



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE

Facultad de Ciencias Exactas, Naturales y Agrimensura

Título de la tesis:

**LAS AVES AMENAZADAS COMO INDICADORES DE SUSTENTABILIDAD
AMBIENTAL DE LA ACTIVIDAD GANADERA Y DE CONSERVACIÓN EN
PASTIZALES DEL NORDESTE ARGENTINO.**

Tesis para optar por el título de Doctor en Ciencias Biológicas

por

Mgst. Melanie Browne

Laboratorio de Biología de la Conservación

CENTRO DE ECOLOGÍA APLICADA DEL LITORAL – CONICET

Director:

Dr. Adrián Santiago Di Giacomo

Corrientes, 2022

Las aves amenazadas como indicadores de sustentabilidad ambiental de la actividad ganadera y de conservación en pastizales del nordeste argentino.

Resumen

Los pastizales se encuentran en peligro a nivel global debido a su acentuada conversión a la agricultura y la ganadería, y por el bajo grado de protección que estos presentan. En consecuencia, las aves de pastizal son el grupo de aves que sufre el mayor declive poblacional, teniendo un marcado aumento en la cantidad de especies amenazadas de extinción. El nordeste argentino (NEA) alberga una avifauna muy diversa, compuesta por especies endémicas y amenazadas, haciendo de esta región un área importante para la conservación de las aves de pastizal a nivel mundial. La producción ganadera es una de las principales causas de la pérdida y degradación de los pastizales naturales del NEA. Al ser la respuesta de las aves a la ganadería especie-específica, evaluamos el efecto de esta actividad sobre la biología reproductiva de dos especies modelo de aves amenazadas de pastizal. Evaluamos los parámetros reproductivos del Yetapá de collar (*Alectrurus risora*), un insectívoro, y el Capuchino Iberá (*Sporophila iberaensis*), un semillero, en tres sitios: un área protegida en Formosa, un área protegida en Corrientes, y en campos ganaderos ubicados en esta última provincia. También, estudiamos la comunidad de depredadores y la estructura del hábitat de reproducción de estas aves. Registramos un aumento de mesodepredadores en Corrientes con respecto a Formosa, posiblemente ocasionado por la desaparición de depredadores tope de los pastizales correntinos. La extinción local de los grandes felinos es provocada por los conflictos depredador-ganado que acompañan a la actividad ganadera y que resultan en su persecución. Así, Formosa, donde la actividad ganadera es más reciente que en Corrientes, aún presenta poblaciones estables de depredadores tope. El aumento de mesodepredadores en Corrientes causó un aumento en la tasa de depredación de los nidos de Yetapá de collar, lo que a su vez resultó en un éxito reproductivo más bajo. Al mismo tiempo, detectamos que el manejo tradicional de la ganadería, que consiste en el uso de quemadas anuales y el pastoreo continuo, altera la estructura del pastizal, resultando esta incompatible con el establecimiento de poblaciones reproductivas de las especies amenazadas. Encontramos pocas y pequeñas poblaciones de estas aves reproduciéndose en los campos ganaderos, siempre ubicados en sectores poco productivos de los campos que presentaban una estructura de la vegetación similar a la de los pastizales de áreas protegidas.

Estos denominados “refugios de pastizal” se encontraban en las zonas bajas de los campos ganaderos, con presencia de agua, y poca influencia de las quemas anuales de los sectores adyacentes más altos. El éxito reproductivo y la densidad de nidos en los refugios de pastizal fueron menores a los registrados en las áreas protegidas. Recomendamos promover las estrategias de reintroducción de depredadores tope o de recuperación de las poblaciones de los grandes felinos, así como favorecer la presencia de poblaciones reproductivas de aves amenazadas mediante el manejo rotativo de quemas y de pastoreo en las zonas ganaderas más productivas, y delimitar zonas de refugio de pastizal en las áreas ganaderas menos productivas que garanticen la conservación de poblaciones de aves amenazadas.

Threatened grassland birds as indicators of grazing sustainability and conservation in northeastern Argentina.

Abstract

Grasslands are under global threat given their high conversion rate to agriculture and grazing lands and their low representation in protected areas. In consequence, grassland birds are also facing accentuated populational declines and the number of threatened species is increasing. A diverse avifauna, comprised by endemic and threatened species, can be found in northeastern Argentina's grasslands, making them a priority conservation area. Livestock grazing is one of the main drivers of habitat loss and degradation of northeastern Argentina's natural grasslands. We evaluated the effect of grazing on the breeding parameters of two model species, the Strange-tailed tyrant (*Alectrurus risora*), an insectivore, and the Iberá Seedeater (*Sporophila iberaensis*), a granivore, in three study sites: a protected area in Formosa, a protected area in Corrientes, and in grazing fields located in the latter province. We also studied the predator community and the vegetation structure required by these species for breeding. We registered an increase in mesopredator abundance in Corrientes with respect to that of Formosa, most probably caused by the extirpation of top predators from the former's grasslands. Predator-livestock conflicts are a consequence of cattle raising which often result in the persecution of large carnivores driving their populations to local extinction. Thus, top predators still present stable populations in Formosa, where grazing is a more recent activity than in Corrientes. The high mesopredator abundance of Corrientes caused an increase in the nest predation rate of the Strange-tailed tyrant, which translated in a lower reproductive success. We also found that traditional grazing management, which depends on annual fire use and on continuous grazing, alters the grassland's vegetation structure and is not compatible with the settlement of threatened grassland birds' populations. We found few and small breeding populations of the focal species in unproductive grazing fields which presented a conserved vegetation structure similar to that found in protected areas. These small grassland refuge areas were located in grazed and flooded lowlands unexposed to annual fires. The reproductive success and nest densities registered in these refuge areas were lower to that registered in protected areas. We recommend the implementation of top predator reintroductions or strategies that benefit their populations, as well as the use of rotational grazing and fire management, and the

delimitation of grassland refuge areas to favor the settlement of threatened grassland bird species in grazing fields.

Agradecimientos

En primer lugar, quiero agradecer a Adrián Di Giacomo, mi director de doctorado. Gracias por haber puesto un voto de fe en mí y por emprender este proyecto tan importante conmigo. Muchas gracias por las apasionadas charlas sobre aves y conservación, por acompañarme, guiarme y orientarme en este camino (a veces) sinuoso, por la paciencia, y por tener la palabra justa en el momento necesario. Sin duda estos años de doctorado vinieron acompañados de muchos aprendizajes y cambios en mi vida que no se hubieran dado de no haber sido por tu confianza.

Agradezco de todo corazón a Co, la primer persona que me recibió en Corrientes, me invitó a su (mágica) casa, tanto física, en la ciudad de Corrientes, como figurada, en un rincón de los Esteros del Iberá, San Nicolás. Haber compartido el trabajo de campo con vos fue un hermoso ciclo de aprendizajes, tanto de biología como de la vida misma. Gracias también por haber realizado el análisis y compartido los datos del muestreo de mamíferos en Corrientes.

A Alejandro G. Di Giacomo, por su longevo trabajo que desarrolla en la Reserva El Bagual. La información recopilada y tu conocimiento sobre las especies amenazadas de pastizal son muy valiosas para su conservación y para la ciencia. Gracias por haber respondido a todos nuestros proyectos de manera positiva, llevando a cabo todos los muestreos necesarios en la Reserva El Bagual, por haber compartido los datos obtenidos, y por compartir tu extenso conocimiento.

Gracias a Sheela por haber venido desde tan lejos para profundizar en el conocimiento de los capuchinos, lo que culminó en un gran aporte para la ciencia. Gracias por el trabajo de campo compartido y por tu buen humor.

Un inmenso y cálido gracias a todos los voluntarios, sin ustedes esta tesis no sería ni la mitad de lo que es. A Anita, Anyi, Bárbara, Bruna, Bruno, Carito, Clarita, Derlis, Flor, Gastón, Kelsey, Maia, y Noe. El vínculo que se establece al compartir la experiencia de campo es único, y los valoro, quiero, y recuerdo con gran afecto a todos. Gracias por las aventuras, la paciencia, la ayuda, la buena predisposición, las comilonas, el buen humor, aún ante la calor sofocante, o las lluvias que todo lo inundan, y por las gratas sorpresas. Gracias por el aprecio compartido hacia la naturaleza.

A Ale y Fifi, por haber sido los mejores guardaparques y compañeros de trabajo, de casa, de cumpleaños y, sobretodo, amigos, con los cuales pudimos retroalimentar y nutrir nuestros conocimientos y nuestras locuras. Gracias por habernos hecho sentir como en casa.

También a los increíbles compañeros de barrio: Pipo, Héctor, Dani, Lore, Juanita, Pascual, Tomasito, el Rubio, Fer, Gabi, y Don Falcón, gracias por su gran generosidad, por también habernos hecho sentir como en casa y ser grandes compañeros de mates, cenas, y pequeñas bailantas improvisadas. Hicieron de San Nicolás una hermosa vecindad.

Un inmenso gracias a Marcos García Rams, quien abrió las puertas de San Juan Poriahú de par en par y que nos recibió con gran hospitalidad. Un verdadero apasionado de la naturaleza y la fauna, gracias por haber compartido tu gran conocimiento, entusiasmo y experiencias. Además, una excelente persona, de gran generosidad que nunca dudó en ayudarme y aconsejarme.

A Irma Gamarra, gracias también por haber abierto las puertas de tu casa y haber compartido uno de tus lugares favoritos, la costa del San Lorenzo, que es ahora también un lugar muy especial para mí. Gracias por habernos alertado sobre la presencia del Yetapá y facilitarnos el trabajo en esa zona, y por las charlas compartidas.

Un muy sentido gracias a la familia Quintana y a Orlando por habernos recibido siempre con la mejor predisposición tanto en el campo, ofreciéndonos un hermoso y tranquilo sitio de acampe, como en su casa. Gracias por los asados y dulces de arándanos compartidos.

Gracias a la familia Miqueri y Malvido y a Ramón, por dejarnos acceder a los campos y adentrarnos en el malezal en búsqueda del Yetapá.

