornithological Monographs*, 64, 1–46. <https://doi.org/10.2307/40166905>

Bachmann, A. O. (1966). Nueva clave para determinación de los órdenes de insectos sudamericanos. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 29(1-4).

Bakker, J. D. (2021). Applied multivariate statistics in R. University of Washington. <https://uw.pressbooks.pub/appliedmultivariatestatistics/chapter/nmds/>

Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global ecology and biogeography*, 19(1), 134-143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>

Bentancourt, C. M., Scatoni, I. B., y Morelli, E. (2009). Insectos del Uruguay.[Insects of Uruguay]. *Universidad de la República, Facultad de Agronomía–Facultad de Ciencias, ANII-CSIC, Montevideo.a*

Bhola, N., Ogutu, J. O., Piepho, H.-P., Said, M. Y., Reid, R. S., Hobbs, N. T., y Olff, H. (2012). Comparative changes in density and demography of large herbivores in the Masai Mara Reserve and its surrounding human-dominated pastoral ranches in Kenya. *Biodiversity and Conservation*, 21(6), 1509–1530. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0261-y>

Bilenca, D. (2005). Situación de los pastizales en la Región Pampeana y estrategias para su conservación. Programa Pastizales, Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.

- Blaum, N., Rossmanith, E., y Jeltsch, F. (2007). Land use affects rodent communities in Kalahari savannah rangelands. *African Journal of Ecology*, 45(3), 318–325. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2006.00696.x>
- Brooks, M. E., Kristensen, K., Van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., ... y Bolker, B. M. (2017). glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>
- Clavel, J., Julliard, R., y Devictor, V. (2011). Worldwide decline of specialist species: Toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(4), 222–228. <https://doi.org/10.1890/080216>
- Codesido, M., y Bilenca, D. (2021). Avian assemblages associated with different grasslands managements in cattle production systems in the pampas of Argentina. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 19(4), 464–474. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2021.07.003>
- Cody, M. L. (1985). Habitat selection in birds. Academic Press.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R. G., Sutton, P., y van den Belt, M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387(6630), 253–260. <https://doi.org/10.1038/387253a0>
- Cozzani, N. C. (2010). Efectos del pastoreo sobre el éxito de cría de aves de pastizal pampeano. Tesis doctoral. Universidad Nacional del Sur. <http://repositoriodigital.uns.edu.ar/handle/123456789/2098>
- Dardanelli, S., Calamari, N. C., Caravelli, S. B., Barzan, F. R., Goijman, A. P., y Lezana, L. (2022). Vegetation structure and livestock grazing intensity affect ground-foraging birds in xerophytic forests of central-East Argentina. *Forest Ecology and Management*, 521, 120439. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120439>
- De Coster, G., Banks-Leite, C., y Metzger, J. P. (2015). Atlantic forest bird communities provide different but not fewer functions after habitat loss. *Proceedings of the Royal Society B*, 282, 20142844. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2844>

Dennis, P., Young, M. R., y Gordon, I. J. (1998). Distribution and abundance of small insects and arachnids in relation to structural heterogeneity of grazed, indigenous grasslands. *Ecological Entomology*, 23(3), 253–264. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.1998.00135.x>

Dwight Ian A., Vogt Jessica H., Coates Peter S., Fleskes Joseph P., Connelly Daniel P., Gardner Scott C. (2020) Linking nest microhabitat selection to nest survival within declining pheasant populations in the Central Valley of California. *Wildlife Research* 47, 391-403. <https://doi.org/10.1071/WR18199>

Evans, D. M., Villar, N., Littlewood, N. A., Pakeman, R. J., Evans, S. A., Dennis, P., Skartveit, J., y Redpath, S. M. (2015). The cascading impacts of livestock grazing in upland ecosystems: A 10-year experiment. *Ecosphere*, 6(3), art42. <https://doi.org/10.1890/ES14-00316.1>

Filazzola, A., Brown, C., Dettlaff, M. A., Batbaatar, A., Grenke, J., Bao, T., Peetoom Heida, I., y Cahill, J. F., Jr. (2020). The effects of livestock grazing on biodiversity are multi-trophic: A meta-analysis. *Ecology Letters*, 23(8), 1298–1309. <https://doi.org/10.1111/ele.13527>

Fiorini, V., Reboreda, J., & Tuero, D. (2009). Host behaviour and nest-site characteristics affect the likelihood of brood parasitism by shiny cowbirds on chalk-browed mockingbirds. *Behaviour*, 146(10), 1387–1403. <https://doi.org/10.1163/156853909x433338>

Fraga, R. M. (1985). Host-parasite interactions between Chalk-browed Mockingbirds and Shiny Cowbirds. *Ornithological Monographs*, (36), 818–840. <https://doi.org/10.2307/40168319>

Fuhlendorf, S. D., y Engle, D. M. (2001). Restoring heterogeneity on rangelands: Ecosystem management based on evolutionary grazing patterns. *BioScience*, 51(8), 625–632. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0625:RHOREM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0625:RHOREM]2.0.CO;2)

Geoghegan, B., Reboreda, J. C., y Fiorini, V. D. (2025). Egg-puncturing behaviour by shiny cowbirds increases nest desertion in chalk-browed mockingbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 79(2), 27. <https://doi.org/10.1007/s00265-025-03569-5>

- Ghalambor, C. K., Peluc, S. I., y Martin, T. E. (2013). Plasticity of parental care under the risk of predation: how much should parents reduce care?. *Biology Letters*, 9(4), 20130154. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2013.0154>
- Goguen, C. B., y Mathews, N. E. (1997). Review of the causes and implications of the association between cowbirds and livestock. *Studies in Avian Biology*, 18(1), 6.
- Haene, C. S., Bilenca, D., y Codesido, M. (2024). Taxonomic and functional avian diversity vary with cattle management practices in humid Chaco forests of Argentina. *Biotropica*, 56(2), e13308. <https://doi.org/10.1111/btp.13308>
- Hahn, D.C., y J. S. Hatfield. 1995. Parasitism at the landscape scale: Cowbirds prefer forests. *Conservation Biology* 9:1415-1424 <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1995.09061415.x>
- Hartig, F. (2022, March). DHARMa: residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models. R package version 0.4. 6.
- Helmstetter, N. A., Conway, C. J., Roberts, S., Makela, P. D., y Waits, L. P. (2025). The influence of grazing on the spatiotemporal activity patterns of a primary sage-grouse nest predator. *Rangeland Ecology y Management*, 98(1), 316–323. <https://doi.org/10.1016/j.rama.2024.08.012Bio>
- Herman, J. M., Fiorini, V. D., Crudele, I., Reboreda, J. C., Pladas, S. A., Watson, A. P., ... y Clayton, D. H. (2023). Co-parasitism in the face of predation: Effects of natural enemies on a neotropical mockingbird. *Journal of Animal Ecology*, 92(10), 1992-2004. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13991>
- Huaranca, J. C., Novaro, A. J., y Valdivia, C. E. (2022). Effects of livestock grazing on biodiversity: A meta-analysis on three trophic levels. *Basic and Applied Ecology*, 59, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2021.126126>
- Larison, B., Laymon, S. A., Williams, P. L., & Smith, T. B. (1998). Song Sparrows vs. Cowbird Brood Parasites: Impacts of Forest Structure and Nest-Site Selection. *The Condor*, 100(1), 93–101. <https://doi.org/10.2307/1369900>

- Locatelli, A. J., Mathewson, H. A., y Morrison, M. L. (2016). Grazing impact on brood parasitism in the Black-Capped Vireo. *Rangeland Ecology y Management*, 69(1), 68-75. <https://doi.org/10.1016/j.rama.2015.10.003>
- Macchi, L., y Grau, H. R. (2012). Piospheres in the dry Chaco. Contrasting effects of livestock puestos on forest vegetation and bird communities. *Journal of Arid Environments*, 87, 176–187. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2012.06.003>
- Marás, G. A., Trucco, C. E., Núñez-Regueiro, M. M., Andrade-Díaz, M. S., Trigo, C. B., Caruso, M. F., Derlindati, E. J., y Tálamo, A. (2022). Relationships between livestock grazing intensity and mammal predator-prey: A study case in Copo National Park in the dry Chaco forests. *Journal for Nature Conservation*, 67, 126186. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2022.126186>
- Massoni, V., y Rebores, J. C. (1998). Costs of brood parasitism and the lack of defenses on the yellow-winged blackbird-shiny cowbird system. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 42(4), 273-280. <https://doi.org/10.1007/s002650050439>
- Mazzini, F., Relva, M. A., y Malizia, L. R. (2018). Impacts of domestic cattle on forest and woody ecosystems in southern South America. *Plant Ecology*, 219(8), 913–925. <https://doi.org/10.1007/s11258-018-0846-y>
- McGregor, H. W., Legge, S., Jones, M. E., y Johnson, C. N. (2014). Landscape management of fire and grazing regimes alters the fine-scale habitat utilisation by feral cats. *PLOS ONE*, 9(10), e109097. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109097>
- Mukwevho, L., Dalu, T., Ndlovu, M., y Chidawanyika, F. (2023). Consequences of fire and grazing to conservation of arthropod functional diversity in a protected Afrotropical savanna. *Journal of Arid Environments*, 212, 104799. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2024.110885>
- McNaughton, S. J. (1985). Ecology of a grazing ecosystem: The Serengeti. *Ecological Monographs*, 55(3), 259–294. <https://doi.org/10.2307/1942578>

Menta, C., y Remelli, S. (2020). Soil Health and Arthropods: From Complex System to Worthwhile Investigation. *Insects*, 11(1), 54. <https://doi.org/10.3390/insects11010054>

Mermoz, M. E., y Reboreda, J. C. (1998). Nesting success in Brown-and-yellow Marshbirds: effects of timing, nest site, and brood parasitism. *The Auk*, 115(4), 871-878. <https://doi.org/10.2307/4089506>

Nichols, S. (1977). On the interpretation of principal components analysis in ecological contexts. *Vegetation*, 34(3), 191-197. <https://doi.org/10.1007/bf00055215>

Odriozola, I., García-Baquero, G., Laskurain, N. A., & Aldezabal, A. (2014). Livestock grazing modifies the effect of environmental factors on soil temperature and water content in a temperate grassland. *Geoderma*, 235–236, 347–354. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2014.08.002>

Oppel, S., Schaefer, H. M., Schmidt, V., y Schröder, B. (2004). Cowbird parasitism of Pale-headed Brush-finch *Atlapetes pallidiceps*: implications for conservation and management. *Bird Conservation International*, 14(2), 63-75. <https://doi.org/10.1017/s0959270904000103>

Ortega C (1998) Cowbirds and other brood parasites. Univ. of Arizona Press, Tucson, AZ <https://doi.org/10.1353/book.109738>

Pucheta, F. M., Pereda, I. M., y Di Giacomo, A. S. (2024). Saffron-cowled Blackbirds' reduced nest success in Argentina's agricultural land highlights the importance of non-agricultural habitat for its conservation. *Ornithological Applications*, 126(2). <https://doi.org/10.1093/ornithapp/duae006>

QGIS Development Team. (2024). QGIS Geographic Information System (Version 3.2.13). Open Source Geospatial Foundation. <https://qgis.org>

R Development Core Team. (2024). R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing p. 4.4.1. Retrieved from <http://www.r-project.org/>

Ralph, C. J., Sauer, J. R., y Droege, S. (Eds.). (1995). Monitoring bird populations by point counts (Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-149). U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station.
https://www.fs.usda.gov/psw/publications/documents/psw_gtr149/psw_gtr149.pdf

Ramírez, M. J., Crespo, F. A., Iglesias, M. S., y Valverde, A. C. (1999). El ABC en la determinación de artrópodos. Claves para especímenes presentes en la Argentina I.

Scardamaglia, R. C., & Rebores, J. C. (2014). Ranging behavior of female and male Shiny Cowbirds and Screaming Cowbirds while searching for host nests. *The Auk*, 131(4), 610–618. <https://doi.org/10.1642/auk-14-54.1>

Shannon, C. E. (1948). A mathematical theory of communication. *The Bell system technical journal*, 27(3), 379-423. <https://doi.org/10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x>

Sick, H. (1997). Ornitologia Brasileira. Editora Nova Fronteira.

Simpson, E. H. (1949). Measurement of diversity. *Nature*, 163(4148), 688-688. <https://doi.org/10.1038/163688a0>

Sjödin, N. E., Bengtsson, J., y Ekblom, B. (2008). The influence of grazing intensity and landscape composition on the diversity and abundance of flower-visiting insects. *Journal of Applied Ecology*, 45(3), 763–772. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01443.x>

Sørensen, T. "A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species and its application to analyses of the vegetation on Danish commons." *Biol Skrifter/Kongelige Danske Videnskabernes Selskab*. 5 (1948): 1. <https://doi.org/10.7146/hjlc.v11i21.25484>

Strausberger, B. M., y M. V. Ashley. 1997. Community-wide patterns of parasitism of a host "generalist" brood-parasitic cowbird. *Oecologia* 112:254-262
<https://doi.org/10.1007/s004420050308>

- Villar, N., Lambin, X., Evans, D., Pakeman, R., y Redpath, S. (2013). Experimental evidence that livestock grazing intensity affects the activity of a generalist predator. *Acta Oecologica*, 49, 12–16. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2013.02.006>aura.abdn.ac.uk+1ab
- Vögeli, M., Serrano, D., Pacios, F., y Tella, J. L. (2010). The relative importance of patch habitat quality and landscape attributes on a declining steppe-bird metapopulation. *Biological Conservation*, 143(5), 1057-1067. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.040>
- von Müller, A. R., Cingolani, A. M., Vaieretti, M. V., y Renison, D. (2012). Estimation of localized cattle stocking rate from dung frequency in a mountain grassland. *Ecología Austral*, 22(03). <https://doi.org/10.25260/ea.12.22.3.0.1223>
- Wiens, J. A. (1973). Pattern and process in grassland bird communities. *Ecological Monographs*, 43(2), 237–270. <https://doi.org/10.2307/1942196>
- Wilcove, D. S. (1985). Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds. *Ecology*, 66(4), 1211–1214. <https://doi.org/10.2307/1939174>
- Winter, M., Johnson, D. H., y Faaborg, J. (2000). Evidence for edge effects on multiple levels in tallgrass prairie. *The Condor*, 102(2), 256–266. <https://doi.org/10.1093/condor/102.2.256>
- Yoon, J., Kim, B. S., Joo, E. J., y Park, S. R. (2016). Nest predation risk influences a cavity-nesting passerine during the post-hatching care period. *Scientific reports*, 6(1), 31989. <https://doi.org/10.1038/srep31989>
- Zuur A, Ieno EN, Walker N, Saveliev AA, Smith GM. 2009 Mixed effects models and extensions in ecology with R, pp. 271-274. New York, NY: Springer. Google Scholar <https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6>

Anexo

Tabla S1- Cantidad de individuos de los diferentes grupos taxonómicos de artrópodos presentes en cada zona de carga ganadera (ALTA-BAJA; en verde se resalta la presencia de ese taxón)

Clase	Subclase	Superorden	Orden	Suborden	Familia	ALTA	BAJA
Insecta	Pterygota	Paraneoptera	Hemiptera	Homoptera		465	206
Insecta	Pterygota	Holometabola	Diptera	Brachycera		351	363
Insecta	Pterygota	Paraneoptera	Hemiptera	Heteroptera		111	64
Insecta	Pterygota	Polyneoptera	Orthoptera	Caelifera		110	118
Insecta	Pterygota	Holometabola	Hymenoptera	Apocrita	Vespidae	44	31
Euchelicerata	Arachnida		Araneae	Araneomorphae		59	130
Insecta	Pterygota	Holometabola	Coleoptera			39	70
Insecta	Pterygota	Polyneoptera	Orthoptera	Ensifera		38	69
Insecta	Pterygota	Holometabola	Diptera	Nematocera		30	59
Insecta	Pterygota	Holometabola	Hymenoptera	Apocrita	Formicidae	24	32
Insecta	Pterygota	Holometabola	Lepidoptera			17	13
Insecta	Pterygota	Paraneoptera	Hemiptera	Sternorrhyncha	Cicadellidae	2	6
Insecta	Pterygota	Neuropterida	Neuroptera	Hemerobiiiformia	Mantispidae	2	5
Insecta	Pterygota	Neuropterida	Neuroptera	Hemerobiiiformia	Chrysopidae	2	36
Insecta	Pterygota	Holometabola	Hymenoptera			2	15
Insecta	Pterygota	Holometabola	Coleoptera	Polyphaga	Staphylinidae	1	4
Entognatha	Collembola		Collembola			1	3
Insecta	Pterygota	Polyneoptera	Orthoptera	Caelifera	Proscopiidae	1	21
Insecta	Pterygota	Polyneoptera	Blattodea				7
Insecta	Pterygota		Odonata	Zygoptera			3
Euchelicerata	Arachnida	Parasitiformes					2
Insecta	Pterygota		Odonata	Anisoptera			2