Gracias a Abel y Ale, por haberme ayudado en el campo en esa zona y en particular a Abel por mantenernos al día con los registros de las aves observadas.

Gracias a los integrantes del Laboratorio de Biología de la Conservación, a Adri, Ceci, Sofi, Puche, y Noe. Logramos funcionar como una pequeña familia, brindándonos apoyo constante, y compartiendo buenos momentos.

Gracias a mi gran amiga Sofi. Tu energía positiva es detectable a la distancia y la depositas en todo lo que haces. Gracias por tanto campo, viajes, actividades, y supongo que vida compartida.

Gracias a la comunidad de las tres hermanas que se expande en el espacio-tiempo: Sofi, Ale, Puche, y Florqui. Compañeras de casa y de trabajo, amigas de distribución quasi-hermanas. Convivir con ustedes fue y es una caja de bombones llena de risas, alegrías, y aprendizajes. Gracias a todas por haber tolerado la convivencia con mi anosmia y mis (exquisitos) chistes.

Gracias a mis cococodirectoras: Sofi, Puche, Noe (aka pomodoro personal), Florqui, Ren, y Co. El haber compartido el transcurso del doctorado con amigas es un lujo y un privilegio. Disfruté infinito de aprender de y con ustedes. Queda un pedacito de cada una de ustedes en esta tesis. GRACIAS.

A Humber, Dani, y Nacho, gracias por el apoyo, las risas, y la pavada.

Infinitas gracias a Carolina, por haberme ayudado desde tiempos de valor negativo a tu incorporación al CECOAL. Tu ayuda con los análisis de datos fue muy valiosa y además fue (y es) un placer haber trabajado con vos.

Gracias a todos los aventureros que vinieron de visita a compartir un poco de su magia a San Nicolás: Kachito, Florqui, Sofi, Puche, Florgo, Fabi, Adri, Gise, Mariana, Puli, Ale, Yair, y Mohamed.

Un gran gracias a Puche, Florqui, Pato, Sofi, Noe, Florgo, Florpa, Sol, Vale, Ren, Co y tantos amigos que me acompañaron desde diversos rinconcitos del mundo. Soy muy afortunada por haber tenido tan lindas amistades y tanto amor, comprensión y ternura.

Gracias a the Neotropical Grassland Conservancy, the Neotropical Bird Club, the Association of Field Ornithology, a la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica, y a CONICET por haber confiado en este proyecto y por los fondos otorgados que fueron fundamentales para la realización de todo este trabajo.

Gracias a la Dirección de Parques y Reservas, la Dirección de Recursos Naturales, y la Administración de Parques Nacionales, por permitirnos trabajar en la zona del Iberá, y a Alparamis S.A. y Aves Argentinas por permitirnos trabajar en la Reserva El Bagual.

Gracias a Mario S. Di Bitetti por tu supervisión y ayuda con el desarrollo de los métodos, análisis, e interpretación de los datos de los muestreos de mamíferos.

Gracias a Luis Jorge Oakley y María Gabriela López por su ayuda con la identificación de plantas.

Gracias a Juan Carlos Reboresola por haber confiado en mí y darme la oportunidad de iniciar esta carrera de investigación junto a Adri.

Gracias a Susana Merani por haberme recibido en el Laboratorio de Biología Cromosómica y por lo aprendizajes transmitidos.

A Nathalie y Elvia, mis primeras mentoras en el mundo de la biología. Fueron las primeras en confiar en mí y esas primeras experiencias fueron, sin lugar a dudas, el inicio de mi camino, que me terminó trayendo a Roma.

Gracias al yoga, práctica de la que tanto aprendí y que me acompañó desde el inicio del doctorado, que vino para quedarse. Le agradezco a la práctica y a mis mentoras de este hermoso universo Ani, Yumi, Lau y Angie.

Gracias a Morgui, por tanta ternura.

Infinitas gracias a Isa que, sin querer queriendo, fue la propulsora de todo esto.

Y, last pero by all means, not least, a mis padres y a mi hermano, por apoyarme y acompañarme incondicionalmente en mis proyectos, por más descabellados que les puedan parecer, desde tiempos inmemoriales.

Simple y cálidamente GRACIAS a todos los que estuvieron involucrados en este proceso, y, si estás leyendo, gracias por tu curiosidad e interés.

Índice de contenidos

Resumen	i
Abstract	iii
Agradecimientos	v
Índice de contenidos	vii
Capítulo 1: Introducción general	1
1.1. Marco teórico.....	1
1.2. Justificación y relevancia del presente estudio	4
1.3. Especies de estudio	6
1.3.1. Yetapá de collar	6
1.3.2. Capuchino Iberá.....	8
1.4. Objetivos de la tesis.....	10
1.5. Organización de la tesis	12
Capítulo 2: Métodos generales.....	14
2.1. Sitios de estudio	14
2.1.1. Áreas protegidas.....	14
2.1.1.1. Reserva El Bagual.....	14
2.1.1.2. Parque Nacional Iberá	18
2.1.2. Áreas ganaderas	21
2.1.2.1. San Juan Poriahú.....	21
2.1.2.2. Campos de la zona de la costa del San Lorenzo	22
2.1.2.3. Ibaté	22
2.1.3. Contexto histórico y manejo actual de los sitios de estudio.....	25
2.1.3.1. Reserva El Bagual.....	25
2.1.3.2. Parque Nacional Iberá	25
2.1.3.3. Áreas ganaderas	26
2.2. Búsqueda y monitoreo de los nidos.....	26
2.3. Detección de depredadores de nidos	28
2.4. Medidas de vegetación.....	29
2.4.1. Medidas del sitio del nido	29
2.4.2. Estructura de la vegetación	30
2.5. Análisis estadísticos.....	32
2.5.1. Supervivencia de nidos	33
2.5.2. Estructura de la vegetación	34
Capítulo 3. Biología reproductiva de aves amenazadas de pastizal. Caso de estudio: Sporophila iberaensis	36
3.1. Introducción.....	36
3.2. Métodos específicos	37
3.2.1. Biología reproductiva	37
3.2.2. Anillado y avistamiento	38
3.2.3. Estructura de la vegetación	39
3.2.4. Análisis de datos	39
3.2.4.1. Parámetros reproductivos.....	39

3.2.4.2. Supervivencia de los nidos.....	41
3.2.4.3. Ocultamiento de los nidos.....	41
3.2.4.4. Selección del sitio de nido	42
3.3. Resultados	42
3.3.1. Parámetros reproductivos.....	42
3.3.2. Tasa de supervivencia de los nidos	45
3.3.3. Ocultamiento de los nidos.....	47
3.3.4. Selección del sitio de nido	50
3.4. Discusión.....	51
3.5. Implicaciones para la conservación	54
Capítulo 4. Variación en la biología reproductiva de aves amenazadas de pastizal en áreas protegidas con distinto contexto histórico de actividad ganadera. Caso de estudio: <i>Alectrurus risora</i>	
4.1. Introducción.....	57
4.2. Métodos específicos	59
4.2.1. Muestreo de depredadores.....	59
4.2.2. Biología reproductiva	61
4.2.3. Análisis de datos	62
4.2.3.1. Muestreo de depredadores.....	62
4.2.3.2. Parámetros reproductivos.....	62
4.2.3.3. Depredación y supervivencia de los nidos	63
4.3. Resultados	64
4.3.1. Muestreos de depredadores	64
4.3.2. Parámetros reproductivos.....	68
4.3.3. Tasa de supervivencia y de depredación de los nidos	69
4.3.4. Depredadores de los nidos.....	72
4.3.5. Ocultamiento de los nidos.....	76
4.4. Discusión.....	77
4.5. Implicancias para la conservación	81
Capítulo 5: Efectos de la actividad ganadera en la biología reproductiva de aves de pastizal amenazadas. Caso de estudio: <i>Alectrurus risora</i> y <i>Sporophila iberaensis</i>.	
5.1. Introducción.....	83
5.2. Métodos específicos	85
5.2.1. Biología reproductiva	85
5.2.2. Cuidado parental	86
5.2.3. Estructura de la vegetación	86
5.2.4. Análisis de datos	87
5.2.4.1. Parámetros reproductivos.....	87
5.2.4.2. Supervivencia y depredación de los nidos	87
5.2.4.3. Cuidado parental	87
5.2.4.4. Estructura de la vegetación	88
5.3. Resultados	88
5.3.1. Ubicación y densidad de nidos	88
5.3.2. Parámetros reproductivos.....	91
5.3.3. Detección de depredadores	96
5.3.4. Tasa de supervivencia y de depredación de los nidos	96
5.3.5. Cuidado parental	101
5.3.6. Estructura de la vegetación	102

5.3.6.1. Comparación de nidos de Yetapá de collar en áreas protegidas y ganaderas	102
5.3.6.2. Comparación de nidos de Yetapá de collar de áreas protegidas y ganaderas con campos ganaderos sin nidos de las especies amenazadas	102
5.3.6.3. Selección de sitios de nidos del Yetapá de collar en áreas protegidas y ganaderas	103
5.4. Discusión.....	105
5.5. Implicancias para la conservación	111
Capítulo 6: Conclusiones generales y recomendaciones	113
6.1. Conclusiones generales.....	113
6.2. Recomendaciones para la conservación de las especies amenazadas de pastizal	115
Referencias bibliográficas	118
Apéndices.....	137
Apéndice A. Artículo publicado en Ornithological Applications.....	137
Apéndice B. Artículo publicado en Science	149
Apéndice C. Artículo publicado en The Wilson Journal of Ornithology	162
Apéndice D. Artículo publicado en Ibis.....	168

Capítulo 1: Introducción general

1.1. Marco teórico

Los pastizales, ambientes dominados por especies vegetales de la familia Poaceae y con menos del 15% de cobertura leñosa, representan el bioma dominante de la Tierra (White et al. 2000, Gibson 2009). Este ambiente debe su existencia a la incidencia de disturbios que impiden su arbustización o desertificación (Anderson 2006, Zuleta et al. 2017). Estos disturbios pueden ser de origen natural (fuegos, sequías, inundaciones, nevadas o herbivoría) o antrópico (quemadas o ganadería; Anderson 2006, Zuleta et al. 2017). La frecuencia, intensidad y escala de estos disturbios son factores clave para el mantenimiento de los pastizales (Zuleta et al. 2017). El vínculo entre el hombre y los pastizales es innegable, representando las gramíneas la principal fuente de alimento para el hombre (White et al. 2000, Gibson 2009). Los pastizales presentan una amplia gama de características benéficas para el hombre, conocidos como servicios ecosistémicos, tales como actuar como sumideros de carbono y reservorios de agua, tienen un elevado valor cultural y recreativo, y hospedan una enorme biodiversidad (White et al. 2000, Gibson 2009). Sin embargo, se encuentran amenazados por la conversión a la agricultura, la fragmentación, la introducción de especies exóticas, la ganadería, la urbanización, y la desertificación (White et al. 2000, Gibson 2009).