Insecta	Pterygota	Paraneoptera	Hemiptera			2
Insecta	Pterygota	Polyneoptera	Orthoptera			2
Entognatha	Collembola		Collembola	Entomobryomorpha		1
Euchelicerata	Arachnida	Acariformes				1
Insecta	Pterygota	Holometabola	Hymenoptera	Apocrita	Apidae	1
Insecta	Pterygota	Holometabola	Hymenoptera	Apocrita	Dryinidae	1
Collembola			Collembola	Symphyleona		13
Collembola			Collembola	Poduromorpha		1
Insecta	Pterygota	Polyneoptera	Mantodea			1

Tabla S3 – Cantidad de individuos de los diferentes grupos taxonómicos de aves presentes en cada zona de carga ganadera (ALTA-BAJA; en verde se resalta la presencia de ese taxón)

<i>Nombre común</i>	<i>Nombre científico</i>	ALT	BAJ
Tero	<i>Vanellus chilensis</i>	64	10
Paloma picazuró	<i>Patagioenas picazuro</i>	36	39
Hornero	<i>Furnarius rufus</i>	36	30
Torcaza	<i>Zenaida auriculata</i>	28	17
Benteveo	<i>Pitangus sulphuratus</i>	27	28
Chingolo	<i>Zonotrichia capensis</i>	24	28
Pecho amarillo	<i>Pseudoleistes virescens</i>	21	1
Estornino pinto	<i>Sturnus vulgaris</i>	20	2
Misto	<i>Sicalis luteola</i>	19	32
Pirincho	<i>Guiraca guiraca</i>	19	11
Carancho	<i>Caracara plancus</i>	17	8
Zorzal chalchalero	<i>Turdus amaurochalinus</i>	17	3
Golondrina parda	<i>Progne tapera</i>	16	6
Tijereta	<i>Tyrannus savana</i>	14	2
Tordo músico	<i>Agelaioides badius</i>	13	18
Pecho colorado	<i>Leistes superciliaris</i>	12	16
Chimango	<i>Milvago chimango</i>	12	14
Cotorra	<i>Myiopsitta monachus</i>	11	53
Calandria grande	<i>Mimus saturninus</i>	9	7
Cachirla sp.	<i>Anthus sp.</i>	7	4
Golondrina ceja blanca	<i>Tachycineta leucorrhoa</i>	7	4
Cardenal copete rojo	<i>Paroaria coronata</i>	7	2

Coludito copetón	<i>Leptasthenura platensis</i>	7	2
Chiflón	<i>Syrigma sibilatrix</i>	6	8
Ratona	<i>Troglodytes aedon</i>	5	16
Jilguero dorado	<i>Sicalis flaveola</i>	5	6
Tordo sp.	<i>Molothrus</i> sp.	5	6
Juan chiviro	<i>Cyclharis gujanensis</i>	4	6
Tordo renegrido	<i>Molothrus bonariensis</i>	4	6
Golondrina tijerita	<i>Hirundo rustica</i>	4	5
Carpintero real	<i>Colaptes melanochloros</i>	4	4
Gavilán planeador	<i>Circus buffoni</i>	4	3
Cuervillo de cañada	<i>Plegadis chihi</i>	3	15
Espinero pecho manchado	<i>Phacellodomus striaticollis</i>	3	6
Cigüeña americana	<i>Ciconia maguari</i>	3	4
Picaflor sp.	<i>Trochilidae</i>	3	2
Tordo pico corto	<i>Molothrus rufoaxilaris</i>	3	2
Picaflor verde	<i>Chlorostilbon lucidus</i>	3	1
Zorzal colorado	<i>Turdus rufiventris</i>	2	12
Fiofío sp.	<i>Elaenia</i> sp.	2	6
Paloma manchada	<i>Patagioenas maculosa</i>	2	5
Yerutí	<i>Leptotila verreauxi</i>	2	3
Chotoy	<i>Schoeniophylax</i>	2	2
Suirirí real	<i>Tyrannus melancholicus</i>	1	4
Chincherito chico	<i>Lepidocolaptes</i>	1	2
Golondrina sp.	<i>Hirudinidae</i>	1	2
Chiricote	<i>Aramydes cajaneus</i>	1	1
Naranjero	<i>Rauenia bonariensis</i>		11
Fiofío pico corto	<i>Elaenia parvirostris</i>		4
Verdón	<i>Embernagra platensis</i>		4
Cabecitanegra	<i>Spinus magellanicus</i>		3
Pijuí frente gris	<i>Synallaxis frontalis</i>		3
Tuyuyu	<i>Mycteria americana</i>		3
Tacuarita azul	<i>Poliophtila duminicola</i>		2
Zorzal sp.	<i>Turdus</i> sp.		2
Garcita blanca	<i>Egretta thula</i>		1
Inambú campestre	<i>Nothura maculosa</i>		1
Ipacaá	<i>Aramydes ypecaha</i>		1
Pijuí sp.	<i>Synallaxis</i> sp.		1
Carpintero campestre	<i>Colaptes campestris</i>	4	
Carpintero sp.	<i>Picidae</i>	4	
Mosqueta estriada	<i>Myiophobus fasciatus</i>	4	
Chajá	<i>Chauna torquata</i>	3	
Churrinche	<i>Pyrocephalus rubinus</i>	3	
Espátula rosada	<i>Platalea ajaja</i>	3	
Gaviota sp.	<i>Laridae</i>	3	

Lechucita vizcachera	<i>Athene cunicularia</i>	3	
Pitotoy chico	<i>Tringa flavipes</i>	3	
Coscoroba	<i>Coscoroba coscoroba</i>	2	
Garza mora	<i>Ardea cocoi</i>	2	
Boyerito	<i>Icterus pyrrhopterus</i>	1	
Gaviota capucho café	<i>Chroicocephalus</i>	1	
Picabuey	<i>Machetornis rixosa</i>	1	
Pico de plata	<i>Hymenops perspicillatus</i>	1	
Suirirí amarillo	<i>Satrapa icterophrys</i>	1	
Tero real	<i>Himantopus mexicanus</i>	1	

CAPÍTULO IV: RASGOS COMPORTAMENTALES PARENTALES Y SU RELACIÓN CON EL ÉXITO DEL NIDO



Imagen: Rosario Jacoby

Hay quienes vuelan audaces,
otros esconden el ala ante lo nuevo:
pero en la encrucijada donde la vida pide cuentas,
unos segundos deciden el mañana.

Rosario Jacoby

Introducción

Comprender cómo los rasgos comportamentales influyen en el fitness es una de las preguntas centrales en la biología evolutiva y la ecología del comportamiento (Kelleher y col., 2018; Lima, 2009; Sih y Bell, 2008). En las aves, la depredación de nidos constituye una de las principales causas de fracaso reproductivo y ejerce una fuerte presión selectiva sobre los comportamientos parentales (Ricklefs, 1969; Martin 1995; Thompson, 2007). Las especies no solo deben enfrentarse a una amplia variedad de depredadores, sino que también deben tomar decisiones críticas bajo distintas condiciones del riesgo percibido, especialmente al defender a sus pichones. Si bien una defensa parental vigorosa puede reducir la predación del nido e incrementar la supervivencia de los pichones (Greig-Smith, 1980; Kontiainen y col., 2009), esta estrategia no está exenta de trade-offs para los padres, incluyendo gasto de tiempo y energía, así como un mayor riesgo de heridas o muerte (e.g., Curio, 1984; Montgomerie y Weatherhead, 1988; Redondo, 1989). Por lo tanto, la forma en que los individuos responden ante amenazas potenciales desempeña un papel clave en la supervivencia tanto de la descendencia como de los propios progenitores.

En las últimas décadas, el estudio de la personalidad animal - definida como la existencia de diferencias individuales consistentes en el comportamiento a lo largo del tiempo y en distintos contextos - ha cobrado un interés creciente dentro de la ecología del comportamiento (Kaiser y Müller 2021). Este campo investiga ejes principales de variación comportamental como la audacia-timidez, la exploración-evitación, el nivel de actividad, la agresividad y la sociabilidad (Sih y col. 2004, Réale y col. 2007). Rasgos como la neofobia (el miedo a acercarse a objetos novedosos) y la aversión al riesgo (la tendencia a evitar conductas riesgosas, como regresar al nido tras una perturbación) son cada vez más reconocidos por su potencial para moldear el éxito reproductivo (Kontiainen y col. 2009, Smith and Blumstein, 2008). Se considera que estos rasgos están influenciados tanto por factores genéticos como ambientales y su estudio permite esclarecer cómo opera la selección natural sobre la variación conductual (Carere y Maestripieri, 2013; Stamps y Groothuis, 2010). Además, diversos rasgos de personalidad tienden a estar asociados entre sí, de manera que ciertos conjuntos de características se manifiestan de forma conjunta, conformando lo que se conoce como síndromes de comportamiento (Sih y col., 2004; Sih y Bell, 2008). Por ejemplo, se ha observado que individuos con altos niveles de agresividad suelen ser también más audaces,

asumir mayores riesgos y mostrar menor sensibilidad frente a perturbaciones, como también aquellos que exhiben menores niveles de neofobia frente a objetos novedosos tienen también mayor rapidez para explorar entornos desconocidos (Verbeek y col., 1996; Smith and Blumstein, 2008; Thys y col., 2017; Van Oers y Naguib, 2013).

La evidencia que vincula estos rasgos con el éxito del nido es abundante, aunque no siempre concluyente. Diversos estudios documentan una relación positiva entre rasgos más arriesgados (audacia o agresividad o menor aversión al riesgo) y componentes del éxito reproductivo (Konttinen y col. 2009). Por ejemplo, en el ave Papamoscas Acollarado (*Ficedula albicollis*) se describió un síndrome que agrupa audacia y agresividad, que se asoció positivamente con el número de pichones que se independizaron (Tamin y col. 2023). También en los trabajos de Greig-Smith (1980) y de Knight y Temple (1986) se vio que las parejas de nidos depredados mostraban menores defensas que aquellas que resultaron exitosas, para el ave Tarabilla Común (*Saxicola torquata*) y el Jilguero Norteamericano (*Spinus tristis*). Sin embargo, esta ventaja reproductiva puede tener un costo: un meta-análisis que incluyó mamíferos, peces, artrópodos y aves, reveló que los individuos menos aversos y menos neofóbicos tienen en general mayor éxito reproductivo a expensas de una menor supervivencia (Smith and Blumstein, 2008). Respecto a la neofobia, en un trabajo de Vrublevaska y col. (2015), se encontró que, en el Carbonero Común (*Parus major*), la neofobia se vinculó con el éxito reproductivo donde las parejas más neofóbicas frente a objetos novedosos en sus nidos tuvieron menor éxito reproductivo que las menos neofóbicas. A su vez, los autores encontraron que las neofóbicas exhibieron respuestas antipredatorias más débiles (menor acercamiento al depredador y menos vocalizaciones para alertar o disuadir), lo que reduce su capacidad para defender el nido en las fases iniciales de un ataque. Además, Vrublevaska y col. (2015) concluyen que individuos neofóbicos y tímidos (menos audaces) tienen menor ventaja en eventos rápidos de defensa, como el mobbing, donde la agresividad inmediata es clave. A su vez, en otros estudios en el Carbonero Común, la liberación de corticosterona puede predecir la neofobia (Groothuis y Carere 2005), lo que también se puede producir en una exposición a depredadores (Tilgar y col. 2011), lo que podría sugerir que mecanismos fisiológicos similares puedan subyacer en las respuestas a objetos novedosos y depredadores. A su vez, hay estudios que muestran que las hembras más tímidas pueden priorizar su supervivencia frente a la inversión reproductiva: en Carbonero

Común, individuos más tímidos tardaron más en volver a incubar tras la introducción de un objeto novedoso en el nido, lo que sugiere un trade-off entre supervivencia e inversión parental (Cole y Quinn 2014). Sin embargo, hay estudios que no encontraron relación entre neofobia y éxito del nido en el ave Grajilla Occidental (*Corvus monedula*): Schuett y col. (2012) mostraron que la latencia de un individuo a acercarse a un objeto novedoso en su nido no predijo el número de pichones exitosos, mientras Greggor y col. (2017) encontraron que la neofobia parental no predijo el éxito del nido, sino que el mismo estuvo más ligado a la tasa de aprovisionamiento y al tamaño de la nidada.

Aunque muchas investigaciones han abordado estas cuestiones en contextos de cautiverio, los estudios de campo son fundamentales para evaluar la variación conductual bajo presiones ecológicas reales (Archard y col., 2010). Los estudios en cautiverio podrían estar sesgados, ya que los individuos más fácilmente capturables tienden a ser menos aversos al riesgo (Garamszegi y col., 2009). Además, el cautiverio y la interacción con humanos pueden distorsionar el comportamiento natural (Herborn y col., 2010), lo cual limita la validez ecológica de los hallazgos obtenidos en estos contextos.

En este capítulo estudiamos cómo los rasgos de personalidad se relacionan con el éxito del nido de la Calandria Grande (*Mimus saturninus*). Como se mencionó en los capítulos previos, se trata de una especie territorial que sufre un alto nivel de depredación de nidos (52 %, Herman y col., 2023). Sus nidos abiertos en forma de copa la hacen vulnerable a una amplia gama de depredadores, entre ellos aves, reptiles y mamíferos. Estas características, convierten a la calandria en un modelo ideal para estudios de rasgos comportamentales en condiciones naturales.

Nos enfocamos en dos rasgos clave: la neofobia y la aversión al riesgo/agresividad, evaluados durante la etapa de pichones, una fase crítica para la supervivencia y donde la defensa de los parentales suele incrementarse (Andersson y col 1980). Un aspecto central de este estudio es la evaluación del comportamiento de la pareja reproductiva como una unidad funcional evaluado a través de la reacción del primer individuo y reconociendo que los resultados reproductivos dependen de la inversión y coordinación conjunta de ambos padres. Este es un enfoque respaldado por investigaciones que destacan la importancia de la compatibilidad

conductual a nivel de pareja en el éxito reproductivo (Liker y Bokoni 2009, Schuett y col., 2011, Danel y col. 2024).

Objetivos e hipótesis

Este estudio propone explorar si la variación en la neofobia y en la aversión al riesgo de las parejas reproductivas de la Calandria Grande se relaciona con las tasas de depredación de nidos durante la etapa de pichones.

Planteamos las siguientes hipótesis y predicciones:

Las parejas que presenten menores niveles de neofobia, son las que tienen mayor supervivencia del nido. La predicción es que las parejas que muestren una menor latencia (es decir, que tarden menos tiempo) para acercarse a objetos novedosos serán las más exitosas.

Las parejas que presenten menores niveles de aversión al riesgo, son las que tienen mayor supervivencia del nido. La predicción es que las parejas que muestren una menor latencia para retornar a su nido luego de una situación de peligro serán las más exitosas.

Aquellos individuos más neofóbicos son los más aversos. La predicción es que los individuos que posean una menor latencia para acercarse a objetos novedosos serán también los que muestren una menor latencia para retornar a su nido luego de una situación de peligro.

Métodos

1) Recolección de datos y sistema modelo

Durante las temporadas reproductivas de 2021 y 2022, de fines de septiembre a mediados de enero, buscamos nidos de calandria dentro de sus territorios observando las actividades de los adultos, como se explicó en los capítulos anteriores (Fiorini y col. 2009; Fraga 1985). Los nidos fueron monitoreados diariamente o día por medio hasta que eran depredados (los pichones que aún no estaban en edad de independizarse desaparecían de una visita al nido a la siguiente) o hasta que eran exitosos (cuando los pichones alcanzaban los 10 días de edad, momento en el que se suspendían las visitas para evitar provocar un abandono prematuro del nido). Se registró la cantidad de pichones de tordo y calandria presentes en cada visita del investigador al nido y cuántos pichones lograron independizarse. Debido a que en este capítulo se evalúa el comportamiento de los adultos frente a riesgos de depredación, aquellos nidos donde los pichones murieron por causas distintas a la depredación se descartaron de la base de datos.

1.1) Diferenciación sexual

La calandria no presenta dimorfismo sexual evidente, por lo que, en los primeros días de incubación, capturamos a los adultos con redes de niebla para individualizarlos a través de anillos. Como los anillos de colores no siempre resultan visibles a distancia, aplicamos una tintura decolorante de cabello no tóxico en la cabeza y alas con un pincel, generando marcas de distinto tamaño y forma que permitieran la identificación visual, siguiendo el método de Gloag y col. (2014) (Fig. 1). Las marcas permanecieron visibles hasta la muda siguiente, y ningún adulto fue depredado tras ser marcado.



Fig. 1 – Identificación de adultos: aplicación de marcas diferenciales en cabeza y alas con tintura decolorante no tóxica, junto con anillado mediante combinación única de colores y anillo metálico.

Los adultos fueron anillados con combinaciones únicas de anillos metálicos y de colores, y se tomaron muestras de sangre para determinar su sexo a través de un análisis genético mediante la amplificación de un intrón, cuyo tamaño varía según el sexo, dentro del gen CHD localizado en los cromosomas sexuales de las aves (Ellegren, 1996). Se extrajeron 20–30 μ l de sangre de la vena braquial con una aguja 31G, recolectándola con capilares heparinizados. Inmediatamente, se mezcló con buffer de lisis (100 mM Tris pH 8, 10 mM NaCl, 100 mM EDTA, 2% SDS) y se conservó en tubos Eppendorf para su posterior análisis en laboratorio.

La extracción de ADN se realizó siguiendo el protocolo estándar de Miller y col. (1988), y la amplificación por PCR con primers P2 y P8 (Griffiths y col. 1998). La reacción se realizó en un volumen de 10 µl, con 50–100 ng de ADN templado, 0.5 µM de cada primer, 0.25 mM de cada dNTP, 2.5 mM de MgCl₂ y 0.25 µl de Taq polimerasa Invitrogen. La temperatura de annealing fue de 50°C y se realizaron 30 ciclos. La presencia de una sola banda indicó que la muestra provenía de un macho (ZZ) y dos bandas indicaron que provenía de una hembra (ZW).

En total se lograron marcar a 18 parejas durante las temporadas 2021 y 2022. Con marcar 1 solo individuo fue suficiente para poder diferenciarlos en las filmaciones. Por ello, en 16 casos se marcó solo uno de ellos mientras que en 2 casos donde ambos cayeron en la red, se marcaron a ambos miembros (Fig. 1, Fig. 2).

2) Evaluación de la neofobia

Para evaluar la neofobia de las calandrias nos basamos en el ensayo clásico de Greenberg (1983, 1984), y lo analizamos durante el periodo de pichones. Cuando los pichones tenían entre 3 y 5 días de edad, colocamos un comedero (de 10 cm de diámetro) a unos 30 cm del nido, con cinco larvas de *Tenebrio molitor*. El comedero fue colocado con un ángulo de inclinación levemente descendente respecto al nido para facilitar su visibilidad desde el mismo, por parte de las calandrias, de modo que los adultos pudieran detectarlo visualmente incluso si no se acercaban a él. Las sesiones duraron 30 minutos y fueron registradas en video con una cámara GoPro Hero 3 montada en un brazo extensible sobre una rama distinta a la del contenedor. Registramos si las calandrias se acercaban y se alimentaban (Fig. 2). El procedimiento se repitió durante 2 días consecutivos para permitir la familiarización con el comedero. En el tercer día, se realizó el test de neofobia: junto a los tenebrios, se introdujo también un objeto cilíndrico novedoso de 3 cm de diámetro, pintado con colores llamativos (Fig. 1, Fig. 3), que fue retirado al finalizar la sesión. Las sesiones se realizaron entre las 15:00 y las 17:00 h, y tanto el comedero como el trípode con la cámara permanecieron fijos durante los tres días. Los tenebrios que no habían sido consumidos por las calandrias se retiraban al finalizar la sesión.



Fig. 2 – Calandria grande (*Mimus saturninus*) interactuando con el comedero experimental colocado cerca del nido. Arriba: individuo identificado por tinción; Abajo: individuo sin tinción.

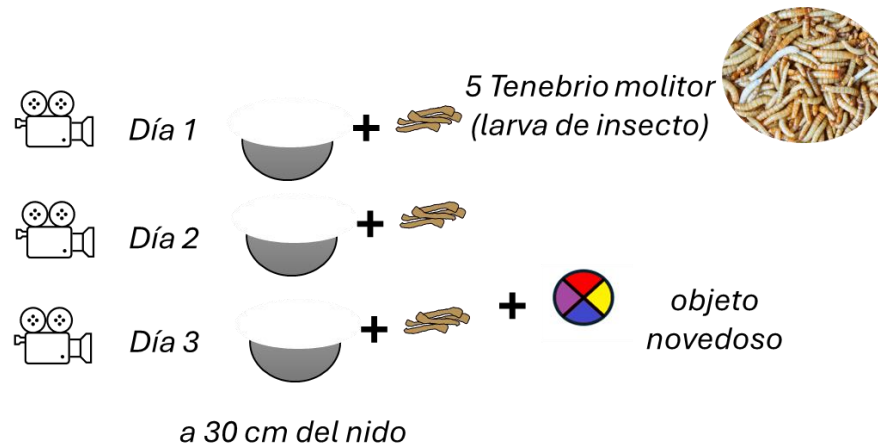


Fig. 3 – A. Esquema del experimento de evaluación de la neofobia en calandrias con los elementos de cada día. B. Calandria grande (*Mimus saturninus*) aproximándose al comedero experimental ubicado a 30 cm del nido, durante la evaluación de neofobia en el día 3 con el objeto novedoso.

Durante cada sesión registramos si los adultos regresaban al nido, el tiempo que tardaban en hacerlo y si interactuaban con el comedero (1) o no (0) (definida como variable binaria “**InteracciónObjeto**”) (Tabla 1). La latencia se definió como el tiempo transcurrido entre la llegada del ave al nido y el momento en que ocurre el primer contacto o interacción con el comedero. El criterio de contacto abarcó tanto el picoteo al comedero/objeto novedoso como el inicio de la ingesta de los tenebrios. Se optó por este criterio amplio de 'interacción' ante la baja ocurrencia de la conducta de alimentarse en condiciones del objeto novedoso. Si después de 20 minutos no ocurría interacción, la prueba se daba por concluida y se asignaba el valor de latencia máxima (1200 s) y estado 0 para la variable binaria InteracciónObjeto.

A partir de estas variables construimos dos índices de neofobia. Como **Índice de Neofobia I** se utilizó, para el día 3, el tiempo transcurrido desde que el ave llega al nido hasta que interactuaba con el comedero (que contenía el objeto novedoso) (Tabla 1). Se excluyeron de los análisis las parejas que no regresaron al nido durante la sesión para asegurar que todas hubiesen visto el objeto novedoso ($n = 14$ de un total de 18 iniciales).

El **Índice de Neofobia II** se calculó como la diferencia entre la latencia del día 3 (con objeto novedoso) y la del día 2 (sin objeto novedoso) (Tabla 1). Este índice refleja el cambio en el tiempo de acercamiento al comedero debido a la presencia del objeto novedoso. Para esta variable solo se utilizaron individuos que habían sido filmados acercándose al comedero en ambos días ($n = 6$). Si bien este índice es más preciso, el tamaño muestral reducido disminuye su potencia estadística.

3) Experimentos de aversión al riesgo

Para medir la aversión al riesgo/agresividad realizamos dos experimentos.

En el primero que se denominó “Retorno luego de perturbación humana”, donde medimos la latencia en regresar al nido luego de que el investigador (percibido como potencial depredador) se alejaba del nido luego de haber permanecido cerca del mismo por aproximadamente 5 minutos (se realizó en día 2 del experimento con tenebrios al tener la cámara ya instalada en el nido y ser un día de habituación al comedero). Se midió si alguno de los miembros de la pareja volvió al nido (1) o no (0) durante la sesión de 30 minutos (variable abreviada como “**RetornoPerturbaciónHumana**”) (Tabla 1). Además, se estimó el tiempo que transcurría entre el inicio de la sesión (momento en que el investigador se aleja) y el momento en que la calandria volvía al nido (latencia de retorno al nido tras la instalación del dispositivo experimental, abreviada como “**Latencia RetornoPerturbaciónHumana**”) (Tabla 1). Si luego de 30 minutos, la calandria no se acercaba al comedero, el experimento se daba por finalizado y se le asignaba el valor de latencia máxima (1800 segundos) y estado 0 para la variable “RetornoPerturbaciónHumana” que significa que no volvió al nido.

En el segundo experimento, que se denominó “Defensa frente a modelo depredador” se presentó un modelo taxidermizado de chimango (*Daptrius chimango*) (Fig. 4). Esta especie se trata de un ave depredadora oportunista conocida por incluir huevos y pichones en su dieta y ha sido confirmada como depredadora de nidos de Calandria en el sitio de estudio (Herman

y col. 2023). El modelo se colocó a aproximadamente 1 metro del nido, sobre una rama externa del árbol del nido. Para evitar pseudorreplicación se utilizaron distintos modelos de Chimango. La sesión experimental duró 600 segundos (10 minutos) y fue filmada con una cámara Sony sobre un trípode con camuflaje ubicada a 2 metros del árbol. El observador se ocultó a 50 metros de distancia del nido, bajo una manta camuflada para realizar una observación con binoculares 10x42, que fue registrada a través de un grabador de voz. Ni la cámara ni el observador afectaron el comportamiento de las aves. El experimento se realizó cuando los pichones tenían entre 3 y 4 días de edad. En los casos en que fue posible, los miembros de la pareja fueron identificados a través de sus marcas para determinar diferencias sexuales en los comportamientos.

Se registró si alguno de los individuos volvía durante la sesión al árbol del nido en el que se encontraba el modelo de depredador (1: si vuelve, 0: no vuelve) (variable abreviada como “**RetornoÁrbolNido**”) (Tabla 1). Se contabilizó el tiempo que transcurría entre el inicio de la sesión (cuando el investigador se aleja del árbol posterior a la colocación del chimango y seteo de la cámara) y el momento en que la calandria vuelve al árbol del nido (“**Latencia RetornoÁrbolNido**”) (Tabla 1). Si luego de 10 minutos la calandria no volvía al árbol del nido, el experimento se daba por finalizado y se le asignaba el valor de latencia máxima (600 segundos) y estado 0 para la variable “RetornoÁrbolNido” que significa que no volvió al árbol del nido (Tabla 1).

Se registró también si el individuo se acerca a menos de 50 cm del modelo del depredador (1: si se acerca, 0: no se acerca) (variable abreviada como “**AcercamientoDepredador**”) (Tabla 1). Se contabilizó el tiempo que transcurría entre que el individuo volvía al árbol del nido y el momento en que se acercaba a menos de 50 cm del modelo de depredador (“**Índice de Aversión**”) (Tabla 1). Se utilizaron solo aquellos casos que volvieron efectivamente al árbol del nido ($\text{RetornoÁrbolNido} = 1$). Es decir, este índice representa el tiempo transcurrido desde la llegada al árbol hasta el acercamiento (o hasta el fin del ensayo si el ave no se acercaba). Para asegurar comparabilidad y que todos los individuos tuvieran la misma ventana de observación posterior a la llegada al árbol, redefinimos la duración de la sesión a 300 s. Este valor (300 s) corresponde al máximo tiempo común que estuvo disponible para todos los individuos que llegaron al árbol (el individuo que más tiempo tardó entre que llegó

al árbol hasta el final del experimento, lo hizo a los 300 segundos, por lo que pudo ser observado por otros 300 segundos). También se calculó el tiempo total a menos de 50 cm del depredador (variable abreviada como “**Tiempo CercaDepredador**”). Dado que los ataques directos y vuelos rasantes fueron muy poco frecuentes, no se tuvieron en cuenta como variables.

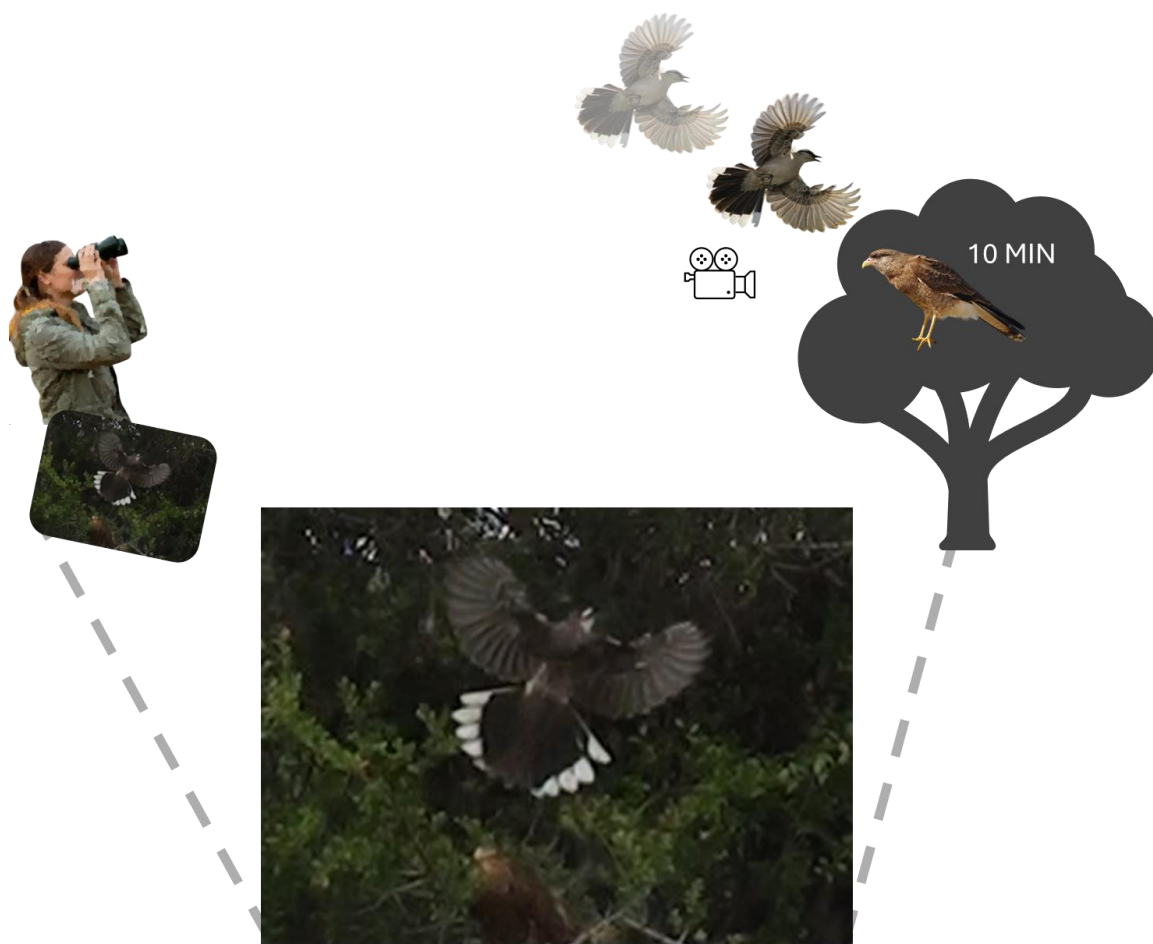


Fig. 4 – Esquema del experimento con modelo del depredador Chimango.

Antes de los ensayos se midieron las distancias entre el nido y ramas cercanas para estimar con precisión el tiempo que pasan a menos de 50 cm del depredador. Se midió la información de los dos individuos de la pareja.

Todas las observaciones fueron realizadas por la misma persona (MRJ). No se recolectaron datos durante días de lluvia o viento fuerte.

Tabla 1 – Resumen de las distintas variables representativas y utilizadas en los análisis, de los dos rasgos comportamentales: neofobia y aversión al riesgo

<u>Contexto</u>		<u>Nombre Variable, tipo</u>	<u>Descripción</u>	<u>Criterio de inclusión</u>
Neofobia		InteracciónObjeto, binaria	Interactúa (1) o no (0) con el comedero en día 3 (con objeto novedoso)	Ninguno
		Índice de Neofobia I, continua	Tiempo transcurrido desde que el ave llega al nido hasta que interactúa con el comedero en día 3	Tiene que haber vuelto al nido
		Índice de Neofobia II, continua	La resta entre el tiempo transcurrido desde que el ave llega al nido hasta que interactúa con el comedero en día 3 menos el tiempo en el día 2 (sin objeto novedoso)	Tiene que haber vuelto al nido e interactuado con comedero en día 2 y 3, siendo además el mismo individuo
Aversión	Retorno luego de perturbación humana	RetornoPerturbaciónHumana, binaria	Vuelve al nido (1) o no (0) luego de la perturbación humana	Ninguno
		Latencia_RetornoPerturbaciónHumana, continua	Tiempo transcurrido desde inicio de sesión hasta que vuelve al nido. Si no vuelve, se asigna latencia máxima 1800 s.	Ninguno
	Frente a modelo depredador	RetornoÁrbolNido, binaria	Vuelve al árbol del nido con el modelo depredador (1) o no vuelve (0).	Ninguno
		Latencia_RetornoÁrbolNido, continua	Tiempo transcurrido desde el inicio del experimento hasta que vuelve al árbol del nido. Si no vuelve, latencia máxima = 600 s.	Ninguno

		Índice de Aversión, continua	Tiempo transcurrido desde que el ave llega al árbol del nido hasta que se acerca a menos de 50 cm del modelo depredador. Si no se acerca al modelo, Índice de Aversión = 300 s.	Tiene que haber vuelto al árbol del nido.
		Tiempo_CercaDepredador, continua	Tiempo total a menos de 50 cm del modelo de depredador	Tiene que haber vuelto al árbol del nido.