Actualmente, las áreas dedicadas a los cultivos y las tierras de pastoreo cubren el 40% de la superficie terrestre (Foley et al. 2005). El aumento de la superficie cultivada y pastoreada fue en detrimento de los ambientes naturales, siendo los pastizales el bioma que más pérdida de ambiente ha sufrido a nivel global (Gibson 2009). En América del Norte, tan solo queda el 9.4% de los pastizales altos nativos, mientras que en América del Sur se estima que queda un 21% de los pastizales naturales (Gibson 2009). A esta elevada tasa de conversión del ambiente, se agrega la problemática de la escasez de áreas protegidas (Hoekstra et al. 2005, Henwood 2010). Tan solo el 4.6% de los pastizales se encuentran protegidos a nivel mundial, con algunas regiones presentando valores aún más bajos, como por ejemplo los pastizales templados de la pampa argentina, donde tan solo el 1% del ambiente se encuentra protegido (Henwood 2010, Gibson 2009). La elevada tasa de conversión del ambiente y su escasa protección hacen de los pastizales uno de los biomas más amenazados de todos los biomas

terrestres, poniendo en peligro el mantenimiento de la biodiversidad que estos albergan (Hoekstra et al. 2005, Gibson 2009, Watson et al. 2016).

Las aves de pastizal, es decir aquellas aves que se han adaptado o son dependientes de los pastizales para realizar una parte o la totalidad de su ciclo de vida (Vickery et al. 1999), están experimentando un acentuado declive poblacional a nivel global. En América del Norte, las aves de pastizal experimentaron la mayor pérdida poblacional de todos los grupos ecológicos, con una pérdida del 53% de adultos reproductores en los últimos 50 años y encontrándose el 74% de las especies de pastizal en declive (Rosenberg et al. 2019). En Europa, y a diferencia de otros grupos de aves, se observó el mismo patrón poblacional negativo en las aves de pastizal, con 41 de 58 especies consideradas mostrando un declive poblacional (Donald et al. 2006). También, se registró una tendencia poblacional negativa en el 37% de las aves de pastizal en Australia (Attwood et al. 2009). En consecuencia, la cantidad de especies de aves amenazadas de pastizal se encuentra en aumento, englobando el 14% de las especies amenazadas a nivel mundial (BirdLife International 2004).

La disminución de la abundancia y de la riqueza de especies de aves en diversos ambientes está asociada a la actividad ganadera (Brennan y Kuvlesky 2005, Barzan et al. 2021). La ganadería es la principal actividad productiva que se desarrolla en los pastizales y abarca más de un cuarto de la superficie terrestre sin hielo del planeta (Steinfeld et al. 2006, Gibson 2009). Tal es la dependencia de la actividad ganadera con los pastizales, que algunos autores han definido a los pastizales como “ambiente abierto utilizado para la producción de ganado” (White et al. 2000). Diversos estudios indican que la respuesta poblacional de las aves a la actividad ganadera es especie-específica, al verse algunas especies favorecidas, otras negativamente afectadas, y otras ni perjudicadas ni beneficiadas por el pastoreo (Fleischner 1994, Brennan y Kuvlesky 2005, Askins et al. 2007, Schieltz y Rubenstein 2016). En este sentido, la intensidad de la actividad ganadera es, también, un factor clave (Brennan y Kuvlesky 2005, Barzan et al. 2021). Las aves endémicas de pastizal, es decir aquellas especialistas obligadas que desarrollan la totalidad de su ciclo de vida en este ambiente (Vickery et al. 1999), pueden ausentarse completamente, o ver significativamente disminuida su abundancia, en campos con un manejo intensivo del ganado, mientras que se pueden ver favorecidas por el manejo extensivo del ganado (Coppedge et al. 2008, Vickery et al. 2001, Báldi et al. 2005). Las respuestas especie-específicas, y el hecho de que la respuesta a la actividad ganadera puede variar según la región biogeográfica (Barzan et al. 2021), resaltan

la importancia de estudiar el impacto de la ganadería en distintos sistemas para conocer su efecto sobre las especies de interés local.

El impacto negativo de la ganadería sobre la biodiversidad no se limita al grupo de las aves; los grandes carnívoros son también perjudicados de manera directa por esta actividad. Uno de los principales conflictos hombre-fauna silvestre a nivel mundial es el del depredador-ganado (Graham et al. 2005). Estos conflictos surgen como consecuencia del amplia área de acción de los grandes carnívoros que lleva a la competencia de recursos entre los depredadores y el hombre, problema acentuado por la pérdida y fragmentación del hábitat (Graham et al. 2005, Ripple et al. 2014). Además, la abundancia de las presas naturales de los depredadores se puede ver negativamente afectada por la actividad del hombre, lo que a veces conduce al aumento del uso del ganado como fuente de alimento por parte de los depredadores silvestres (Graham et al. 2005). La amenaza, real y percibida, de los grandes carnívoros sobre el ganado y el hombre lleva a su persecución, siendo la exterminación de estos una solución frecuente (Graham et al. 2005, Barua et al. 2013, Ripple et al. 2016). En consecuencia, el 61% de los grandes carnívoros están clasificados bajo una categoría de amenaza de extinción y las poblaciones del 77% de estos se encuentra en declive (Ripple et al. 2014).

El rol de los depredadores tope en el mantenimiento de la biodiversidad ha sido ampliamente documentado (Ritchie y Johnson 2009, Estes et al. 2011, Ripple et al. 2014). Los depredadores tope son aquellos que ocupan los niveles más elevados de su sistema trófico, es decir, no tienen depredadores naturales. Estos depredadores tope pueden limitar las poblaciones de sus presas, ya sea mediante mecanismos de control letales (i.e. depredación) o no letales (i.e. ecología del miedo), causando efectos indirectos en niveles tróficos inferiores (Suraci et al. 2016, Newsome et al. 2017). A este tipo de control poblacional se lo conoce como top-down, mientras que la regulación mediante factores climáticos es conocida como bottom-up (Castle et al. 2021). La hipótesis de liberación de mesodepredadores, i.e. aquellos depredadores que ocupan niveles tróficos intermedios, postula que el declive poblacional o la extinción de depredadores tope pueden desencadenar un aumento en su abundancia (Crooks y Soulé 1999). Este aumento puede, a su vez, provocar efectos en cascada negativos en niveles tróficos inferiores, conllevando la pérdida de biodiversidad (Prugh et al. 2009, Ritchie y Johnson 2009, Ripple et al. 2014, Suraci et al. 2016). Consecuentemente, se han registrado efectos negativos del aumento en la abundancia de mesodepredadores sobre

poblaciones de aves en diferentes ambientes (Prugh et al. 2009, Ritchie y Johnson 2009, Rees et al. 2019, Jiménez et al. 2019).

1.2. Justificación y relevancia del presente estudio

El Neotrópico es la región biogeográfica que alberga la mayor diversidad de familias y especies de aves a nivel global (Stotz et al. 1996, BirdLife International 2004). Los pastizales del sudeste de Sudamérica abarcan el este y nordeste argentino, el sur paraguayo, el sur brasileño, y Uruguay, y constituyen uno de los ambientes de pastizal más extenso del Neotrópico (Azpiroz et al. 2012). Estos pastizales albergan tanto especies residentes como migrantes, que conforman una diversa avifauna con 109 especies registradas (Azpiroz et al. 2012). Esta diversidad se encuentra amenazada principalmente por la pérdida y degradación de ambiente, y 22 especies de esta región se encuentran actualmente categorizadas como amenazadas o casi amenazadas de extinción (Azpiroz et al. 2012). Estas características llevan a que los pastizales del sudeste de Sudamérica sean reconocidos como especialmente importantes para la conservación de la avifauna (White et al. 2000).

Se estima que entre el 55 y el 60% de los pastizales del sur de Sudamérica han sido convertidos por la industria agropecuaria y forestal y, además, una parte de los pastizales remanentes se encuentra degradada por el pastoreo (Azpiroz et al. 2012). A pesar del rol esencial de este bioma en la cultura y bienestar del hombre, la importancia de su conservación no es reconocida (Henwood 2010). Esto es particularmente evidente en los pastizales más productivos, como los de las Pampas, donde solo queda el 30% del ambiente natural y tan solo el 1% se encuentra protegido (Henwood 2010).

Durante las últimas décadas ocurrieron dos procesos que aceleraron la pérdida y degradación de los pastizales naturales en el nordeste argentino. Por un lado, la intensificación de cultivos en las Pampas causó el aumento de la presión de la ganadería en esta región (Viglizzo et al. 2011, Irisarri y Oesterheld 2020). Por otro lado, a través de subsidios otorgados por el Estado nacional se impulsó la actividad forestal en el nordeste, representando una nueva amenaza para los pastizales naturales, es decir de los pastizales conservados o sometidos a una baja carga ganadera y frecuencia de fuego (Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable 2018). La provincia de Corrientes, por ejemplo, cuenta con 500 000 ha plantadas y se estima que existen 3 millones de hectáreas aptas para este tipo de

producción en la provincia (Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable 2018). Es por ello que, en la actualidad, las principales amenazas para la conservación de los pastizales naturales en el nordeste argentino son el aumento y la intensificación de la actividad ganadera y forestal (Viglizzo et al. 2011, Azpiroz et al. 2012).