4) Análisis estadísticos

Para evaluar la relación entre las variables comportamentales y el éxito de los nidos se emplearon modelos de Cox mixtos (Therneau, 2024). Este tipo de modelos resulta adecuado porque permite incorporar datos censurados, es decir, aquellos casos en los que la latencia alcanza el valor máximo registrado. De este modo, se consideraron simultáneamente las variables binarias asociadas al destino del nido (depredado/no depredado) y las latencias para cada experimento. El éxito del nido se trató como un “tratamiento”, distinguiendo entre nidos depredados y no depredados (exitosos), y la variable respuesta fue la latencia junto con la variable binaria (1/0).

Todas las variables fueron analizadas mediante modelos de Cox mixtos, incluyendo la temporada reproductiva como efecto aleatorio. Además, en todos los modelos se incorporó el tamaño de la nidada como covariable (Regelmann y Curio, 1983)..

Para los análisis que relacionan las variables comportamentales con el éxito del nido y la neofobia o aversión al riesgo de la pareja, se utilizó únicamente al primer individuo en reaccionar, de manera de medir la primera acción frente a un posible depredador y evitar utilizar al segundo individuo que puede estar sesgado por la acción del primero (Liker y Bokoni 2009, y Danel y col. 2024).

5) Análisis multivariados

Para analizar la relación entre la neofobia y la aversión al riesgo, se utilizaron análisis multivariados. Se realizó únicamente con aquellos individuos de los que se contaba con la información de todas las variables ($n = 13$).

Se realizó un Análisis de Componentes Principales (Principal Components Analysis, PCA) para las variables continuas (Nichols, 1977). Las variables fueron previamente estandarizadas (centradas en la media y escaladas a desviación estándar uno). Adicionalmente, se realizó un Análisis de Correspondencias Múltiples (MCA) para las variables categóricas o binarias del estudio. El MCA es la técnica más adecuada para explorar patrones de asociación entre variables de este tipo (Greenace y Basius, 2006).

Estos análisis permitieron reducir la dimensionalidad de los datos y sintetizar los principales ejes de variación conductual.

6) Análisis del sexo

Para determinar si el sexo tenía una influencia sobre los rasgos comportamentales, para las variables mencionadas en Tabla 1, también se midieron para ambos miembros de la pareja (Regelmann y Curio, 1983).

Resultados

1) Éxito del nido y neofobia

Respecto al índice de neofobia I, nuestros resultados mostraron que los individuos de nidos que fueron depredados mostraron una latencia similar al interactuar con el objeto novedoso en comparación con los individuos de nidos exitosos (no depredados) (Modelo de Cox, $\beta = -1.776$, $P=0.120$, $n=14$, Fig. 5, latencia promedio para nidos depredados: 630 ± 364 segundos, latencia promedio para nidos exitosos: 732 ± 146 segundos). Además, el 50% de las parejas en nidos depredados (2 de 4) no interactuó con el objeto novedoso durante los 20 minutos de observación, mientras que sólo el 30% de las parejas de los nidos exitosos (3 de 10) no interactuó. Por otro lado, se encontró una relación positiva significativa entre la latencia a acercarse al objeto novedoso (Índice de Neofobia I) y el tamaño de la nidada ($\beta = 1.108$, $P = 0.017$). Es decir, las parejas resultaron más neofóbicas en nidos de mayor cantidad de pichones.

Respecto al Índice de Neofobia II, tampoco se encontró una relación significativa con el éxito del nido ($\beta = -3.420$, $P=0.100$, $n=6$). Por otro lado, no hubo relación significativa entre el Índice de Neofobia II y el tamaño de la nidada ($\beta = -0.442$, $P = 0.700$).

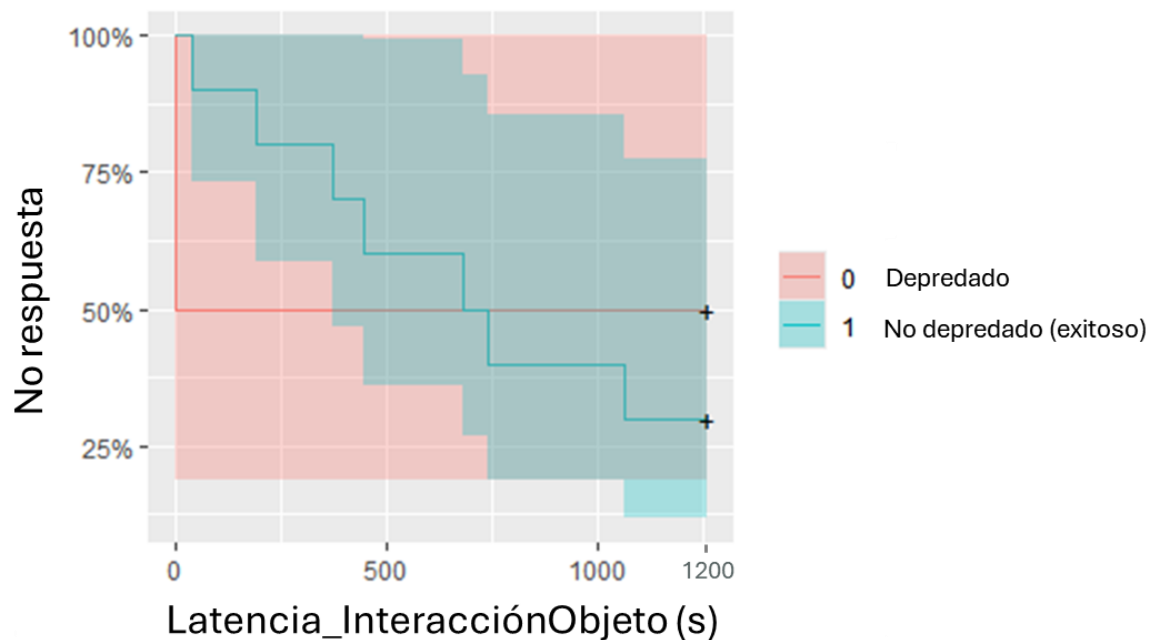


Fig. 5 - Curvas de Kaplan–Meier que muestran la latencia (Latencia_InteracciónObjeto) (en segundos) en relación con el éxito de los nidos (1/0). Las curvas representan la proporción de parejas que no interaccionan con el objeto novedoso en función del tiempo transcurrido desde que el individuo regresó al nido (n = 14 parejas).

2) Éxito del nido y aversión al riesgo

2.1.) Perturbación humana

Nuestros resultados mostraron que los individuos de nidos que fueron depredados presentaron mayores latencias para regresar al nido después de que el investigador se retirara (perturbación humana), en comparación con los individuos de nidos exitosos ($P = 0.048$, $n = 18$; Fig. 8, latencia promedio en nidos depredados: 1047 segundos, latencia promedio en nidos exitosos: 630 segundos). Además, el 50% de las parejas de nidos depredados (4 de 8) no regresaron al nido en los 30 minutos de observación, mientras que todas los individuos de parejas de los nidos exitosos regresó, (10 de 10) después de la perturbación. Por otro lado, no hubo asociación entre la latencia a regresar al nido y el tamaño de la nidada ($\beta = -0.150$, $P = 0.656$).

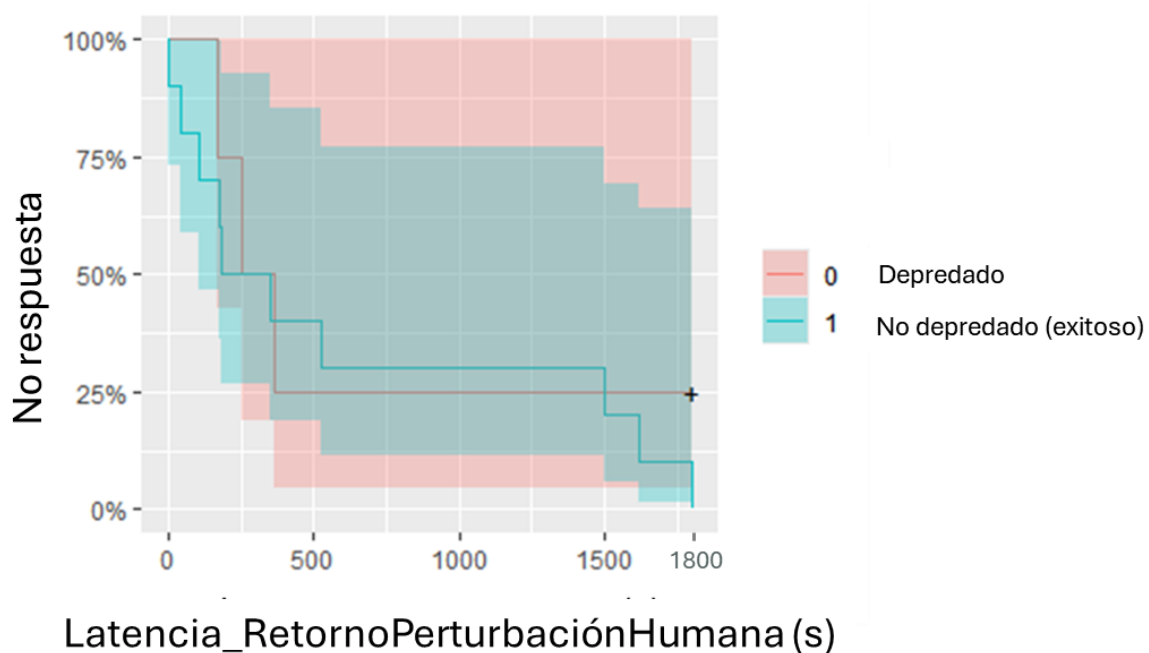


Fig. 8 - Curvas de Kaplan–Meier que muestran la latencia (Latencia_RetornoPerturbaciónHumana) (en segundos) en relación con el éxito de los nidos (1/0). Las curvas representan la proporción de parejas que no regresan al nido después de que el investigador se aleja del mismo, en función del tiempo transcurrido desde el inicio del experimento (n = 18 parejas).

2.2.) Modelo de depredador

2.2.1.) Latencia de Retorno al Árbol del Nido

Nuestros resultados mostraron que la latencia para regresar al árbol del nido durante el experimento con el modelo de depredador no difirió significativamente entre individuos de nidos exitosos y depredados (Modelo de Coxme, $\beta_{\text{no depredado}} = 0.189$, $P = 0.768$, $n = 14$; Fig. 6, latencia promedio para los nidos depredados: 136 segundos, latencia promedio para los nidos exitosos: 177 segundos). El 17% de los nidos depredados (1 de 6) no regresaron dentro del período de observación (30 minutos) mientras que el 12.5% de los nidos exitosos (1 de 8) no lo hicieron. Por otro lado, no hubo asociación entre la latencia regresar al árbol del nido durante el experimento con el modelo de depredador y el tamaño de la nidada ($\beta = -0.692$, $P = 0.073$).

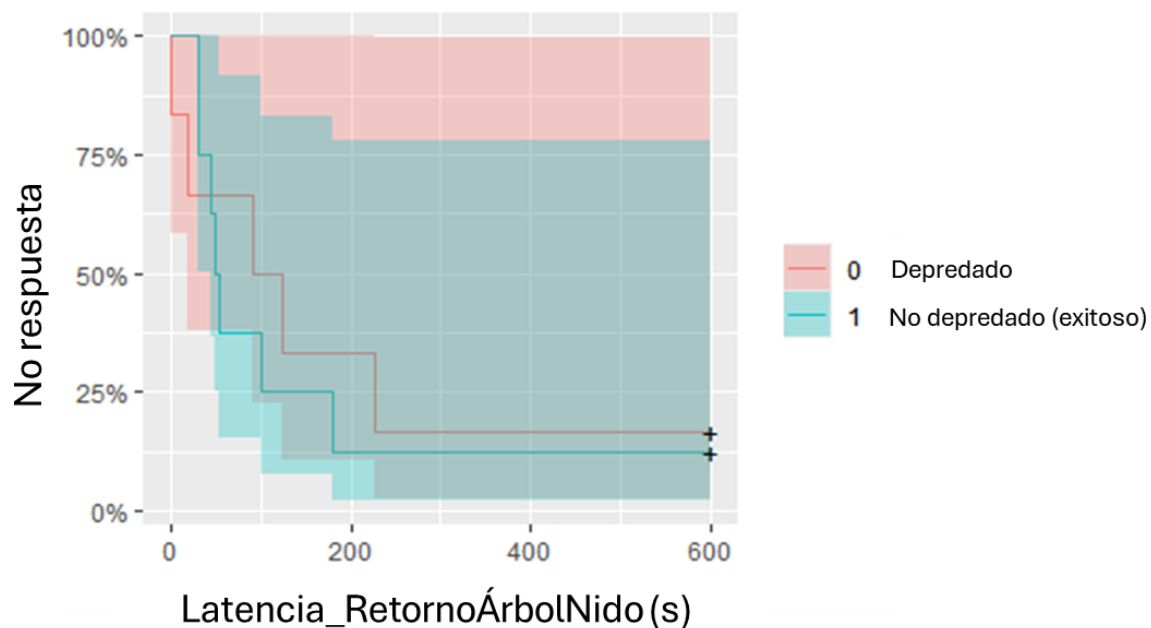


Fig. 6 - Curvas de Kaplan–Meier que muestran la Latencia_RetornoÁrbolNido (en segundos) en relación al éxito de los nidos (1/0). Las curvas representan la proporción de parejas que no regresan al árbol del nido ante el modelo de depredador, en función del tiempo transcurrido desde el inicio del experimento (n = 14 parejas).

2.2.2.) Latencia a acercarse al modelo depredador a menos de 50 cm

Se observó que luego que llegaron al árbol del nido, los individuos de nidos exitosos se acercaron más rápidamente al modelo del depredador que aquellos de nidos depredados (Modelo de Coxme, $\beta_{\text{no depredado}} = 1.996$, $P = 0.025$, $n = 14$; Fig. 7, latencia promedio para los nidos depredados: 252 segundos, latencia promedio para los nidos exitosos: 83 segundos). El 79% de los nidos depredados no se acercaron al modelo (7 de 8 nidos) mientras que solamente el 12.5% de los nidos exitosos no se acercaron (2 de 6 nidos). Por otro lado, no hubo asociación entre la latencia a acercarse al modelo y el tamaño de la nidada ($\beta = 0.351$, $P = 0.34$).

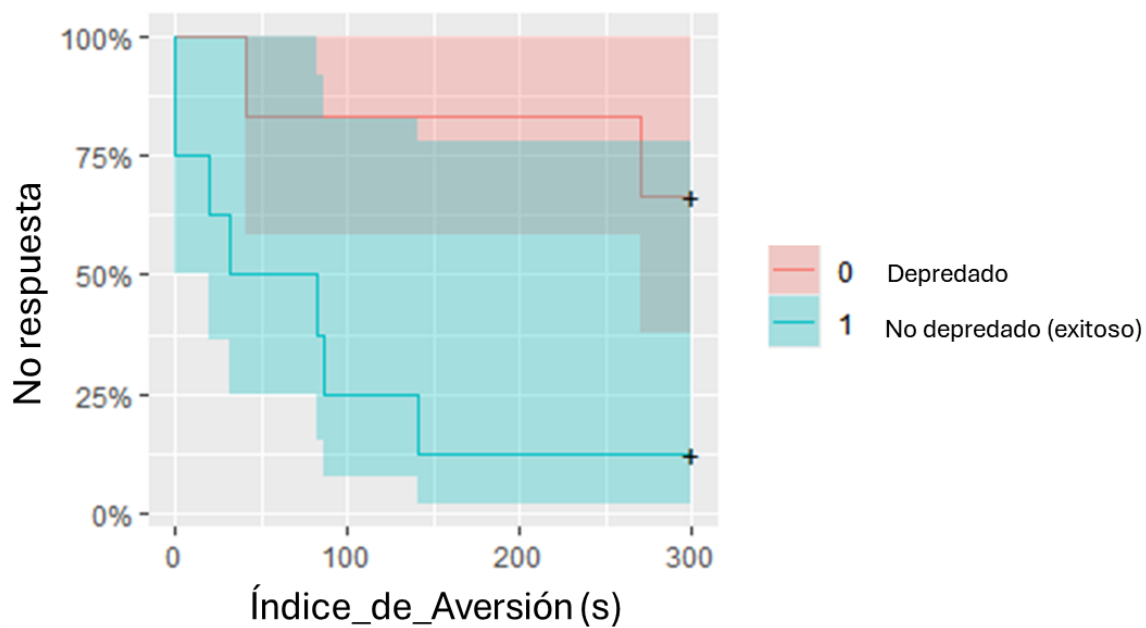


Fig. 7 - Curvas de Kaplan–Meier que muestran el índice de Aversión (la latencia desde que vuelve al árbol del nido hasta que se acerca a menos de 50 cm del modelo de depredador, en segundos) en relación con el éxito de los nidos (1/0). Las curvas representan la proporción de parejas que no se acercan a menos de 50 cm del modelo de depredador, en función del tiempo transcurrido desde que llegan al árbol del nido (n = 14 parejas).

2.2.3.) Tiempo transcurrido a menos de 50 cm del modelo depredador

En cuanto al tiempo total transcurrido a menos de 50 cm del modelo de depredador (Tiempo_CercaDepredador), no se encontraron diferencias significativas entre individuos de nidos exitosos y depredados (GLMM Distribución Gamma, $\beta_{\text{no depredado}} = 0.207$, $P = 0.841$, $n = 14$, tiempo cerca del depredador para los nidos depredados: 47 segundos, tiempo cerca del depredador para los nidos exitosos: 69 segundos). Por otro lado, no hubo asociación entre el tiempo a menos de 50 cm del modelo de depredador y el tamaño de la nidada ($\beta = 1.0363$, $P = 0.272$).

3) Relación entre neofobia y aversión al riesgo

Se realizó un análisis de MCA y PCA en los individuos de los que se contaba con información de ambas variables: de neofobia y de aversión ($n = 13$, de manera de ver si existe alguna agrupación entre diferentes rasgos comportamentales como también si las variables de aversión medidas de diferente manera, se orientan en el mismo sentido.

Se exploró la relación entre las variables de comportamiento mediante un MCA que incluyó las variables categóricas o binarias de la Tabla 1 (Fig. 9A). Los dos primeros ejes explicaron el 80.4% de la varianza (Dimensión 1 = 56.7%, Dimensión 2 = 23.7%). La Dimensión 1 separó mayoritariamente a los individuos según su aversión donde las 3 variables de este rasgo comportamental tuvieron direcciones similares, siendo RetornoPerturbaciónHumana medida en un contexto diferente de las otras dos que fueron estimadas en el experimento con el modelo depredador. La Dimensión 2 estuvo casi exclusivamente definida por la Interacción con el Objeto novedoso.

En un segundo análisis, se exploró la relación entre las variables continuas de comportamiento de la Tabla 1 mediante un PCA. Los dos primeros componentes principales (PC1 y PC2) explicaron en conjunto una menor variabilidad que el análisis anterior: el 69.8% de la varianza total de los datos (PC1 = 46.6%, PC2 = 23.2%; Fig. 9B).

La Latencia_RetornoÁrbolNido y el tiempo que tarda en acercarse al modelo depredador (Índice de Aversión) tienen vectores en casi la misma dirección. No todas las variables de aversión se direccionaron en el mismo sentido ya que en esta segunda figura Latencia_RetornoPerturbaciónHumana no se agrupó con las otras variables de aversión al riesgo como Latencia_RetornoÁrbolNido y el Índice_de_Aversión.

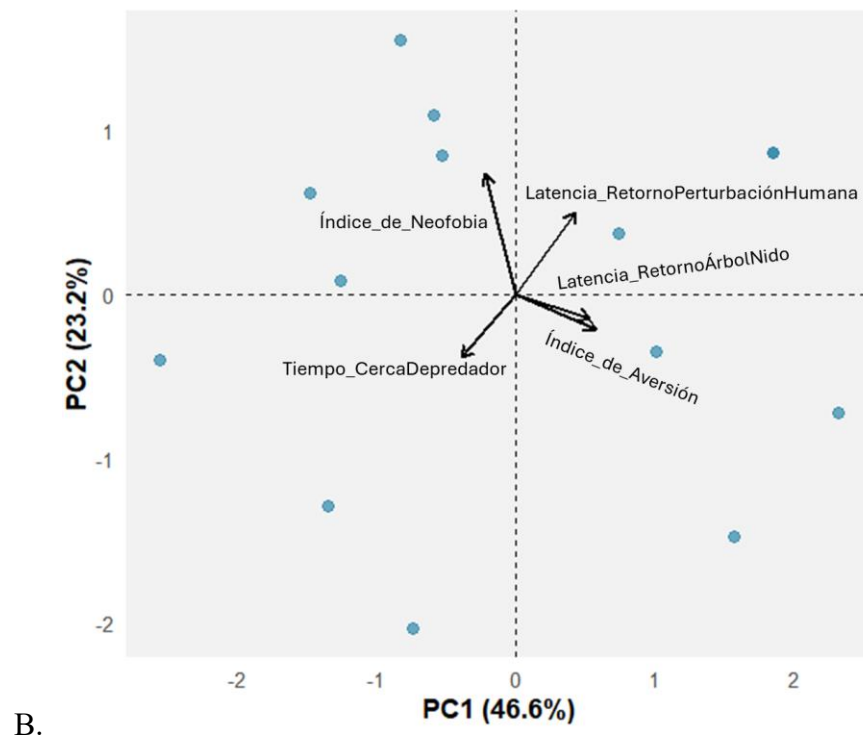
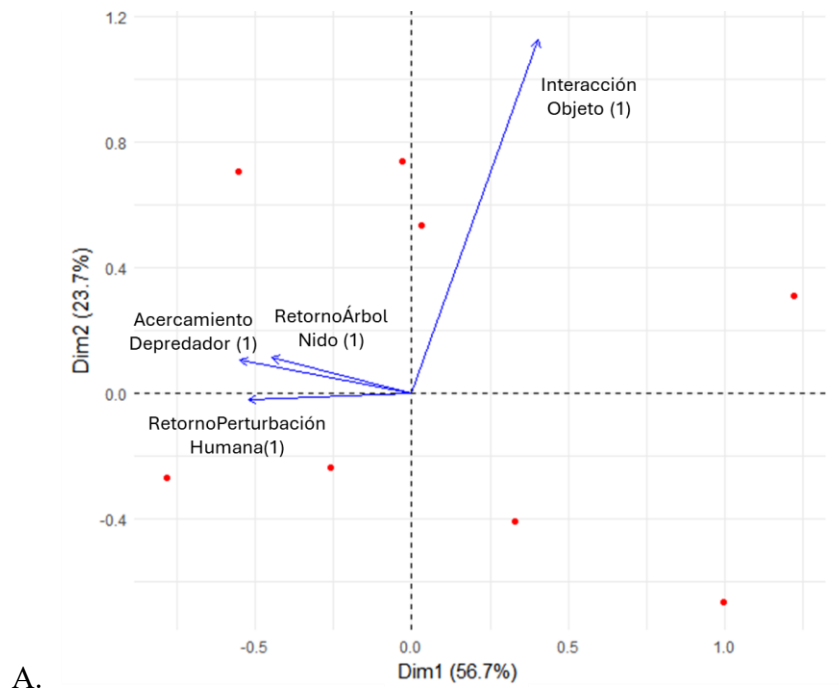


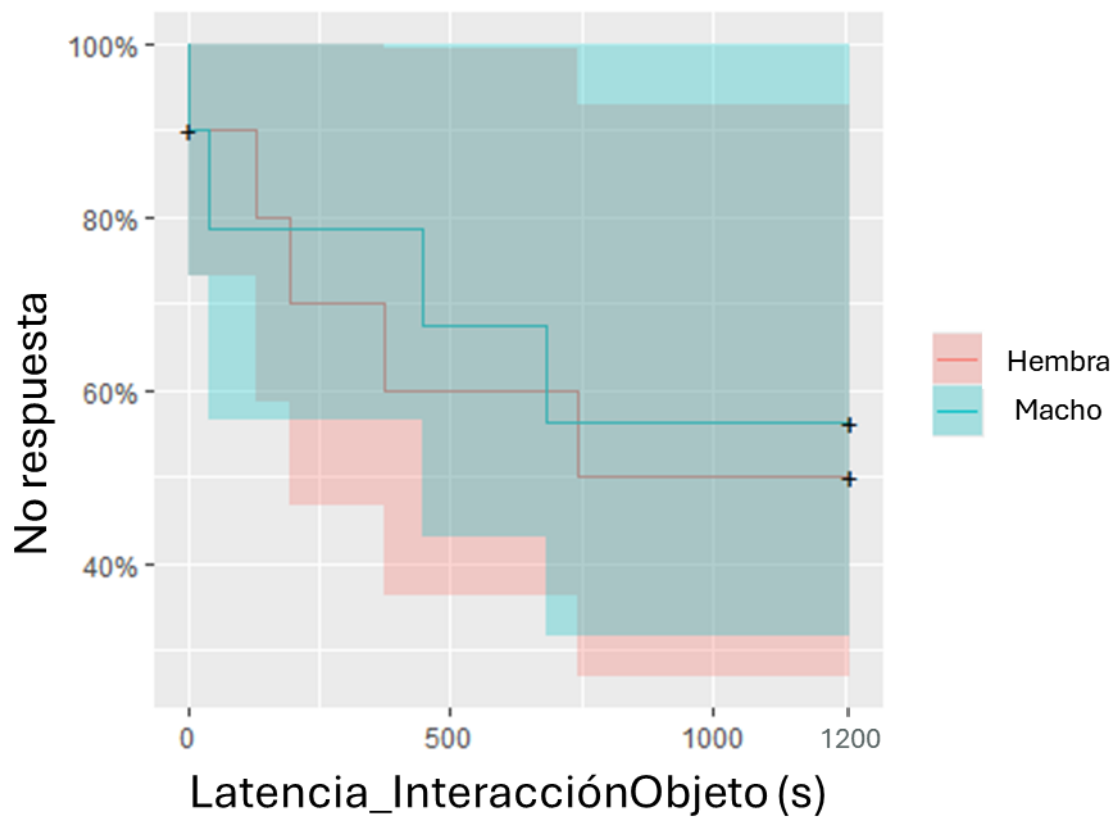
Fig. 9 - Análisis multivariado de los rasgos de comportamiento de los individuos de los que se contaba con toda la información (n = 13). A. Análisis de Correspondencias Múltiples

(MCA) para las variables binarias (1/0). B. Análisis de Componentes Principales (PCA) para las variables continuas (tiempos y latencias).

4) Análisis por sexo

4.1) Variables de neofobia y sexo

Se investigó si existían diferencias en la latencia para acercarse a un objeto novedoso entre machos y hembras (Índice de Neofobia I). Los resultados del análisis no revelaron diferencias significativas en esta variable entre ambos sexos ($\beta_{\text{macho}} = 0.170$, $P = 0.810$, $n = 20$ individuos, 10 hembras, 10 machos, Fig. 10).



con el objeto novedoso en función del tiempo transcurrido desde que el adulto regresó al nido (n = 20 individuos).

4.2) Variables de aversión al riesgo y sexo

4.2.1.) Modelo de depredador

4.2.1.1.) Latencia de retorno al árbol del nido

Respecto a la latencia en volver al árbol del nido, las hembras (n=10) volvieron en un menor tiempo que los machos ($\beta_{\text{macho}} = -1.895$, $P = 0.003$, n hembras= 10, n machos = 10), Fig. 11, latencia promedio en hembras: 130 seg., latencia promedio en machos: 438 seg.).

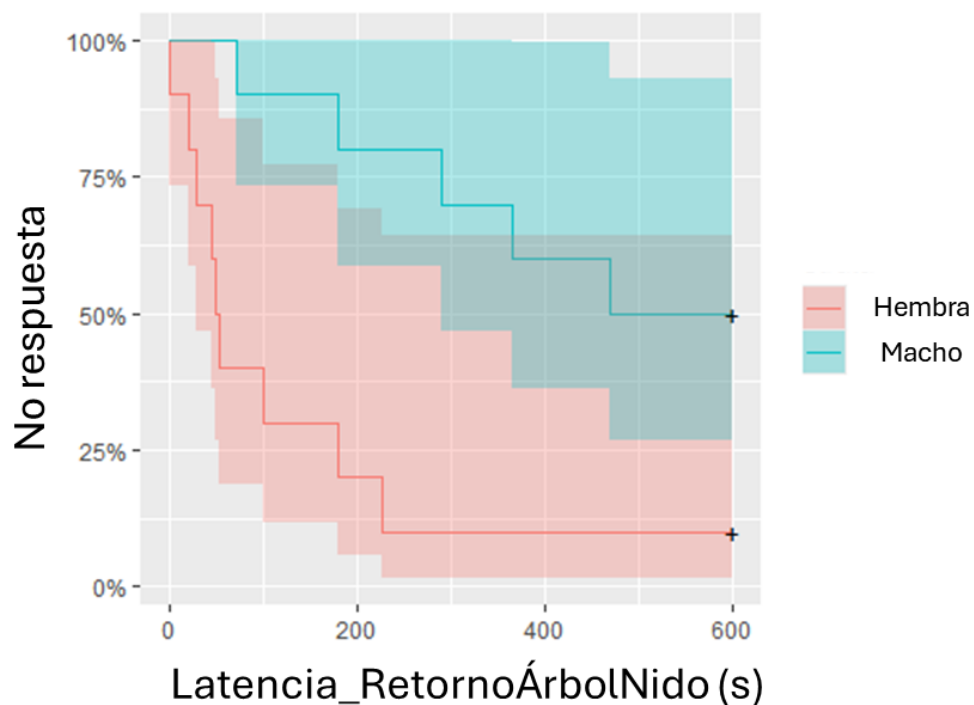


Fig. 11 - Curvas de Kaplan-Meier que muestran la latencia en volver al árbol del nido (Latencia_RetornoÁrbolNido) (en segundos) de machos (n= 10) y hembras (n = 10), para la latencia en volver al árbol del nido. Las curvas representan la proporción de individuos que no vuelven al árbol del nido en función del tiempo transcurrido desde el inicio del experimento (n = 20 individuos).

4.2.1.2.) Latencia a acercarse a menos de 50 cm del modelo depredador

Respecto a la latencia en acercarse al modelo de depredador (Latencia_AcercamientoDepredador), no resultó significativa la diferencia entre sexos ($\beta_{\text{macho}} = -0.541$, $P = 0.394$, $n=12$) aunque visualmente se puede ver una tendencia de las hembras a acercarse más rápidamente (Fig. 12).

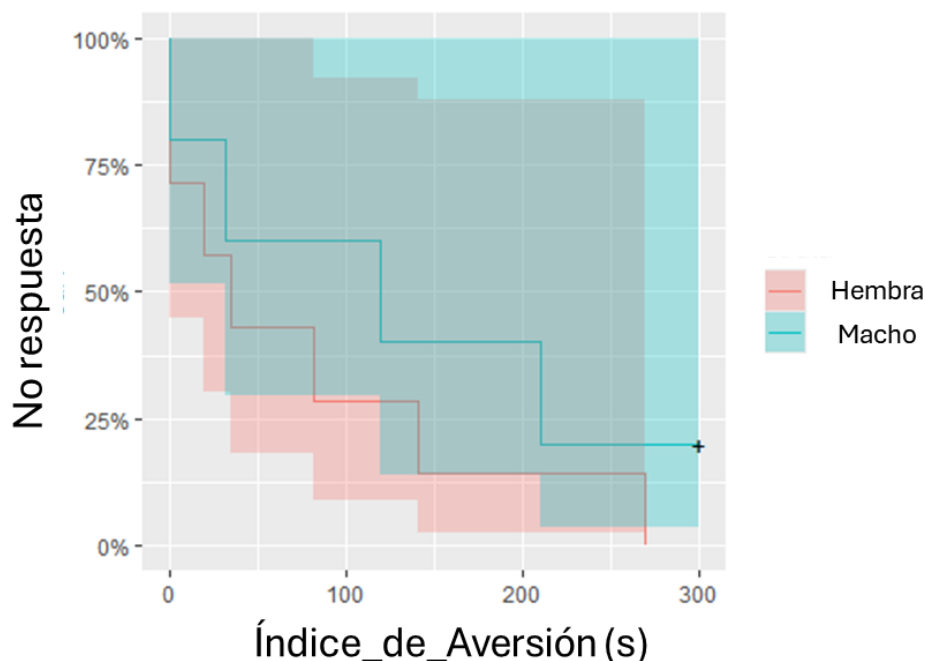


Fig. 12 - Curvas de Kaplan-Meier que muestran el índice de Aversión (la latencia desde que vuelve al árbol del nido hasta que se acerca a menos de 50 cm del modelo de depredador) (en segundos) de machos (n = 5) y hembras (n = 7). Las curvas representan la proporción de individuos que no se acercan al modelo depredador en función del tiempo desde que vuelve al árbol del nido (n = 12 individuos).