Las tendencias poblacionales negativas de las aves de pastizal acompañan esta pérdida y degradación de los pastizales del sudeste de Sudamérica (Azpiroz et al. 2012). Las especies endémicas son más susceptibles a los cambios en el uso del suelo y, en consecuencia, varias aves endémicas de pastizal han sufrido grandes reducciones en sus áreas de distribución. Por ejemplo, la Loica pampeana (*Sturnella defillippi*) y el Yetapá de collar (*Alectrurus risora*) ocupan en la actualidad menos de un 10% de su área de distribución original (Tubaro y Gabelli 1999, Di Giacomo y Di Giacomo 2004). El tamaño poblacional del Tordo amarillo (*Xanthopsar flavus*) y de la Monjita dominica (*Xolmis dominicanus*) se redujo en más del 50%, y sus poblaciones se encuentran fragmentadas (Fraga et al. 1998, Fraga 2003), lo que llevó a que se categoricen a estas especies como En Peligro y Vulnerable, respectivamente (BirdLife International 2017b y 2019). Otras aves endémicas de pastizal presentan tendencias decrecientes de sus poblaciones, como es el caso de los capuchinos del género *Sporophila* (ver sección 1.3).

El declive poblacional de los depredadores tope constituye otro caso de la pérdida de biodiversidad de los pastizales naturales del nordeste de Argentina. El Yaguareté (*Panthera onca*) es objeto de persecución en nuestro país como consecuencia de conflictos depredador-ganado, lo que llevó a una reducción de más del 80% de su área de distribución en Argentina y significó la extinción de este depredador tope en los pastizales del nordeste argentino (Chebez 1994, Giraudo y Povedano 2003, Quiroga et al. 2014, Di Bitetti et al. 2016). El Puma (*Puma concolor*) también sufre la persecución como consecuencia de conflictos depredador-ganado resultando en extinciones locales, aunque su distribución no se ve tan afectada como la del Yaguareté (Chebez 1994, De Angelo et al. 2011, Quiroga et al. 2016).

Como se observa a nivel mundial, la actividad ganadera, principalmente la intensiva, también puede tener impactos negativos en la diversidad de la avifauna del Neotrópico (Barzan et al. 2021). Algunos estudios reportan una disminución de la riqueza de la avifauna en campos ganaderos, mientras que otros resaltan que la ganadería mantiene ambientes heterogéneos favoreciendo la presencia de una mayor diversidad de especies (Isacch et al. 2003, Azpiroz y Blake 2009, Sica et al. 2018). En la cuenca del Aguapey, en la provincia de

Corrientes, las especies amenazadas evitan los campos sobrepastoreados (Di Giacomo et al. 2010), mientras que en los pastizales de Uruguay estas especies alcanzaron densidades más elevadas en los pastizales naturales (Azpiroz y Blake 2009). En los pastizales pampeanos de la provincia de Buenos Aires se observaron respuestas diferenciadas según la intensidad del pastoreo, con una densidad y éxito reproductivo similares a los registrados en zonas protegidas en aquellos campos con baja intensidad de pastoreo (Cardoni et al. 2012). Otros estudios resaltan, también, el impacto negativo de la quema anual de los pastizales, práctica de manejo utilizada para favorecer el rebrote de pastos tiernos en los campos ganaderos. El fuego recurrente sobre los pastizales altera su estructura, impidiendo su uso con fines reproductivos por las aves de pastizal (Petry y Krüger 2010, Di Giacomo et al. 2011b). La alta tasa de pérdida de los pastizales, la elevada cantidad de especies amenazadas que estos albergan, y el hecho de que la respuesta a la actividad ganadera es especie-específica, hacen de la investigación de la respuesta de las especies amenazadas a esta actividad productiva una necesidad imperativa para generar recomendaciones para su conservación.

1.3. Especies de estudio

Las especies de estudio de la tesis son aves endémicas de los pastizales del cono sur de Sudamérica que se encuentran bajo distintos grados de amenaza de extinción. Las especies estudiadas son el Yetapá de collar (*Alectrurus risora*) y el Capuchino Iberá (*Sporophila iberaensis*).

1.3.1. Yetapá de collar

El Yetapá de collar es un ave endémica de los pastizales que se encuentra categorizado como Vulnerable a nivel mundial (BirdLife International 2016). La distribución histórica de la especie comprendía el sudeste de Paraguay, el sudeste de Brasil, Uruguay, y Argentina, llegando hasta la provincia de Buenos Aires (BirdLife International 2016). Actualmente, se encuentra extinta en Brasil y Uruguay, mientras que quedan pequeñas poblaciones remanentes en el sudeste de Paraguay y nordeste argentino. Se la considera amenazada tanto por la gran reducción registrada en su área de distribución, que en la Argentina se estima fue del 90%, como por el riesgo de que su hábitat remanente sea transformado para la agricultura extensiva y la plantación de pinos y eucaliptos (Di Giacomo y Di Giacomo 2004, BirdLife International 2016).

El Yetapá de collar pertenece a la familia de los tiránidos, familia de aves insectívoras endémica de América. La especie se alimenta de artrópodos como orugas, libélulas, dípteros, y ortópteros, entre otros, que cazan principalmente en vuelo (Di Giacomo y Di Giacomo 2004). Como es característico de la subfamilia Fluvicolinae, el Yetapá de collar presenta un marcado dimorfismo y dicromatismo sexual (Figura 1.1). Los machos adquieren el plumaje característico de los adultos en su segundo año de edad presentando un plumaje muy particular, con las timoneras externas negras modificadas en forma de bandera, altamente elongadas, amplias, y desnudas en la base. Durante el periodo reproductivo, pierde las plumas de la garganta quedando expuesta su piel con una coloración roja intensa, mientras que su cabeza, dorso, y collar son negros, y la parte inferior del pecho y el vientre son blancos (Ridgely y Tudor 1994). Durante el periodo reproductivo su comportamiento es muy conspicuo y realizan despliegues aéreos territoriales y relacionados con la adquisición de parejas (Di Giacomo 2010). Por su lado, las hembras también presentan timoneras externas modificadas, siendo el raquis elongado, y desnudo, finalizando en forma de raqueta en el extremo distal. La coloración de las hembras es menos llamativa que la de los machos, presentando un plumaje mayoritariamente pardo, con el vientre más claro y un collar ocráceo (Ridgely y Tudor 1994). La especie presenta un sistema de apareamiento poligínico, donde, si bien pueden aparearse de forma monógama, el territorio de un macho generalmente abarca el territorio de dos hembras, con observaciones de hasta cuatro hembras dentro del territorio de un mismo macho (Di Giacomo et al. 2011b). Los individuos presentan un comportamiento gregario, es decir, tienden a agruparse, principalmente durante el período reproductivo (BirdLife International 2016).

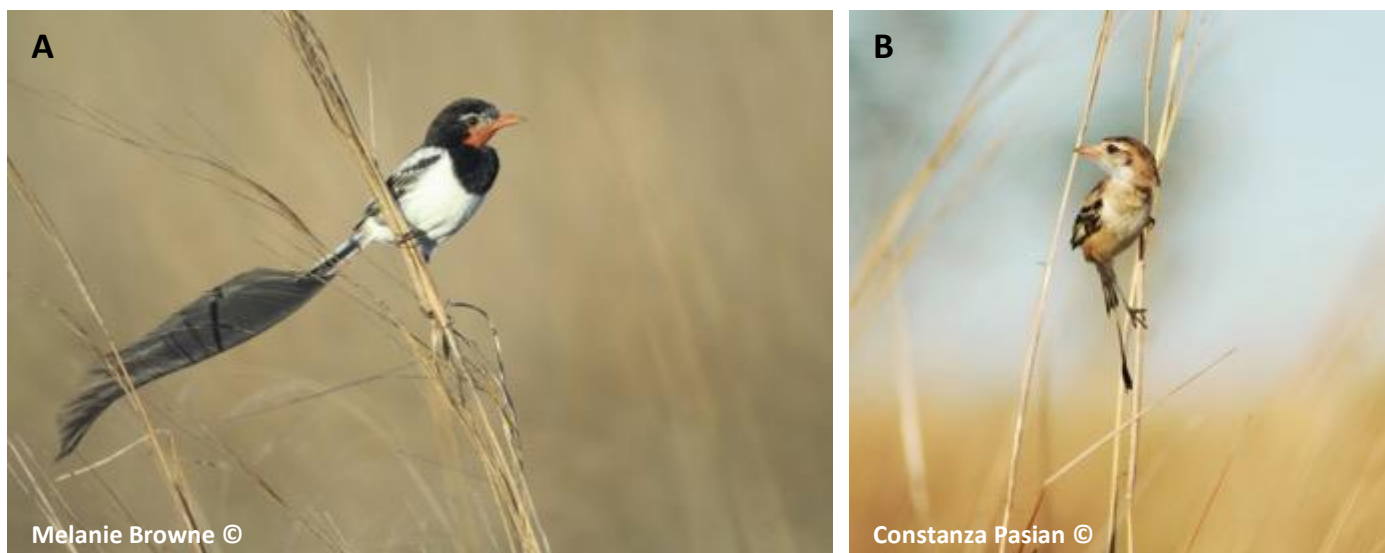


Figura 1.1. Plumaje reproductivo característico de los (A) machos y (B) hembras de Yetapá de collar.

1.3.2. Capuchino Iberá

El género *Sporophila* está constituido por aproximadamente 43 especies de pequeños semilleros (8-10 g) neotropicales pertenecientes a la familia Thraupidae (Mason y Burns 2013). Los denominados “capuchinos” son un grupo de 10 a 12 especies del género *Sporophila* que presentan un alto grado de simpatría, son fenotípicamente diferenciables, pero, tienen pequeños niveles de divergencia genética y ecológica (Lijtmaer et al. 2004, Campagna et al. 2012, 2018). La mayoría de los capuchinos son migrantes australes que invernán en Brasil y se reproducen en los pastizales subtropicales de norte de Argentina, sur de Brasil, Paraguay y Uruguay (Da Silva 1999). Estas aves son notables en el hecho de que se alimentan de pequeñas semillas de gramíneas y se encuentran, en consecuencia, fuertemente asociados a los pastizales naturales (Da Silva 1999).