4.1.1.3.) Tiempo transcurrido a menos de 50 cm del modelo depredador

Respecto al tiempo cerca del modelo de depredador (Tiempo_CercaDepredador), no resultó significativa la diferencia entre sexos ($\beta_{\text{macho}} = -29.00$, $P = 0.241$, $n=20$, 10 hembras y 10 machos).

4.3.) Perturbación humana

Se evaluó si la latencia al regresar al nido (Latencia_RetornoPerturbaciónHumana) luego de que el investigador se alejaba del mismo, variaba según el sexo. El análisis no arrojó diferencias significativas entre sexos ($\beta_{\text{macho}} = -0.1069$, $P = 0.848$, $n = 28$, 14 hembras y 14 machos, Fig. 13).

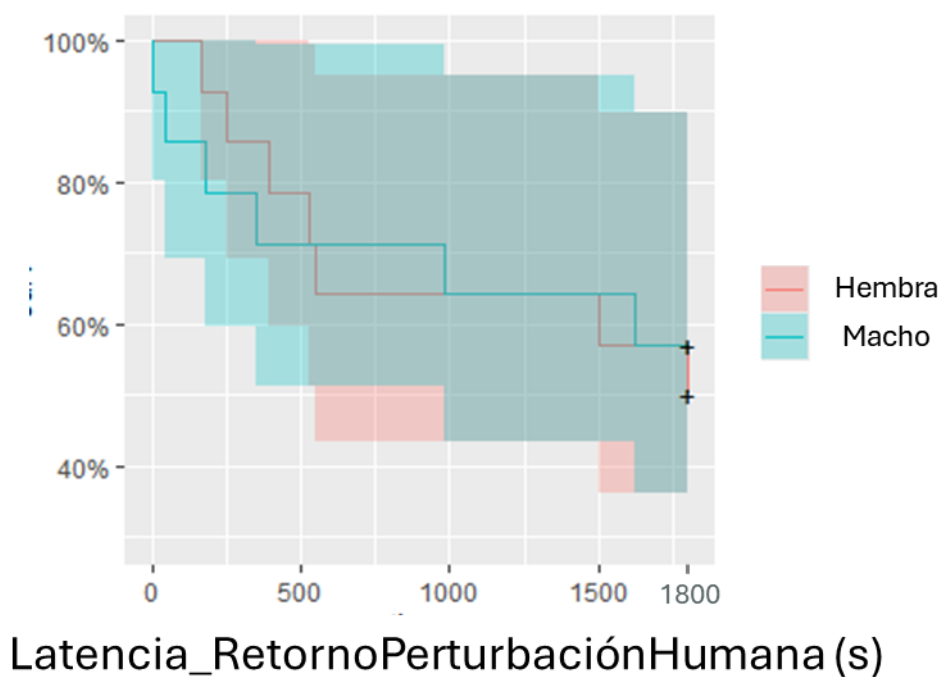


Fig. 13 - Curvas de Kaplan-Meier que muestran la latencia a volver al nido (Latencia_RetornoPerturbaciónHumana) (en segundos) de machos (n = 14) y hembras (n = 14). Las curvas representan la proporción de individuos sin volver al nido en función del tiempo desde el inicio del experimento (n = 28 individuos).

Discusión

Nuestros resultados aportan evidencia novedosa sobre la relación entre los rasgos comportamentales de aversión al riesgo y neofobia en parejas de Calandria Grande y su éxito del nido en un entorno natural.

En primer lugar, encontramos una relación entre la menor aversión al riesgo y las parejas de nidos exitosos. Se vio que una mayor audacia (o una menor aversión al riesgo) está positivamente asociada con el éxito del nido en esta especie. Las parejas cuyos nidos resultaron no depredados (exitosos) tendieron a exhibir una menor latencia para retornar al árbol del nido luego de la perturbación humana y para aproximarse a un modelo de depredador, en comparación con aquellas parejas cuyos nidos fueron depredados. Este comportamiento más arriesgado podría traducirse en una vigilancia más efectiva del nido o en una defensa más activa y rápida frente a amenazas potenciales.

Este patrón de menor latencia en parejas exitosas se mantuvo consistentemente en dos contextos experimentales diferentes: la respuesta ante un modelo de depredador y la respuesta a la perturbación generada por la presencia del investigador cerca del nido. En ambos escenarios, las parejas de nidos exitosos no solo retornaron más rápidamente, sino que también lo hicieron en una proporción significativamente mayor dentro del período de observación. Curiosamente, no encontramos diferencias significativas en el tiempo total que las parejas pasaron cerca del modelo de depredador. Esto sugiere que la ventaja asociada al éxito del nido podría no residir en la persistencia o duración de la defensa en sí, sino más bien en la rapidez de la respuesta inicial ante la percepción de riesgo. Esta dimensión temporal de la toma de decisiones resalta la importancia de evaluar no solo la intensidad, sino también la latencia de las respuestas comportamentales.

En segundo lugar, contrario a lo esperado, la neofobia (medida como la latencia para interactuar con un objeto novedoso) no se asoció con el éxito del nido. Este resultado podría explicarse a la luz de la Hipótesis del Umbral de Neofobia. Dicha hipótesis postula que las especies con dietas generalistas, como la Calandria Grande, tienden a ser intrínsecamente menos neofóbicas que las especialistas (Miller y col 2024). En una especie con bajos niveles de neofobia a nivel poblacional, es probable que la variación individual en este rasgo no sea lo suficientemente pronunciada como para traducirse en diferencias significativas en la

supervivencia de la nidada, al menos bajo las presiones selectivas de nuestro entorno de estudio. De hecho, en un estudio de Echeverría y col. (2006) se observó, que al exponer a diferentes especies de aves a objetos novedosos, la Calandria Grande fue la única que mostró una respuesta neofílica, visitando los comederos con menor latencia en presencia de objetos nuevos.

Por otro lado, fue interesante ver que se encontró que las parejas resultaron significativamente más neofóbicas en nidos de mayor cantidad de pichones. Esto coincide con un estudio de Greggor y col. (2017), que encontraron que en la Grajilla Occidental (*Corvus monedula*), la neofobia parental no se asoció al éxito reproductivo, sino que estuvo más ligado a la tasa de aprovisionamiento y al tamaño de la nidada.

Nuestros análisis multivariados (PCA y MCA) no fueron a favor de nuestras predicciones y mostraron entonces que la aversión al riesgo y la neofobia constituyen dimensiones conductuales distintas en esta especie. Respecto a la aversión, algunas de las variables continuas relacionadas con la respuesta a amenazas (latencias de retorno ante el depredador y la perturbación humana Fig 9B) o todas las variables binarias (Acercamiento al Depredador, RetornoÁrbolNido 1 y Retorno PerturbaciónHumana Fig. 9A) se agruparon de manera similar, lo que muestra que la aversión fue consistente en diferentes contextos. En cambio, la respuesta al objeto novedoso, sea binaria o continua, se proyectó en una dirección diferente. Es decir, pareciera que la aversión estuviese operando de forma independiente a la neofobia. Esta disociación entre rasgos comportamentales ha sido documentada en otras aves y subraya la necesidad de evaluar múltiples comportamientos en contextos ecológicos relevantes para caracterizar la personalidad animal de forma precisa (Sih y col., 2004; Biondi y col., 2020).

Por ejemplo, en Carboneros Comunes, la neofobia y la exploración de entornos novedosos correlacionaron y formaron parte de un síndrome, pero no se relacionaron con el comportamiento de defensa del nido que se expresó de manera independiente a los otros rasgos de personalidad (Grunst y col., 2019).

Aunque no encontramos diferencias sexuales consistentes en la mayoría de las medidas, observamos que las hembras retornaron significativamente más rápido al árbol del nido que los machos. También se observó que las hembras eran en general las primeras en caer en las redes de niebla (Observación personal Rosario Jacoby, 2025). Este resultado contrasta con

estudios en *Mimus polyglottos*, donde los machos exhiben una defensa más intensa (Breitwisch, 1988). La interpretación de estos roles es compleja. Una posible explicación podría estar relacionada con el sistema de apareamiento; aunque las calandrias son socialmente monógamas, la dinámica de la paternidad extra-pareja podría estar explicando el resultado observado ya que, si la certeza de paternidad se reduce, puede suceder que los machos disminuyan el esfuerzo de defensa (Sheldon y Ellegren 1998). Sin embargo, Bodily y Neudorf (2004) han reportado bajas tasas de paternidad extra-pareja en la Calandria del Norte (*M. Polyglottos*), sugiriendo que otros factores podrían ser más relevantes. Además, la probabilidad de apareamientos extra-pareja también parecen estar influenciados por la personalidad de los individuos. Por ejemplo, Van Oers y col (2008) encontraron que las hembras del Carbonero Común eran más propensas a participar en copulas extra-pareja cuando su pareja social mostraba una personalidad similar a la suya. Por otro lado, las diferencias sexuales en el comportamiento de defensa podrían depender del tipo de amenaza y del contexto reproductivo así como también de la cercanía del individuo de cada sexo al nido en el momento de la amenaza (Požgayová y col., 2009; Cruz-Bernate, 2020, Herman, 2023).

Al analizar la defensa del nido, el tamaño de la nidada (número de pichones) se incluyó como covariable para controlar su posible influencia. Si bien un mayor número de crías podría sugerir una mayor inversión parental y, por lo tanto, una defensa más intensa, al considerarlo como covariable, observamos que los demás resultados principales se mantuvieron consistentes, lo que sugiere que los patrones de defensa observados no se explican principalmente por el tamaño de la nidada en sí.

Nuestro análisis se centró en la primera reacción de cada pareja para evitar sesgos de interacción entre parentales, pero futuras investigaciones podrían explorar la dinámica conjunta de ambos padres y cómo la coordinación de sus respuestas influye en el éxito del nido. Tampoco controlamos la edad, la condición corporal o los niveles hormonales de los adultos, variables que pueden modular la aversión al riesgo y la neofobia (Biondi y col. 2010; Baugh y col. 2017; Gudowska y col. 2021; Kelly y col. 2022; Miller y col. 2022). Asimismo, la motivación alimentaria previa podría afectar la interacción con objetos novedosos; un protocolo de ayuno controlado ayudaría a descartar posibles efectos de la saciedad. Sin

embargo, su implementación en condiciones de campo presenta la dificultad de alterar el entorno natural del modelo de estudio.

En conclusión, nuestros resultados aportan evidencia a la idea de que ciertos rasgos comportamentales pueden estar relacionados con el éxito del nido en las calandrias. A su vez, muestran que la neofobia y la aversión al riesgo no necesariamente se expresan de manera conjunta en un mismo individuo, al menos en las condiciones evaluadas.

A nivel de conservación, comprender cómo la variación individual en la toma de riesgos afecta la reproducción puede guiar estrategias de manejo de poblaciones, especialmente en ambientes alterados donde los depredadores y las perturbaciones humanas coexisten.

Consideramos fundamental, en futuras investigaciones, explorar estas dimensiones en contextos más amplios, utilizando medidas individuales repetidas y análisis de correlación conductual, para evaluar la posible existencia de síndromes conductuales estables en esta especie.

Referencias

- Andersson, M., Wiklund, C. G., y Rundgren, H. (1980). Parental defence of offspring: a model and an example. *Animal Behaviour*, 28(2), 536-542. [https://doi.org/10.1016/s0003-3472\(80\)80062-5](https://doi.org/10.1016/s0003-3472(80)80062-5)
- Archard, G. A., y Braithwaite, V. A. (2010). The importance of wild populations in studies of animal temperament. *Journal of Zoology*, 281(3), 149–160. <https://doi.org/10.1111/j.1469-a7998.2010.00714.x>
- Baugh, A. T., Senft, R. A., Firke, M., Lauder, A., Schroeder, J., Meddle, S. L., ... y Hau, M. (2017). Risk-averse personalities have a systemically potentiated neuroendocrine stress axis: a multilevel experiment in *Parus major*. *Hormones and behavior*, 93, 99-108. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2017.05.011>
- Biondi, L. M., Bó, M. S., y Vassallo, A. I. (2010). Inter-individual and age differences in exploration, neophobia and problem-solving ability in a Neotropical raptor (*Milvago chimango*). *Animal cognition*, 13(5), 701-710. <https://doi.org/10.1007/s10071-010-0319-8>
- Biondi, L. M., Fuentes, G. M., Córdoba, R. S., Bó, M. S., Cavalli, M., Paterlini, C. A., ... y García, G. O. (2020). Variation in boldness and novelty response between rural and urban predatory birds: The Chimango Caracara, *Milvago chimango* as study case. *Behavioural processes*, 173, 104064. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2020.104064>
- Bodily, R. Y., y Neudorf, D. L. (2004). Mate guarding in northern mockingbirds (*Mimus polyglottos*). *The Texas Journal of Science*, 56(3), 207-215. <https://doi.org/10.3727/015613897797141254>
- Breitwisch, R. (1988). Sex differences in defence of eggs and nestlings by Northern Mockingbirds, *Mimus polyglottos*. *Animal Behaviour*, 36(1), 62-72. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(88\)80250-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(88)80250-1)
- Carere, C., y Maestripieri, D. (Eds.). (2013). *Animal personalities: behavior, physiology, and evolution*. University of Chicago Press. <https://doi.org/10.1007/s10329-013-0387-x>

Cole, E. F., y Quinn, J. L. (2014). Shy birds play it safe: personality in captivity predicts risk responsiveness during reproduction in the wild. *Biology letters*, 10(5), 20140178. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0178>

Cruz-Bernate, L. (2020). Comportamiento de defensa de nido, discriminación de depredadores y éxito reproductivo de *Vanellus chilensis* (Aves: Charadriidae). Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural, 24(1), 103-118. <https://doi.org/10.17151/bccm.2020.24.1.7>

Curio, E., Regelman, K., y Zimmermann, U. (1984). The Defence of First and Second Broods by Great Tit (*Parus major*) Parents: A Test of Predictive Sociobiology 1. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 66(2), 101-127. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1984.tb01359.x>

Danel, S., Rebout, N., Bureau, L., Zidat, T., Biro, D., y Bonadonna, F. (2024). Responses to novelty in wild insular birds: comparing breeding populations in ecologically contrasting habitats. *Animal Cognition*, 27(1), 4. <https://doi.org/10.1007/s10071-024-01838-w>

Echeverría, A. I., Vassallo, A. I., y Isacch, J. P. (2006). Experimental analysis of novelty responses in a bird assemblage inhabiting a suburban marsh. *Canadian Journal of Zoology*, 84(7), 974–980. <https://doi.org/10.1139/z06-089>

Ellegren, H. (1996). First gene on the avian W chromosome (CHD) provides a tag for universal sexing of non-ratite birds. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 263(1377), 1635-1641. <https://doi.org/10.1098/rspb.1996.0239>

Fiorini, V. D., Tuero, D. T., y Rebores, J. C. (2009). Shiny cowbirds synchronize parasitism with host laying and puncture host eggs according to host characteristics. *Animal Behaviour*, 77(3), 561–568. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.11.025>

Fraga, R. M. (1985). Host-parasite interactions between Chalk-browed Mockingbirds and Shiny Cowbirds. *Ornithological Monographs*, (36), 818–840. <https://doi.org/10.2307/40168319>

Garamszegi, L. Z., Eens, M., y Török, J. (2009). Behavioural syndromes and trappability in free-living collared flycatchers, *Ficedula albicollis*. *Animal Behaviour*, 77(4), 803-812. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.12.012>

- Gloag, R., Fiorini, V. D., Reboreda, J. C., y Kacelnik, A. (2014). The wages of violence: mobbing by mockingbirds includes risk-sensitive attacks on brood-parasitic cowbirds. *Animal Behaviour*, 90, 71-78. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.09.007>
- Greenacre, M., y Blasius, J. (Eds.). (2006). Multiple Correspondence Analysis and Related Methods. <https://doi.org/10.1201/9781420011319>
- Greenberg, R. (1983). The Role of Neophobia in Determining the Degree of Foraging Specialization in Some Migrant Warblers. *The American Naturalist*, 122(4), 444-453. <https://doi.org/10.1086/284148>
- Greenberg, R. (1984). Differences in feeding neophobia in the tropical migrant wood warblers *Dendroica castanea* and *D. pensylvanica*. *Journal of Comparative Psychology*, 98(2), 131-136. <https://doi.org/10.1037//0735-7036.98.2.131>
- Greggor, A. L., Spencer, K. A., Clayton, N. S., y Thornton, A. (2017). Wild jackdaws' reproductive success and their offspring's stress hormones are connected to provisioning rate and brood size, not to parental neophobia. *General and Comparative Endocrinology*, 243, 70-77. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2016.11.006>
- Greig-Smith, P. W. (1980). Parental investment in nest defence by stonechats (*Saxicola torquata*). *Animal Behaviour*, 28(2), 604-619. [https://doi.org/10.1016/s0003-3472\(80\)80069-8](https://doi.org/10.1016/s0003-3472(80)80069-8)
- Griffiths, R., Double, M. C., Orr, K., y Dawson, R. J. (1998). A DNA test to sex most birds. *Molecular Ecology*, 7(8), 1071-1075. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00389.x>
- Groothuis, T. G., y Carere, C. (2005). Avian personalities: characterization and epigenesis. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 29(1), 137-150. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2004.06.010>
- Grunst, A. S., Grunst, M. L., Pinxten, R., y Eens, M. (2019). Personality and plasticity in neophobia levels vary with anthropogenic disturbance but not toxic metal exposure in urban great tits: urban disturbance, metal pollution and neophobia. *Science of the Total Environment*, 656, 997-1009. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.11.383>