Siete especies de capuchinos se encuentran globalmente amenazadas o casi amenazadas como consecuencia de la pérdida de hábitat o del tráfico ilegal (Hilty y Bonan 2019). La limitada área de reproducción de los capuchinos y su susceptibilidad a cambios en el uso del suelo los hace un buen grupo de especies indicadoras para la identificación de áreas importantes para la conservación, tales como las Áreas de Aves Endémicas (Stattersfield et al. 1998) y las Áreas Importantes para la Conservación de las Aves (Di Giacomo 2005, Devenish et al. 2009). Los pastizales del nordeste argentino han sido identificados como una de las

áreas prioritarias para la conservación de los capuchinos del género *Sporophila*, dada la elevada diversidad de especies que el género presenta en la región (Da Silva 1999). De todas formas, estos pastizales, como postulamos anteriormente, se encuentran bajo una gran presión antrópica por el aumento masivo de la industria forestal y de la presión ganadera (Di Giacomo et al. 2010, Viglizzo et al. 2011, Azpiroz et al. 2012).

El Capuchino Iberá (*Sporophila iberaensis*) es una especie de capuchino recientemente descrita que ha sido categorizada como En Peligro por la UICN (Di Giacomo y Kopuchian 2016, BirdLife International 2017a). Esta clasificación está basada en el pequeño tamaño poblacional y su altamente restringida área de reproducción (BirdLife International 2017a). Los registros del Capuchino Iberá se encuentran limitados al noreste argentino y al sudeste paraguay, con dos recientes observaciones en el sur de Brasil (Di Giacomo y Kopuchian 2016, Galluppi-Selich et al. 2018). Sin embargo, el único sitio reproductivo conocido de la especie son los Esteros del Iberá, una vasta red de esteros, lagunas, y pastizales localizado en el noreste de Argentina (Turbek et al. 2019). Dado el reciente descubrimiento de la especie, la biología del Capuchino Iberá es poco conocida y sus requerimientos reproductivos, estatus migratorio, y amenazas son aún desconocidos.

Como los otros capuchinos, el Capuchino Iberá presenta dimorfismo sexual (Figura 1.2). Los machos se diferencian de otros capuchinos por el plumaje contrastante gris plomizo en la corona y frente, y marrón negruzco en la garganta y nuca (Di Giacomo y Kopuchian 2016). La espalda y rabadilla presentan un plumaje marrón o marrón oliva, mientras que el pecho, vientre y abdomen son de un tono amarillo pálido a canela (Di Giacomo y Kopuchian 2016). Las hembras presentan un plumaje pardo-oliváceo en el dorso y ocráceo en el vientre y son indistinguibles de las hembras de otras especies de *Sporophila*.



Figura 1.2. Plumaje reproductivo característico de los (A) machos de Capuchino Iberá y de las (B) hembras de capuchinos del género *Sporophila*.

1.4. Objetivos de la tesis

El objetivo general de la tesis fue evaluar el impacto de la ganadería en la biología reproductiva de dos aves amenazadas de pastizal, para así poder identificar las condiciones de los pastizales ganaderos en las que estas pueden persistir. Para abordar esta pregunta, y con el fin de obtener una buena representación del impacto de la ganadería en la biología reproductiva de las aves amenazadas de pastizal, decidimos evaluar tanto el efecto directo (i.e. el efecto *in situ* de la actividad ganadera) como el efecto indirecto de esta actividad. Como postulamos anteriormente, los conflictos depredador-ganado acompañan a la actividad ganadera, y la pérdida de los grandes carnívoros puede desencadenar efectos en cascada con consecuencias negativas sobre la biodiversidad de niveles tróficos inferiores, entre ellos, las aves. Dado el diferente contexto histórico de la actividad ganadera en el nordeste argentino, donde en algunas localidades se practica desde mediados del siglo XVII (Carnevali 1994), mientras que en otras esta es una práctica más reciente, datando de inicios del siglo XX (Valenzuela de Mari 2002), decidimos investigar si la diferencia temporal del impacto de la actividad ganadera desencadenó un efecto en cascada, instigando el fenómeno de liberación de mesodepredadores, y teniendo este fenómeno repercusiones negativas en la biología reproductiva de las aves amenazadas de pastizal.

Así, desarrollamos los siguientes objetivos específicos:

1. Investigar la biología reproductiva de las aves amenazadas de interés en áreas dedicadas a la conservación para obtener una línea de base de los valores de sus parámetro reproductivos.
2. Comparar la biología reproductiva de las aves amenazadas de pastizal en dos áreas protegidas que difieren en su contexto histórico de la actividad ganadera.
3. Evaluar el impacto directo de la actividad ganadera sobre la biología reproductiva de las aves amenazadas de pastizal.
4. Identificar las medidas de manejo que maximizan el éxito reproductivo de las especies de aves amenazadas en pastizales que se encuentran bajo manejo ganadero y bajo manejo de conservación en el nordeste argentino.

Para responder a los objetivos específicos de la tesis, trabajamos en tres sitios de estudio, cada uno representando un escenario ecológico distinto (Figura 1.3). (A) La Reserva El Bagual, ubicada en Formosa, cuenta con un contexto de impacto ganadero reciente, donde los depredadores tope presentan poblaciones estables, pero que carece del impacto directo de la actividad ganadera (i.e. no hay presencia de ganado en el sitio de estudio). (B) El Parque Nacional Iberá, ubicado en Corrientes donde la actividad ganadera data del siglo XVII, donde los depredadores tope se encuentran localmente extintos y el ganado fue retirado unos pocos años antes de la creación del Parque. (C) Campos actualmente dedicados a la producción ganadera en la provincia de Corrientes.

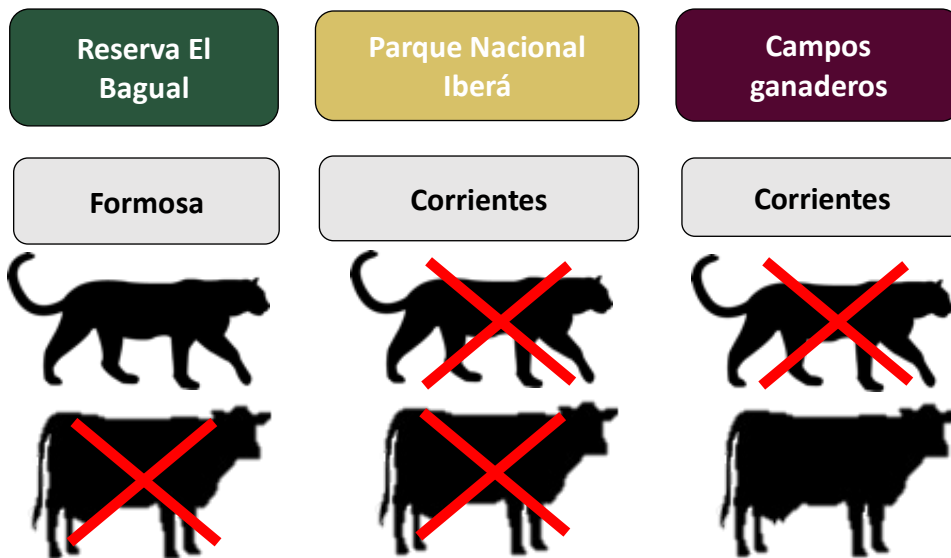


Figura 1.3. Esquema del contexto ecológico de los distintos sitios de estudio.

1.5. Organización de la tesis

La tesis se encuentra organizada en seis capítulos. En el capítulo de introducción (**Capítulo 1**) presentamos el marco teórico, justificamos la relevancia de nuestro estudio, y exponemos las especies de estudio y los objetivos de la tesis. En el **Capítulo 2** describimos los sitios de estudio y detallamos los métodos generales utilizados para la toma y análisis de datos utilizados para responder a los objetivos planteados. En el **Capítulo 3** respondemos al primer objetivo específico utilizando al Capuchino Iberá como especie de estudio. Describimos su biología reproductiva y discutimos las principales amenazas detectadas para la especie. En el **Capítulo 4** respondemos al segundo objetivo específico realizando un estudio comparativo entre dos áreas protegidas que difieren en su contexto histórico de la actividad ganadera y en la presencia de depredadores tope. Estudiamos la comunidad de depredadores para determinar si hay evidencias de una liberación de mesodepredadores y, finalmente, comparamos la biología reproductiva de la especie de estudio de este capítulo, el Yetapá de collar, y los depredadores de nidos identificados para determinar si la liberación de mesodepredadores puede estar afectando negativamente a las aves amenazadas de pastizal. En el **Capítulo 5** respondemos al tercer objetivo específico y evaluamos el efecto de la ganadería sobre la biología reproductiva del Yetapá de collar y del Capuchino Iberá, comparando los parámetros reproductivos de estas especies en áreas ganaderas y en áreas dedicadas a la conservación. Finalmente, y en base a los resultados obtenidos, en el **Capítulo 6** respondemos al cuarto objetivo específico. En este último capítulo describimos las

principales amenazas identificadas que las aves de pastizal afrontan y discutimos las medidas de manejo detectadas que maximizan el éxito reproductivo de las especies de aves amenazadas en pastizales que se encuentran bajo manejo ganadero y bajo manejo de conservación en el nordeste argentino.

Capítulo 2: Métodos generales

2.1. Sitios de estudio

El trabajo de campo realizado para la colecta de datos fue realizado en tres áreas de estudio: la Reserva El Bagual, el Parque Nacional Iberá, y en campos ganaderos de la región del Iberá (Figura 2.1). Los sitios de estudio se encuentran en el Chaco Húmedo, la región oriental del Gran Chaco, también conocido como el distrito Oriental del Dominio Chaqueño (Carnevali 1994, Di Giacomo y Krapovickas 2005, Fontana 2018, Oyarzabal et al. 2018). El Chaco Húmedo es una gran llanura que se distingue por su exceso de humedad que resulta en un mosaico complejo de ambientes dependientes del relieve y del régimen hídrico. Este mosaico de ambientes está formado por bosques, palmares, bosques ribereños, ríos, lagunas, esteros, bañados, y cañadas, y alberga una gran biodiversidad (Di Giacomo y Krapovickas 2005, Fontana 2018, Oyarzabal et al. 2018).

El clima de los sitios de estudio es subtropical húmedo, presentando una escasa variación térmica anual, con heladas entre junio y agosto y sin estación seca marcada. La temperatura media es de 22°C, siendo la media del mes de enero de 28°C y del mes de julio de 17°C. Las máximas registradas son de 46.5°C y las mínimas de -5°C. El régimen pluvial es abundante y frecuente, superando los 1500 mm anuales, siendo la época más lluviosa la de primavera-verano, con un máximo secundario en primavera, y siendo la época más seca la de invierno (Carnevali 1994, Di Giacomo y Krapovickas 2005, Fontana 2018).

2.1.1. Áreas protegidas

2.1.1.1. Reserva El Bagual

La Reserva El Bagual (REB, 28.1869°S, 58.8550°O) tiene una extensión de 3 300 ha y se encuentra en el extremo sudeste de la provincia de Formosa (Figura 2.1). El paisaje del sitio de estudio consiste en una sabana abierta con una pendiente gradual que resulta en un gradiente de humedad y profundidad del suelo en función de los cuales se forman distintas comunidades vegetales (Figura 2.2). Los pastizales de *Imperata brasiliensis*, comúnmente conocida como chajapé, y *Andropogon lateralis*, conocida como paja colorada o capií puitá, se forman sobre las lomadas arenosas, es decir, en los sectores más elevados con suelos

profundos y bien drenados. Las lomadas de REB cuentan con la presencia de arbustos aislados o agrupados en pequeños parches con especies de los géneros *Baccharis*, *Eupatorium* y *Vernonia*. Adyacentes a estos pastizales se encuentran otras planicies donde se forman los pajonales de *Sorghastrum setosum*, conocida como paja amarilla. Estos pajonales se caracterizan por tener problemas de drenaje, lo que resulta en pastizales húmedos, aunque menos profundos que los bañados. Los bañados se caracterizan por tener una mayor permanencia de agua y por estar dominados por *Paspalum intermedium*, comúnmente conocida como paja boba. En las zonas aún más profundas, codomina con *P. intermedium* la ciperácea *Rhynchospora scutellata* y en el borde de los humedales la especie dominante es *Coleataenia prionitis*, comúnmente conocida como paja de techar (Di Giacomo y Krapovickas 2005).

A finales del 2003, REB fue declarada como Área Importante para la Conservación de las Aves (AICA), la primera de 20 AICAs identificadas en el Chaco Húmedo. Esto se debe principalmente al estado de conservación de sus pastizales, donde se encuentran poblaciones de aves globalmente amenazadas, como, por ejemplo, *Alectrurus risora*, *Culicivora caudacuta*, *Sporophila palustris*, y *Sporophila cinnamomea* (Di Giacomo 2005).

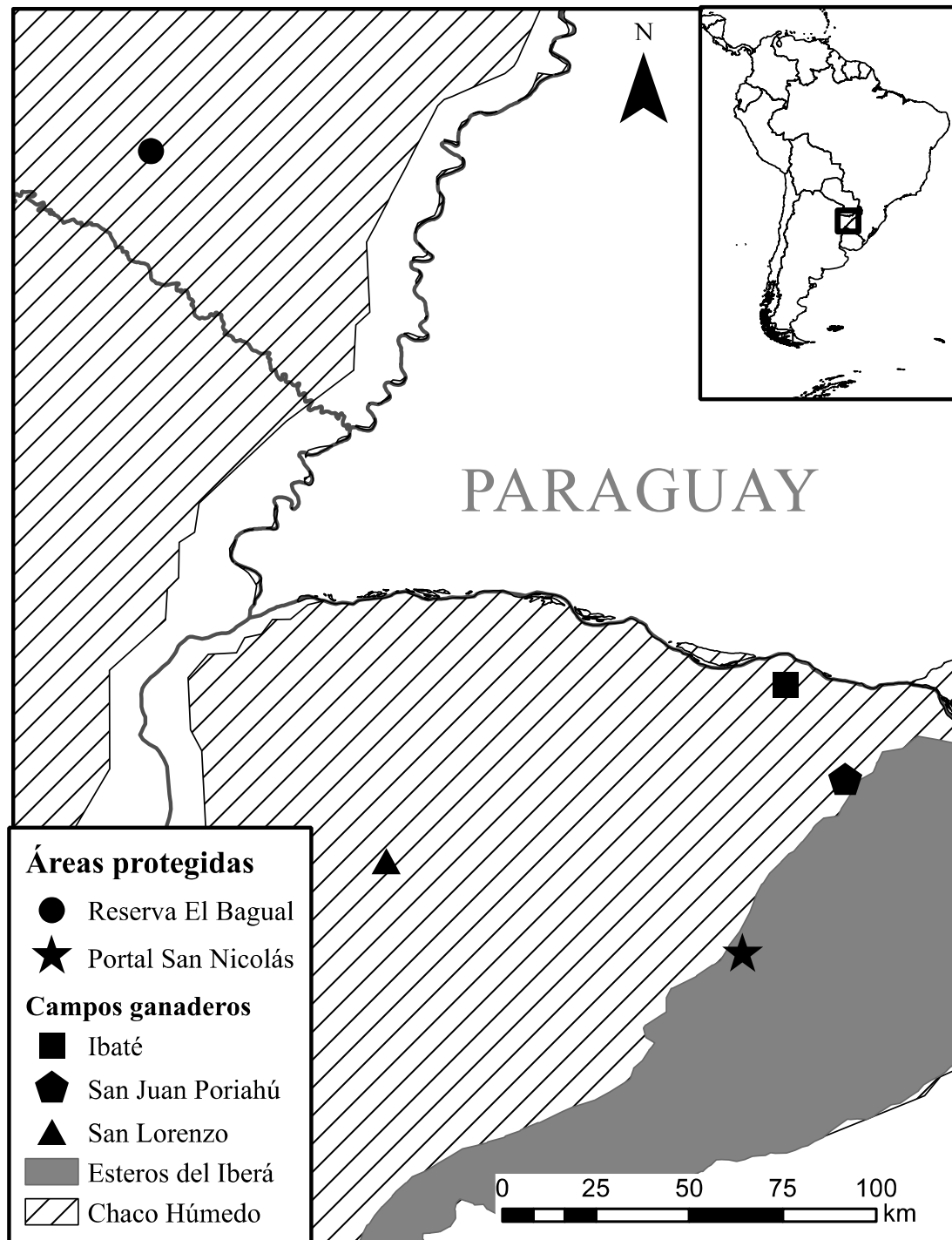


Figura 2.1. Ubicación de los sitios de estudio la Reserva El Bagual, el Portal San Nicolás (Parque Nacional Iberá), y los campos ganaderos (Ibaté, San Lorenzo, San Juan Poriahú).



Figura 2.2. Pastizales representativos de la Reserva El Bagual.

2.1.1.2. Parque Nacional Iberá

El Portal San Nicolás (28.1282°S, 57.4346°O) se encuentra dentro del Parque Nacional Iberá (PNI), y tiene una extensión de 16 780 ha (Figura 2.1). El portal se encuentra en los Esteros del Iberá, ubicados en el centro de la provincia de Corrientes, y abarcan una extensión de 13 000 km². Los Esteros del Iberá están constituidos por un mosaico de diferentes hábitats, como esteros, lagunas, arroyos, ríos, bañados, pastizales, e isletas de bosques (Burkart et al. 1999, Fontana 2017).

La historia de protección del Iberá comenzó en 1983 con la creación de la Reserva Provincial Natural Iberá, que comprende unas 750 000 ha. Posteriormente, se creó el Parque Provincial Iberá, un núcleo de conservación estricta de unas 550 000 ha de vegetación acuática. La Reserva Provincial Natural Iberá incluye tierras de propiedad privada donde se desarrollan actividades productivas (Accattoli 2018). En 2016 se inició la donación de cuatro núcleos, totalizando 150 000 ha, a la Administración de Parques Nacionales para crear el Parque Iberá, compuesto por el Parque Nacional y la Reserva Nacional Iberá.

El paisaje del sitio de estudio es similar al de REB, con diferencias en las especies dominantes de las distintas comunidades vegetales. Así, las lomadas arenosas están dominadas por *A. lateralis* (Figura 2.3). Estos pastizales de gramíneas altas y perennes cuentan con escasos arbustos. Por un lado, las zonas bajas están dominadas por pastizales de *Paspalum durifolium*, comúnmente referidos como pastizales o pajonales de pasto azul o capií apereá (Figura 2.3). Los suelos donde crece esta vegetación palustre están casi siempre saturados de agua y fluctúan entre inundaciones y/o anegamientos, con niveles de agua entre 10 y 20 cm, a sequías relativas varias veces al año. Contiguos a estos pastizales, en las zonas de agua permanente de circulación muy lenta y de una profundidad que oscila entre 50 y 120 cm, se forman los pajonales de *Rhynchospora corymbosa*, comúnmente conocida como cortadera, y los pirizales de *Cyperus giganteus*, en las zonas aún más profundas. Finalmente, se encuentran las lagunas o esteros (Carnevali 1994, Fontana 2017, Fontana 2018).





Figura 2.3. Pastizales representativos del Portal San Nicolás (Parque Nacional Iberá). (A-B) Pastizales de la lomada arenosa dominados por paja colorada (*Andropogon lateralis*). (C-D) Pastizales inundables dominados por pasto azul (*Paspalum durifolium*).