- Gudowska, A., y Drobniak, S. M. (2021). Diet modulates behaviour in house sparrows: insights into possible hormone-mediated mechanisms. *Animal Behaviour*, 180, 219-227. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2021.08.021>
- Herborn, K. A., Macleod, R., Miles, W. T., Schofield, A. N., Alexander, L., y Arnold, K. E. (2010). Personality in captivity reflects personality in the wild. *Animal Behaviour*, 79(4), 835-843. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.12.026>
- Herman, J. M., Fiorini, V. D., Crudele, I., Reboreda, J. C., Pladas, S. A., Watson, A. P., ... y Clayton, D. H. (2023). Co-parasitism in the face of predation: Effects of natural enemies on a neotropical mockingbird. *Journal of Animal Ecology*, 92(10), 1992-2004. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13991>
- Kaiser, M. I., y Müller, C. (2021). What is an animal personality?. *Biology y Philosophy*, 36(1), 1. <https://doi.org/10.1007/s10539-020-09776-w>
- Kelleher, S. R., Silla, A. J., y Byrne, P. G. (2018). Animal personality and behavioral syndromes in amphibians: a review of the evidence, experimental approaches, and implications for conservation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(5), 79. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2493-7>
- Kelly, T. R., Lynch, K. I., Couvillion, K. E., Gallagher, J. N., Stansberry, K. R., Kimball, M. G., y Lattin, C. R. (2022). A transient reduction in circulating corticosterone reduces object neophobia in male house sparrows. *Hormones and Behavior*, 137, 105094. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2021.105094>
- Knight, R. L., y Temple, S. A. (1986). Nest defence in the American goldfinch. *Animal Behaviour*, 34(3), 887-897.
- Kontiainen, P., Pietiäinen, H., Huttunen, K., Karell, P., Kolunen, H., y Brommer, J. E. (2009). Aggressive Ural owl mothers recruit more offspring. *Behavioral Ecology*, 20(4), 789-796. <https://doi.org/10.1093/beheco/arp062>
- Liker, A., y Bókony, V. (2009). Larger groups are more successful in innovative problem solving in house sparrows. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(19), 7893-7898. <https://doi.org/10.1073/pnas.0900042106>

- Lima, S. L. (2009). Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological reviews*, 84(3), 485-513. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.2009.00085.x>
- Martin, T. E. (1995). Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecological monographs*, 65(1), 101-127. <https://doi.org/10.2307/2937160>
- Miller, S. A., Dykes, D. D. y Polesky, H. F. (1988). A simple salting out procedure for extracting DNA from human nucleated cells. *Nucleic Acids Res* 16:1215. <https://doi.org/10.1093/nar/16.3.1215>
- Miller, R., Garcia-Pelegrin, E., y Danby, E. (2022). Neophobia and innovation in Critically Endangered Bali myna, *Leucopsar rothschildi*. *Royal Society Open Science*, 9(7), 211781. <https://doi.org/10.1098/rsos.211781>
- Miller, R., Slipogor, V., Caspar, K., Lois-Milevicich, J., Reber, S., Mettke-Hofmann, C., y Lambert, M. (2024). Evolutionary drivers of neophobia across the avian clade. <https://doi.org/10.31219/osf.io/qhy8m>
- Montgomerie, R. D., y Weatherhead, P. J. (1988). Risks and rewards of nest defence by parent birds. *The Quarterly Review of Biology*, 63(2), 167-187. <https://doi.org/10.1086/415838>
- Nichols, S. (1977). On the interpretation of principal components analysis in ecological contexts. *Vegetatio*, 34(3), 191-197. <https://doi.org/10.1007/bf00055215>
- Požgayová, M., Procházka, P., y Honza, M. (2009). Sex-specific defence behaviour against brood parasitism in a host with female-only incubation. *Behavioural Processes*, 81(1), 34-38. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2008.12.019>
- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., y Dingemanse, N. J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological reviews*, 82(2), 291-318. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.2007.00010.x>
- Redondo, T. (1989). Avian nest defence: theoretical models and evidence. *Behaviour*, 161-195. <https://doi.org/10.1163/156853989x00646>

- Regelmann, K., y Curio, E. (1983). Determinants of brood defence in the great tit *Parus major* L. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 13(2), 131-145. <https://doi.org/10.1007/bf00293803>
- Ricklefs, R. E. (1969). An analysis of nesting mortality in birds. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.9>
- Schuett, W., Dall, S. R., y Royle, N. J. (2011). Pairs of zebra finches with similar 'personalities' make better parents. *Animal Behaviour*, 81(3), 609-618. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.12.006>
- Schuett, W., Laaksonen, J., y Laaksonen, T. (2012). Prospecting at conspecific nests and exploration in a novel environment are associated with reproductive success in the jackdaw. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(9), 1341-1350. <https://doi.org/10.1007/s00265-012-1389-1>
- Sheldon, B. C., y Ellegren, H. (1998). Paternal effort related to experimentally manipulated paternity of male collared flycatchers. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265(1407), 1737-1742. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0496>
- Sih, A., y Bell, A. M. (2008). Chapter 5 Insights for Behavioral Ecology from Behavioral Syndromes. *Advances in the Study of Behavior*, 227-281. [https://doi.org/10.1016/s0065-3454\(08\)00005-3](https://doi.org/10.1016/s0065-3454(08)00005-3)
- Sih, A., Bell, A. M., Johnson, J. C., y Ziemba, R. E. (2004). Behavioral syndromes: an integrative overview. *The quarterly review of biology*, 79(3), 241-277. <https://doi.org/10.1086/422893>
- Smith, B. R., y Blumstein, D. T. (2008). Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behavioral Ecology*, 19(2), 448-455. <https://doi.org/10.1093/beheco/arm144>
- Stamps, J., y Groothuis, T. G. (2010). The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biological Reviews*, 85(2), 301-325. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00103.x>
- Tamin, T., Morinay, J., Germain, M., Récapet, C., y Doligez, B. (2023). Behavioural syndrome between boldness and aggressiveness and link with reproductive success in a wild

bird population. *Animal Behaviour*, 197, 27-41.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2022.12.011>

Therneau TM (2024). *coxme: Mixed Effects Cox Models*. R package version 2.2-22, <https://CRAN.R-project.org/package=coxme>.

Thompson, F. R. (2007). Factors affecting nest predation on forest songbirds in North America. *Ibis*, 149, 98-109. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919x.2007.00697.x>

Thys, B., Pinxten, R., Raap, T., Demeester, G., Rivera-Gutierrez, H.F., Eens, M., (2017). The female perspective of personality in a wild songbird: repeatable aggressiveness relates to exploration behavior. *Sci. Rep.* 7, 7656. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-08001-1>

Tilgar, V., Moks, K., y Saag, P. (2011). Predator-induced stress changes parental feeding behavior in pied flycatchers. *Behavioral Ecology*, 22(1), 23-28.
<https://doi.org/10.1093/beheco/arq164>

Van Oers, K., Drent, P. J., Dingemanse, N. J., y Kempenaers, B. (2008). Personality is associated with extrapair paternity in great tits, *Parus major*. *Animal Behaviour*, 76(3), 555-563. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.03.011>

Van Oers, K., Naguib, M., (2013). Avian personality. In: Carere, C., Maestripieri, D. (Eds.), *Animal Personalities: Behavior, Physiology and Evolution*. University of Chicago Press, Chicago; London, pp. 66–95. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226922065.003.0004>

Verbeek, M.E.M., Drent, P.J., Wiepkema, P.R., (1994). Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. *Anim. Behav.* 48, 1113–1121.
<https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1344>

Vrublevska, J., Krama, T., Rantala, M. J., Mierauskas, P., Freeberg, T. M., y Krams, I. A. (2015). Personality and density affect nest defence and nest survival in the great tit. *Acta ethologica*, 18(2), 111-120. <https://doi.org/10.1007/s10211-014-0191-7>

Anexo

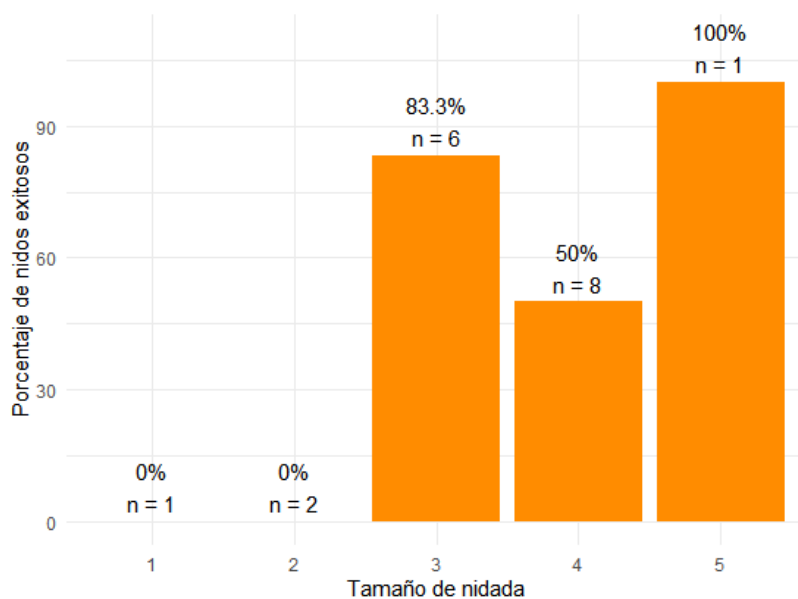


Fig. S1 – Porcentaje de nidos exitosos en función del tamaño de nidada. Arriba de la barra se encuentra el porcentaje de éxito y la cantidad de nidos totales para esa categoría de tamaño de nidada.

CAPÍTULO V: DISCUSIÓN GENERAL



Regresaba
-¿Era yo el que regresaba?-
en la angustia vaga
de sentirme solo entre las cosas últimas y secretas.
De pronto sentí el río en mí,
corría en mí
con sus orillas trémulas de señas,
con sus hondos reflejos apenas estrellados.
Corría el río en mí con sus ramajes.
Era yo un río en el anochecer,
y suspiraban en mí los árboles,
y el sendero y las hierbas se apagaban en mí.
¡Me atravesaba un río, me atravesaba un río!

Adaptado de Fui al río, de Juan L. Ortiz

Discusión general

La presente tesis doctoral investigó los múltiples factores que influyen en el éxito del nido de la Calandria Grande (*Mimus saturninus*) en un hábitat fragmentado, analizando el rol de las variables meteorológicas, el manejo ganadero y los rasgos de comportamiento parental en los talaes bonaerenses.

A nivel de resumen (Fig. 1), los resultados indican que (1) las condiciones climáticas durante la incubación - especialmente la temperatura media y eventos de lluvia extrema - están asociadas negativamente con el éxito de la etapa de incubación mientras que la etapa de pichones parece ser menos sensible; (2) la ganadería modifica fuertemente la estructura de la vegetación y las comunidades de artrópodos, depredadores aéreos y la intensidad del parasitismo de cría, pero no mostró un efecto directo sobre el éxito de la calandria; y (3) rasgos comportamentales parentales relacionados con una menor aversión al riesgo se asociaron positivamente con el éxito del nido, mientras que la neofobia no mostró una relación clara con el éxito en los ensayos realizados, como tampoco se halló una correlación entre neofobia y aversión en los mismos individuos.

Resulta fundamental destacar la relevancia de esta tesis, que constituye un aporte novedoso dentro del estudio de la ecología reproductiva de aves en Sudamérica. El trabajo realiza un análisis multifactorial del éxito del nido de la Calandria Grande, integrando de manera conjunta variables climáticas, de manejo ganadero y de comportamiento parental. Este enfoque es particularmente valioso, ya que son escasos los estudios que abordan simultáneamente múltiples factores para comprender la reproducción de especies de aves, y menos aún aquellos que se desarrollan en Sudamérica, ya que la mayoría de las investigaciones de este tipo provienen de regiones del Hemisferio Norte (Halupka y col., 2023).

Además, la utilización de una base de datos de 20 años y de cientos de nidos localizados en la misma zona de estudio, han permitido incorporar una dimensión temporal extensa y potente para poder analizar diferentes asociaciones climáticas con el éxito del nido de esta especie. Dentro del escenario de calentamiento global se torna clave comprender cómo las especies responden a las variaciones de clima para estimar posibles consecuencias a corto-mediano plazo (Pacifci et al., 2015; Vaissi, 2022).

En este sentido, la tesis no solo contribuye a llenar un vacío de conocimiento en el ámbito sudamericano, sino que también establece una base sólida para futuras investigaciones que profundicen en los mecanismos y respuestas de las aves ante el cambio climático y las transformaciones del paisaje.



Fig. 1 – Resumen de los resultados principales de la presente tesis doctoral respecto al éxito de la Calandria Grande (*Mimus saturninus*) en los talaes bonaerenses.

Limitaciones y futuras líneas de trabajo

Entre las limitaciones destaca la naturaleza en gran parte correlacional de algunos análisis y la falta de seguimiento individual de los pichones a largo plazo como también de los adultos.

Hay otros factores que podrían estar afectando también al éxito de las calandrias que no fueron evaluados en esta tesis doctoral y que sería interesante abordar en futuras

investigaciones. Nuestros hallazgos sugieren que la audacia parental podría facilitar una mayor inversión en la defensa del nido, contribuyendo al éxito del nido. Sin embargo, es posible que esta asociación esté mediada por la condición física de los individuos, ya que aves en mejor estado corporal pueden tolerar comportamientos más arriesgados y sostener mayores inversiones reproductivas (Mingju y col. 2025). No obstante, depositar más energía en la defensa puede acarrear costos ocultos, como una menor condición corporal en la temporada siguiente. Evaluar estos costos requeriría seguimiento individual a mediano plazo, mediante marcado y recapturas.

En este sentido, el invierno emerge como un período crítico. La escasez de recursos durante los meses no reproductivos puede comprometer la condición corporal con la que las aves inician la temporada de reproducción, afectando su desempeño posterior (Martin, 1987). Por ello, futuros estudios deberían incorporar análisis del clima invernal para entender cómo las condiciones pre-reproductivas determinan el éxito del nido.

Respecto a la neofobia, aunque no hayamos visto efectos claros, sería interesante analizar como modula la capacidad de explotar nuevos recursos en paisajes modificados por el humano ya que poblaciones urbanas tienden a presentar menor neofobia y mayor innovación lo que les permite explorar recursos novedosos (Biondi y col. 2020). Una comparación futura entre la población rural de este estudio y una población urbana cercana (por ejemplo, localizada en la ciudad de Magdalena) podría revelar si este rasgo comportamental difiere entre estos los dos contextos y analizar cómo influye en la adaptación a entornos modificados.

Más allá de las variables analizadas, el éxito del nido de la calandria está inserto en un contexto ecológico más amplio, modulado por factores de gran escala y presiones antrópicas locales que no fueron objeto de este estudio. A continuación, se describen algunas de ellas:

Variabilidad Climática a Gran Escala e Hidrología Local

Fenómenos climáticos de gran escala como El Niño–Oscilación del Sur (ENSO) modulan fuertemente los patrones de precipitación y temperatura en la región pampeana. Años bajo la influencia de El Niño suelen traer un invierno cálido y un verano húmedo, mientras que La Niña se asocia con un invierno seco y un verano frío (NOAA, 2025). Además, la hidrología local, influenciada por las mareas del Río de la Plata y el caudal de los arroyos, juega un rol clave en los ecosistemas, modificando la humedad del suelo y afectando la distribución de

nutrientes (Acha y col., 2008). Por ende, todos estos factores pueden modificar el agua contenida en los arroyos que bordean el sitio de estudio, llegando a vaciarlos completamente como sucedió en 2020 bajo el régimen de La Niña y con olas de calor extremas (Fig. 2A, Fig. 2B, NOAA, 2025). En la Fig. 2B se observa la presencia de patos nadando en el arroyo durante 2019, mientras que, en 2020, en el mismo sitio, se registraron peces y tortugas de cuello largo (*Hydromedusa tectifera*) muertos, así como cadáveres de coipos (*Myocastor coypus*) (Observación personal, María del Rosario Jacoby, 2020). Las variaciones en el ENSO y en la hidrología local podrían, por tanto, modificar la productividad primaria y, en consecuencia, la disponibilidad de artrópodos, el principal recurso alimenticio de las calandrias durante la cría de pichones.