2.1.2. Áreas ganaderas

Trabajamos en un total de 3 áreas dedicadas a la producción ganadera dónde encontramos poblaciones de Yetapá de collar y del Capuchino Iberá: San Juan Poriahú, Ibaté, y 3 campos de la zona de la costa del San Lorenzo (Figura 2.1). Por motivos logísticos, realizamos la búsqueda de nidos de Yetapá de collar en todos los campos, mientras que únicamente buscamos nidos del Capuchino Iberá en San Juan Poriahú. Los malezales, conocidos como *iby baí* en guaraní, que significa suelo malo, son el ambiente dominante de estos sitios de estudio. Los malezales se caracterizan por estar inundados alrededor de la mitad del año y tener microrelieves en el suelo. Así, se genera una red de pequeños canales por donde escurre el agua, con anchos y profundidades variables, comúnmente de entre 20 y 50 cm y entre 10 y 60 cm, respectivamente. En el nivel del suelo original quedan entonces unos pequeños montículos de sección irregular con anchos de entre 40 y 60 cm. En consecuencia, se encuentran dos comunidades vegetales, la que se arraiga en los montículos, principalmente compuesta por gramíneas adaptadas a la gran variabilidad de la columna de agua, y la que crece en los canalículos, que alterna en función de la dinámica del agua (i.e. acuáticas, palustres, y terrestres; Carnevali 1994, Calvi 2015, Fontana 2018, Oyarzabal 2018). Los malezales son originados por factores bióticos y edáficos poco conocidos y consolidados por procesos antrópicos como el fuego y pastoreo (Carnevali 1994).

2.1.2.1. San Juan Poriahú

La Estancia San Juan Poriahú (27.7108°S, 57.1880°O) se encuentra en el departamento de San Miguel y tiene una superficie estimada de 13 000 ha. La estancia se encuentra dentro de la Reserva Provincial Iberá, por lo que en ella se encuentran los ambientes típicos de estos: esteros, canales, embalsados, bañados, lagunas abiertas, pastizales, e isletas de monte. La presencia de ciertas especies de aves amenazadas de pastizal, como *Anthus nattereri*, *A. risora*, *X. dominicanus*, y de capuchinos del género *Sporophila*, llevó a que la estancia fuera declarada como un AICA (Di Giacomo 2005). La especie de gramínea dominante de los malezales donde se llevó a cabo el muestreo en este campo es *A. lateralis* (Figura 2.4).

2.1.2.2. Campos de la zona de la costa del San Lorenzo

En la zona de la costa del San Lorenzo, en el departamento de Mburucuyá, trabajamos en potreros de tres campos distintos: La Firmeza (27.9083°S, 58.2918°O), Don Roberto (27.8974°S, 58.2828°O), y un campo que no se encuentra administrado (27.8922°S, 58.2635°O), pero que, al no contar con alambrado, algunos productores hacen uso de él. Nos referiremos a lo largo de la tesis a este conjunto de potreros como “San Lorenzo”, que abarcan aproximadamente 700 ha. Los potreros estudiados se encuentran en un área deprimida saturada en agua que forman un malezal dominado por *Paspalum* spp. con palmares aislados de *Copernicia alba* (Figura 2.4).

2.1.2.3. Ibaté

El campo Ibaté (27.4851°S, 57.3303°O) se encuentra en el departamento de General Paz. El potrero donde realizamos los muestreos tiene una superficie de aproximadamente 600 ha y la especie dominante del malezal es *Andropogon bicornis* (Figura 2.4).



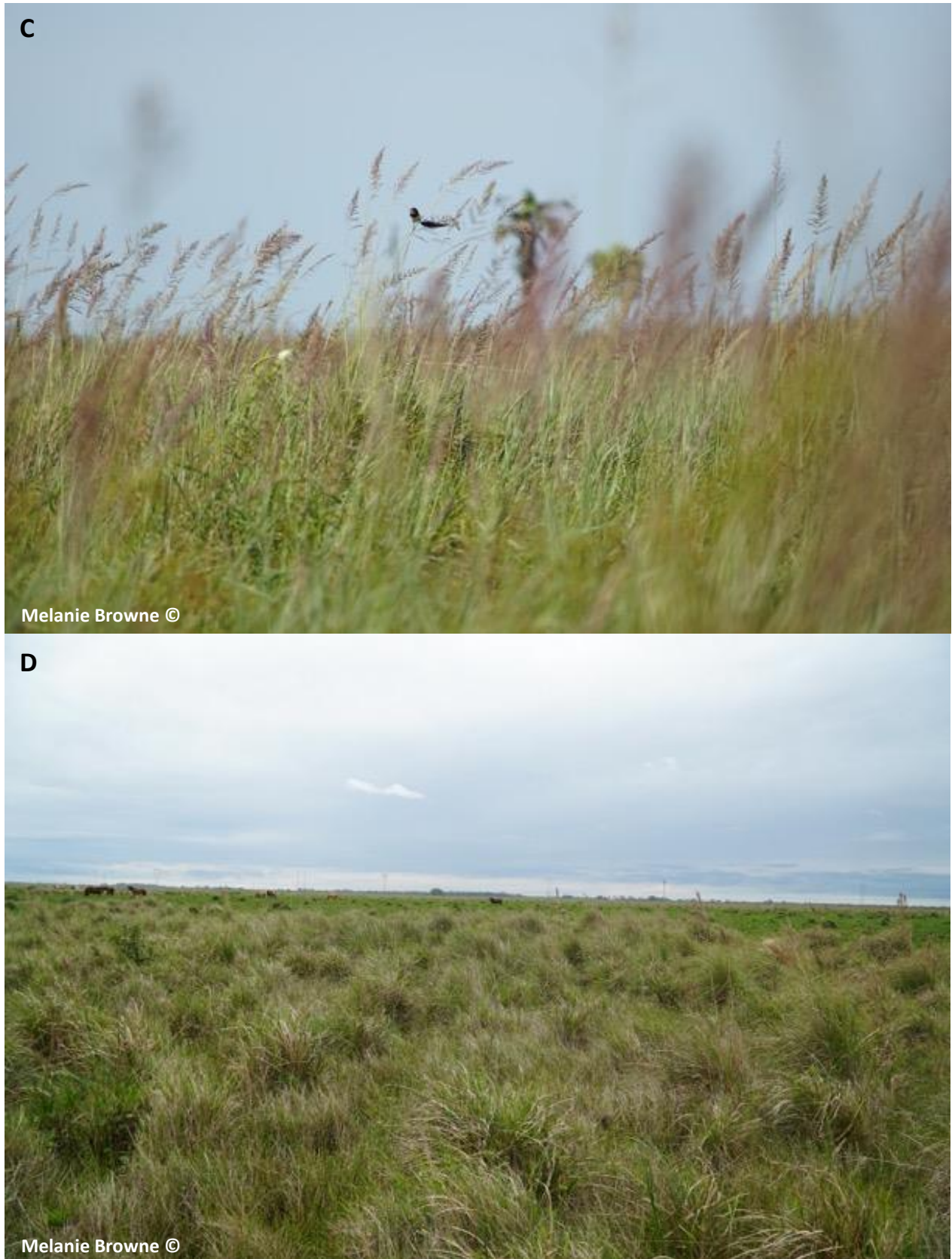


Figura 2.4. Ambiente representativo de los campos ganaderos: (A) malezales dominados por paja colorada (*Andropogon lateralis*), (B-C) *Paspalum* spp., y (D) *Andropogon bicornis*.

2.1.3. Contexto histórico y manejo actual de los sitios de estudio

2.1.3.1. Reserva El Bagual

La Reserva El Bagual cuenta con una superficie de 3500 ha y está incluida en la Estancia El Bagual, que abarca una superficie de 18 600 ha. La Estancia El Bagual es un establecimiento que se dedica a la ganadería extensiva en pastizales naturales. En el año 1985 se creó la Reserva El Bagual y se retiró el ganado de la misma, y desde el año 1995 se encuentra a cargo del Departamento de Conservación de Aves Argentinas. Previo al establecimiento de la Reserva El Bagual en los pastizales de *I. brasiliensis* se practicaba el cultivo de sorgo y algodón (Di Giacomo y Krapovickas 2005).

La caza se encuentra totalmente prohibida desde el 2004 y REB cuenta con un plan de manejo del fuego cuyo objetivo principal es proteger el ambiente reproductivo de las aves amenazadas de pastizal. Así, se diseñó y construyó un sistema de cortafuegos para prevenir los incendios descontrolados y la invasión del pastizal por especies leñosas (Di Giacomo 2010). Los cortafuegos permiten realizar quemas prescriptas para controlar la biomasa de alto poder combustible.

2.1.3.2. Parque Nacional Iberá

San Nicolás fue una estancia dedicada a la ganadería administrada por la empresa ganadera Bouvril S.A hasta que fue adquirida por The Conservation Land Trust en el año 2002, momento en el que fue designada como área protegida privada. La remoción del ganado finalizó en el 2009 y la propiedad fue donada a la Administración de Parques Nacionales en el 2017 para ser incorporada a la red de áreas protegidas que conforman el Parque Nacional Iberá.

Desde su designación como área protegida, la caza quedó totalmente prohibida y actualmente el Portal San Nicolás está sometido a un plan de manejo de quemas prescriptas a fin de mantener la estructura del pastizal y de reducir la carga de combustible (pasto seco acumulado) para así evitar los fuegos descontrolados. El período propuesto para las quemas de los pastizales de *A. lateralis* es invierno (julio-agosto) con el objetivo de alcanzar como mínimo anual un 30% de superficie de pastizal quemado para generar una matriz heterogénea de ambientes (Accattoli 2018). Los pastizales de *P. durifolium* no están sujetos a un periodo particular de quema, estas se planificarán en función de la continuidad del

combustible y de cuan secos se encuentren, con un máximo anual de superficie quemada del 30%. Las quemas quedan prohibidas en el periodo reproductivo de las aves de pastizal, considerado entre el 15 de septiembre y el 15 de diciembre. Siguiendo las recomendaciones de Di Giacomo et al. (2011a), el cronograma de quemas prescriptas fue programado para que cada unidad sea quemada cada 3 años como máximo (Accattoli 2018).

El ganado se encuentra actualmente excluido de ambas áreas protegidas, siendo los herbívoros de mayor tamaño presentes en los pastizales el ciervo de los pantanos (*Blastocerus dichotomus*) y el carpincho (*Hydrochoerus hydrochaeris*).