A.



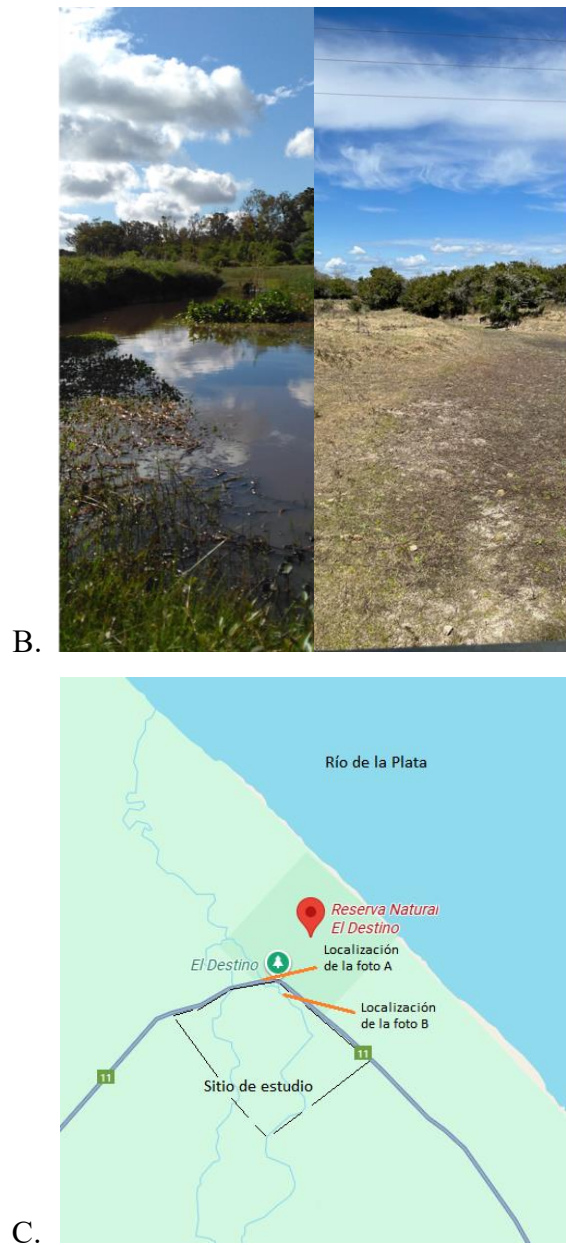


Fig. 2 – Cambios en el estado del agua de un arroyo de la Reserva El Destino. A. Tramo del arroyo que pasa bajo la Ruta 11, completamente seco y transitable en 2020. B. Comparación del arroyo en 2019 (las dos fotos de la izquierda) frente a su condición seca en 2020 (las dos fotos de la derecha). C. Ubicación de las fotografías y mapa que muestra los arroyos de la reserva, su conexión con el Río de la Plata y el sitio de estudio de esta tesis doctoral.

La Huella Química de la Actividad Agropecuaria

El área de estudio se encuentra en una matriz agrícola-ganadera, lo que implica una exposición potencial a contaminantes.

Plaguicidas y fertilizantes: El uso extendido de estos compuestos en la agricultura pampeana representa una amenaza multifacética. Su aplicación puede reducir la abundancia y diversidad de artrópodos, afectando directamente la base alimenticia de las aves insectívoras (Møller et al., 2021; Sánchez-Bayo, 2021).

En la Reserva El Destino se ha detectado la presencia de floraciones de cianobacterias en cuerpos de agua (Fig. 3), que a menudo se asocian con la escorrentía agrícola y son un indicio indirecto de esta presión ambiental (Aguilera y col. 2018). A su vez, el cambio climático tiene un rol clave en la proliferación y expansión de las cianobacterias (O'Neil y col., 2012). La predicción es que la incidencia de este fenómeno se incrementará en frecuencia y severidad globalmente (Cheung et al., 2013).



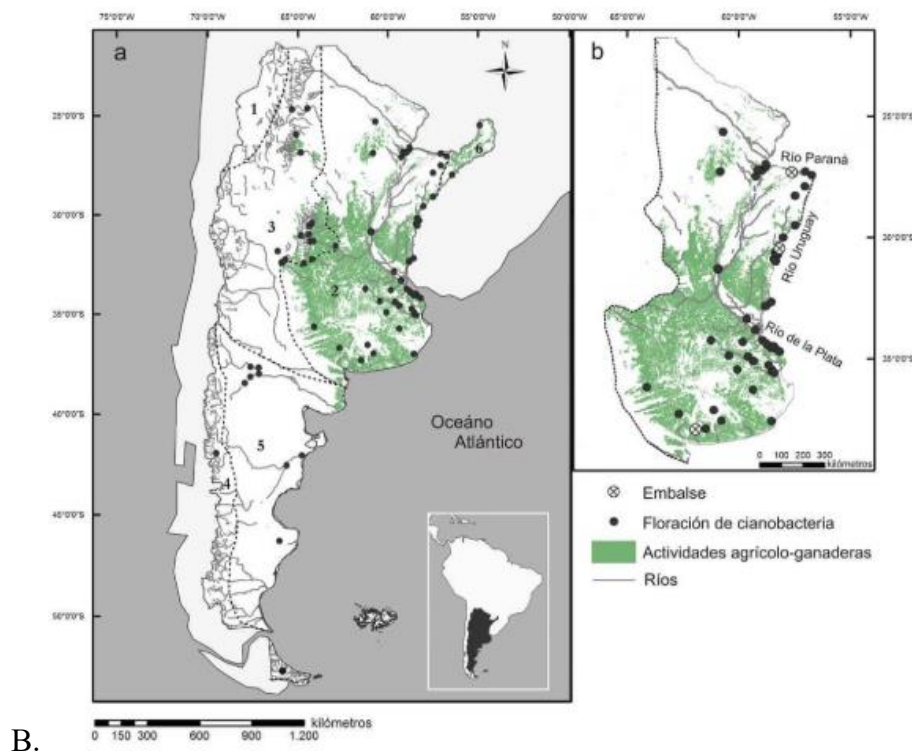


Fig. 3 – A. Floración de cianobacterias en la costa de la Reserva El Destino, sitio de estudio. Imagen: Rosario Jacoby B. Mapa de Argentina con la distribución de “blooms” de cianobacterias en relación a la actividad agrícola-ganadera, ríos y embalses (Imagen modificada de Aguilera y col. (2018))

Contaminación por Plásticos: Una Amenaza Emergente

Si bien no fue un objetivo central de esta tesis, la contaminación por plásticos se ha vuelto una preocupación creciente para la fauna terrestre y de agua dulce (Blettler & Mitchell, 2021, Fig. 4A). Durante el monitoreo de nidos, se registró un pichón de calandria que había ingerido una tanza de plástico, seguramente provista por sus padres junto con el alimento (Fig. 4B y desecho de pescadores de la zona. A su vez, también hubo registros de plástico en nidos de Tijereta (*Tyrannus savanna*) y en otras especies de aves (Fig. 4C). Esta observación es una señal de alerta que demuestra que contaminantes macroscópicos están ingresando en la red trófica de esta especie en el área de estudio. Además de los macroplásticos, sería interesante analizar los microplásticos ya que se acumulan inclusive en lugares remotos y ocasionan potenciales consecuencias en la salud del ecosistema (Alfonso et al., 2020). Sería entonces valioso en el futuro cuantificar la prevalencia de esta amenaza y sus posibles efectos letales

y subletales, a través de la carga contaminante en sangre, heces, plumas y/o huevos que aportaría evidencia de exposición.



A.



B.



C.

Figura 4 – Casos de plástico en nidos en la Reserva El Destino: A. Plástico en adultos *Mimus saturninus* (Fig S27 en Blettler & Mitchell, 2021), B. Pichón de calandria con tanza de pescador en la Reserva El Destino (Imágenes: María del Rosario Jacoby, enviada para proyecto de ciencia ciudadana y publicada como FigS26 en Blettler & Mitchell, 2021), C. Nido construido con plástico, encontrado abandonado y de especie de ave desconocida

Conclusión

La biodiversidad global enfrenta una creciente exposición a las presiones derivadas de la antropización, que actúan desde la escala de los ecosistemas hasta el nivel individual (IPBES, 2019). En este contexto, resulta esencial promover estudios integradores como este, para así comprender cómo las especies responden a entornos cada vez más transformados por las actividades humanas y frente a un escenario de cambio climático.

En conjunto, los hallazgos de esta tesis doctoral contribuyen a una comprensión más integral de los factores que afectan el éxito del nido de la Calandria Grande en ambientes modificados. Quedan aún diversos caminos por recorrer para alcanzar el entendimiento global de la biología de esta especie sudamericana, pero aquí se han presentado resultados valiosos que podrán ser utilizados como bases sólidas para posibles estrategias de conservación de los Talaes.

Referencias

- Acha, E. M., Mianzan, H., Guerrero, R., Carreto, J., Giberto, D., Montoya, N., y Carignan, M. (2008). An overview of physical and ecological processes in the Rio de la Plata Estuary. *Continental Shelf Research*, 28(13), 1579-1588. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2007.01.031>
- Aguilera, A., Haakonsson, S., Martin, M. V., Salerno, G. L., y Echenique, R. O. (2018). Bloom-forming cyanobacteria and cyanotoxins in Argentina: A growing health and environmental concern. *Limnologia*, 69, 103–114. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2017.10.006>
- Alfonso, M. B., Arias, A. H., y Piccolo, M. C. (2020). Microplastics integrating the zooplanktonic fraction in a saline lake of Argentina: influence of water management. *Environmental Monitoring and Assessment*, 192(2). <https://doi.org/10.1007/s10661-020-8080-1>
- Biondi, L. M., Fuentes, G. M., Córdoba, R. S., Bó, M. S., Cavalli, M., Paterlini, C. A., Castano, M. V., y García, G. O. (2020). Variation in boldness and novelty response between rural and urban predatory birds: The Chimango Caracara, *Milvago chimango* as study case. *Behavioural Processes*, 173, 104064. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2020.104064>
- Blettler, M. C. M., y Mitchell, C. (2021). Dangerous traps: Macroplastic encounters affecting freshwater and terrestrial wildlife. *Science of The Total Environment*, 798, 149317. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.149317>
- Cheung, M. Y., Liang, S., y Lee, J. (2013). Toxin-producing cyanobacteria in freshwater: A review of the problems, impact on drinking water safety, and efforts for protecting public health. *Journal of Microbiology*, 51(1), 1–10. <https://doi.org/10.1007/s12275-013-2549-3>
- Halupka, L., y Halupka, K. (2017). The effect of climate change on the duration of avian breeding seasons: a meta-analysis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1867), 20171710. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1710>
- IPBES. (2019). Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (Version 1). *Zenodo*. <https://doi.org/10.5281/ZENODO.3831673>

- Martin, T. (1987). Food As A Limit On Breeding Birds: A Life-History Perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18(1), 453–487. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.18.1.453>
- Mingju E, Shen, C., Bibi, N., Zhang, Y., Liu, L., y Li, X. (2025). The influence of body condition and personality on nest defense behavior of Japanese tits (*Parus minor*). *Animal Cognition*, 28(1). <https://doi.org/10.1007/s10071-025-01964-z>
- Møller, A. P., Czeszczewik, D., Flensted-Jensen, E., Erritzøe, J., Krams, I., Laursen, K., Liang, W., y Walankiewicz, W. (2021). Abundance of insects and aerial insectivorous birds in relation to pesticide and fertilizer use. *Avian Research*, 12(1). <https://doi.org/10.1186/s40657-021-00278-1>
- NOAA Climate Prediction Center. (2025). El Niño / Southern Oscillation (ENSO). *National Oceanic and Atmospheric Administration*. <https://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/precip/CWlink/MJO/enso.shtml#educational%20material>
- O’Neil, J. M., Davis, T. W., Burford, M. A., y Gobler, C. J. (2012). The rise of harmful cyanobacteria blooms: The potential roles of eutrophication and climate change. *Harmful Algae*, 14, 313–334. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2011.10.027>
- Pacifici, M., Foden, W. B., Visconti, P., Watson, J. E., Butchart, S. H., Kovacs, K. M., Rondinini, C., et al. (2015). Assessing species vulnerability to climate change. *Nature Climate Change*, 5(3), 215–224. <https://doi.org/10.1038/nclimate2448>
- Sánchez-Bayo, F. (2021). Indirect Effect of Pesticides on Insects and Other Arthropods. *Toxics*, 9(8), 177. <https://doi.org/10.3390/toxics9080177>
- Vaissi, S. (2022). Response of Iranian lizards to future climate change by poleward expansion, southern contraction, and elevation shifts. *Scientific Reports*, 12(1), 2348. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-06330-4>

Difusión de los conocimientos de esta tesis

Se realizaron diversas actividades de difusión de los resultados de esta tesis, incluyendo la participación en congresos internacionales y nacionales, así como en actividades de extensión. Gracias a becas de viaje obtenidas, se viajó a Australia, Canadá y Brasil para brindar charlas de los resultados obtenidos.

Publicaciones:

En revisión en *IBIS: Heavy rain and higher mean temperatures negatively affect the reproduction of a South American bird: a 20-year study*.

Jacoby, M. R.; Svagelj, W. S.; Reboreda, J. C.; Salio, P.; Crudele, I.; Herman, J.; Gloag, R.; Tuero, D. T.; Fiorini, V. D.

En proceso de traducción y armado de publicación: Capítulos III y VI.

Animal Behavior Society (ABS) 2024 (*Presencial, Beca de viaje a Canadá*)

The Role of Risk Aversion in the Face of Predation.

Jacoby, R. M.; Reboreda, J. C.; Fiorini, V. D.

International Society for Behavioral Ecology (ISBE) 2024 (*Presencial, Beca de viaje a Australia*)

Personality in the Chalk-browed Mockingbird.

Jacoby, R. M.; Reboreda, J. C.; Fiorini, V. D.

Reunión Argentina de Ornitología (RAO) 2024 (*Presencial, Argentina*)

Las defensas comportamentales de la Calandria Grande frente a la depredación.

Jacoby, R. M.; Reboreda, J. C.; Fiorini, V. D.

Ornithological Congress of the Americas (OCA) 2023 (*Presencial, Beca de viaje a Brasil*)

El impacto del clima en el éxito de eclosión y volantoneo de la Calandria Grande (Mimus saturninus).

Jacoby, R. M.; Salio, P.; Reboreda, J. C.; Fiorini, V. D.

Reunión Argentina de Ornitología (RAO) 2022 (*Presencial, Argentina*)

Estudio de 12 años: impacto negativo de eventos climáticos extremos sobre una población de aves.

Jacoby, R. M.; Córdoba, M.; Salio, P.; Reboreda, J. C.; Fiorini, V. D.

Animal Behavior Society (ABS) 2021 (*Virtual*)

Hatching and brood parasitism associated with climate in the Chalk-browed Mockingbird (Mimus saturninus).

Jacoby, R. M.; Salio, P.; Reboreda, J. C.; Fiorini, V. D.

North American Ornithological Conference (NAOC) 2020 (Virtual)

Effects of climate on nest success of the Chalk-browed Mockingbird (Mimus saturninus) in the woodlands of Buenos Aires.

Jacoby, M. R.; Salio, P.; Reboreda, J. C.; Fiorini, V. D.

Participaciones adicionales

- Actividades de extensión en el *Pueblo de Magdalena* 2024.
- Resultados del Capítulo III: diálogo con los encargados de los rollos de pasto para que se realicen a fines febrero en lugar de enero, respetando la temporada reproductiva de los pechos colorados (*Leistes superciliaris*), aves que anidan en el suelo del pastizal.
- Actividades de extensión en la *Escuela Rural de Magdalena* 2021 y 2022 (Fig. 1)
- Miembro del Comité Científico del Congreso *American Ornithological Society (AOS)* y *Society of Canadian Ornithologists – Société des Ornithologistes du Canada (SCO–SOC)*, 2021.
- Voluntaria técnica líder en el Congreso *North American Ornithological Conference (NAOC 2020)*.



Fig. 1 - Actividades de extensión en la Escuela Rural de Magdalena



Fig. 2 - Pecho colorado (*Leistes superciliaris*) sobre rollos de pasto en la Reserva El Destino. Imagen: Rosario Jacoby

**“Por un mundo donde la ciencia no quede puertas adentro y
el derecho a un ambiente sano se cumpla”**

Rosario Jacoby