2.1.3.3. Áreas ganaderas

La estancia San Juan Poriahú se dedica a la producción ganadera desde la época de las misiones jesuíticas que administraron el área entre 1630 y 1767 (Fraga 2001). Actualmente, y habiendo sido pionera en este aspecto, también se desarrolla la actividad de ecoturismo en la estancia, por lo que el manejo del campo se enfoca tanto en la actividad productiva ganadera como en la conservación. Por lo tanto, la caza está prohibida, así como el acceso de los perros al área productiva. La carga ganadera de San Juan Poriahú es de aproximadamente 0.45 cabezas por hectárea.

El potrero donde se trabajó en Ibaté había sido utilizado para la producción arrocerá hasta que en el 2007 se reemplazó esta práctica por la introducción del ganado. La carga ganadera del potrero es de 0.3 cabezas por hectárea. Finalmente, los campos de San Lorenzo (i.e. La Firmeza y Don Roberto) tienen una carga ganadera de 0.5 cabeza por hectárea.

Ninguno de estos campos realiza quemas anuales de la totalidad de los potreros donde se encuentran las especies de estudio. Sin embargo, entre julio y septiembre se realizan quemas parciales en los campos de San Lorenzo, siendo el avance del fuego frenado por la columna de agua del malezal. Los campos de San Juan Poriahú y de Ibaté no realizan quemas anuales.

2.2. Búsqueda y monitoreo de los nidos

Realizamos búsquedas intensivas de nidos de las aves de pastizal de interés durante su período reproductivo. El período reproductivo del Yetapá de collar inicia en finales de

agosto y finaliza en principios de enero, mientras que el del Capuchino Iberá se extiende entre los meses de octubre y diciembre. Las búsquedas fueron llevadas a cabo entre el 2015 y 2018 en los pastizales de REB y PNI, mientras que en las temporadas reproductivas de 2018 y 2019 los esfuerzos se abocaron en los campos ganaderos en la región del Iberá.

La búsqueda de nidos se realizó mediante la observación directa de la conducta reproductiva (Martin y Geupel 1993; Figura 2.5). Identificamos los territorios mediante el seguimiento de los machos, que son más conspicuos. En el caso del Yetapá de collar, los machos realizan despliegues aéreos, mientras que los capuchinos vocalizan sobre una percha elevada. Una vez hallados los territorios, se prosiguió con el seguimiento de las hembras para la búsqueda de los nidos ya que únicamente las hembras construyen, incuban, y alimentan los pichones en el caso del Yetapá de collar y que en el caso de los capuchinos los machos únicamente participan en la provisión de alimentos a los pichones (Martin y Geupel 1993, Di Giacomo et al. 2011b). Dado que las hembras de Capuchino son indistintas al ojo humano, se determinó a las hembras de Capuchino Iberá mediante la identificación del macho defensor del territorio, utilizando su plumaje y canto (Di Giacomo y Kopuchian 2016).

Los nidos encontrados fueron georreferenciados con un dispositivo GPS (Garmin International, Olathe, Kansas, USA) y marcados con una pequeña cinta (i.e. de una longitud inferior a 5 cm) colocada a una distancia mínima de 1 m del nido (Winter et al. 2003). La cinta ayudó en la identificación del nido, particularmente en zonas de pastizal muy denso, disminuyendo la cantidad de tiempo transcurrido en la zona del nido. Visitamos los nidos cada 2–4 días, registrando la cantidad de huevos o pichones, hasta registrar su éxito o fracaso (Figura 2.5).



Figura 2.5. (A y C) Búsqueda y (B) monitoreo de nidos.

2.3. Detección de depredadores de nidos

Colocamos cámaras trampa Reconyx HyperFire HC500 (Reconyx, Holmen, Wisconsin, USA) a una distancia aproximada de 1 m de los nidos, priorizando los nidos de Yetapá de collar (Figura 2.6). Programamos las cámaras trampa para que tomen 3 fotografías por disparo, con un intervalo de 1 s por fotografía, sin periodo de silencio. Una vez finalizada la actividad del nido, revisamos las fotografías para identificar los depredadores de nidos registrados.



Figura 2.6. Cámaras trampa colocadas en la cercanía de los nidos del (A) Capuchino Iberá y (B) Yetapá de collar.

2.4. Medidas de vegetación

Una vez finalizada la actividad de cada nido, se procedió a tomaron medidas del sitio del nido y, también, se tomaron medidas de la estructura de la vegetación en el parche del nido y en puntos aleatorios. Todas las medidas fueron tomadas en centímetros.

2.4.1. Medidas del sitio del nido

Las variables del sitio del nido incluyeron: (1) la especie de la planta sostén sobre la que se construyó el nido, (2) la altura de la planta sostén, (3) la altura del nido, es decir, la distancia vertical desde el suelo hasta la base del nido, y (4) el grado de ocultamiento del nido. No se tomaron mediciones de la altura de la planta sostén y de la altura del nido en REB. A su vez, no pudimos tomar estas medidas en los casos en que los nidos aún estaban activos cuando dejamos el campo, cuando la identificación de la planta sostén no era certera (i.e. en los casos en que los nidos cayeron de la planta sustrato), o cuando la altura del nido fue alterada por la acción de depredadores o de tormentas que volcaron los nidos.

A partir de la temporada reproductiva del 2017 estimamos el grado de ocultamiento de los nidos. Las medidas de ocultamiento fueron tomadas una vez finalizada la actividad del nido y utilizamos discos de cartón de la medida máxima del diámetro externo de los nidos, es decir, de 7 o 13 cm de diámetro para los nidos del Capuchino Iberá y del Yetapá de collar, respectivamente. Los discos contaban con un dibujo de grilla de cuadrados de 1 cm de lado y

fueron colocados sobre el nido para estimar el ocultamiento superior y dentro del nido para estimar el ocultamiento lateral (Figura 2.7). Tomamos fotografías de los discos en ambas posiciones a 1 m de distancia. Posteriormente, contamos la cantidad de cuadrados expuestos (i.e. no cubiertos por la vegetación) y calculamos el ocultamiento del nido como 1 menos la proporción de cuadrados expuestos, de modo que los nidos mejor ocultos recibieron un valor más elevado que los más visibles (Davis 2005).

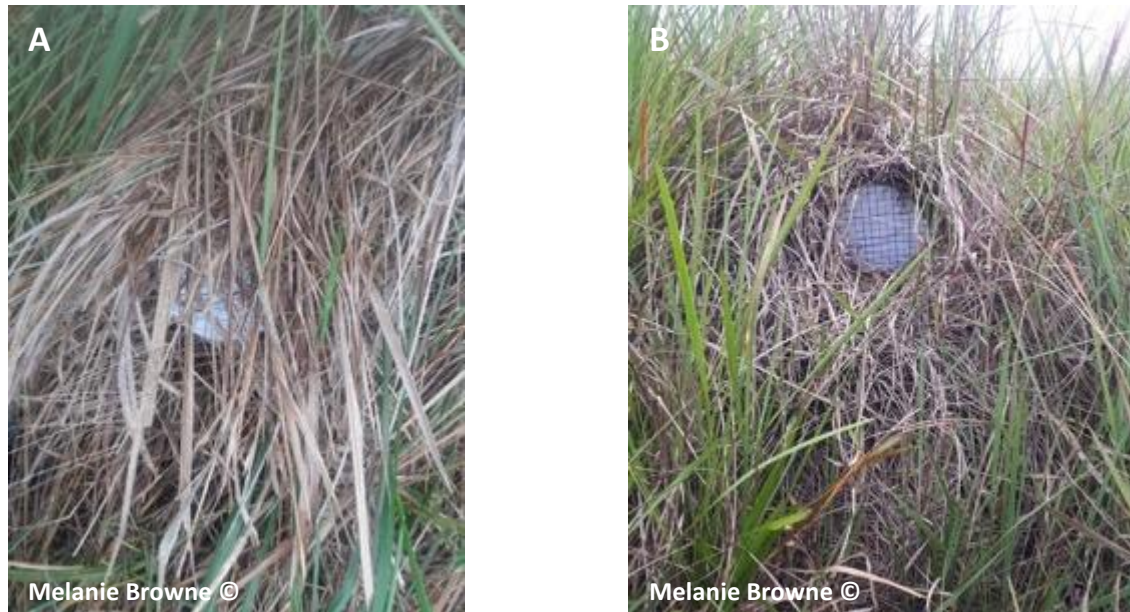


Figura 2.7. Fotografías de los discos colocados en los nidos desde el punto de vista (A) superior y (B) lateral.

2.4.2. Estructura de la vegetación

Las medidas de la estructura de la vegetación fueron tomadas a partir del 2018 en (1) el parche del nido, (2) puntos aleatorios dentro del territorio de las hembras, y (3) puntos aleatorios de campos ganaderos sin nidos de las especies amenazadas de pastizal estudiadas.

Para estimar la vegetación del parche del nido se utilizó la planta sostén como punto de referencia para la medición. El punto aleatorio dentro del territorio de las hembras se ubicó a una distancia mínima de 5 m y máxima de 30 m del nido y fue determinado a partir de un set aleatorio de orientaciones y distancias de la planta sustrato. Tomamos las medidas de vegetación evitando los ambientes no utilizados por las especies de estudio (i.e. dominados por *Cyperus* spp.). Los sitios aleatorios de los campos ganaderos sin nidos de las

especies se determinaron de forma aleatoria en potreros donde no se observaron ejemplares de las especies focales de estudio.

Para llevar a cabo estas mediciones utilizamos dos palos unidos entre sí por una cuerda de 5 m. Un extremo se colocó sobre la planta sostén del nido (para la medición del sitio del nido) o en un punto central aleatorio dentro del territorio de la hembra, mientras que el otro extremo se colocó en cada punto cardinal (Nalwanga et al. 2004; Figura 2.8). Se midió la altura de las gramíneas, herbáceas, agua, broza, y montículos según correspondiese en intervalos de 1 m y también se registró la cobertura de gramíneas, herbáceas, agua, broza, y suelo desnudo presentes en cada orientación cardinal (Nalwanga et al. 2004; Figura 2.8).

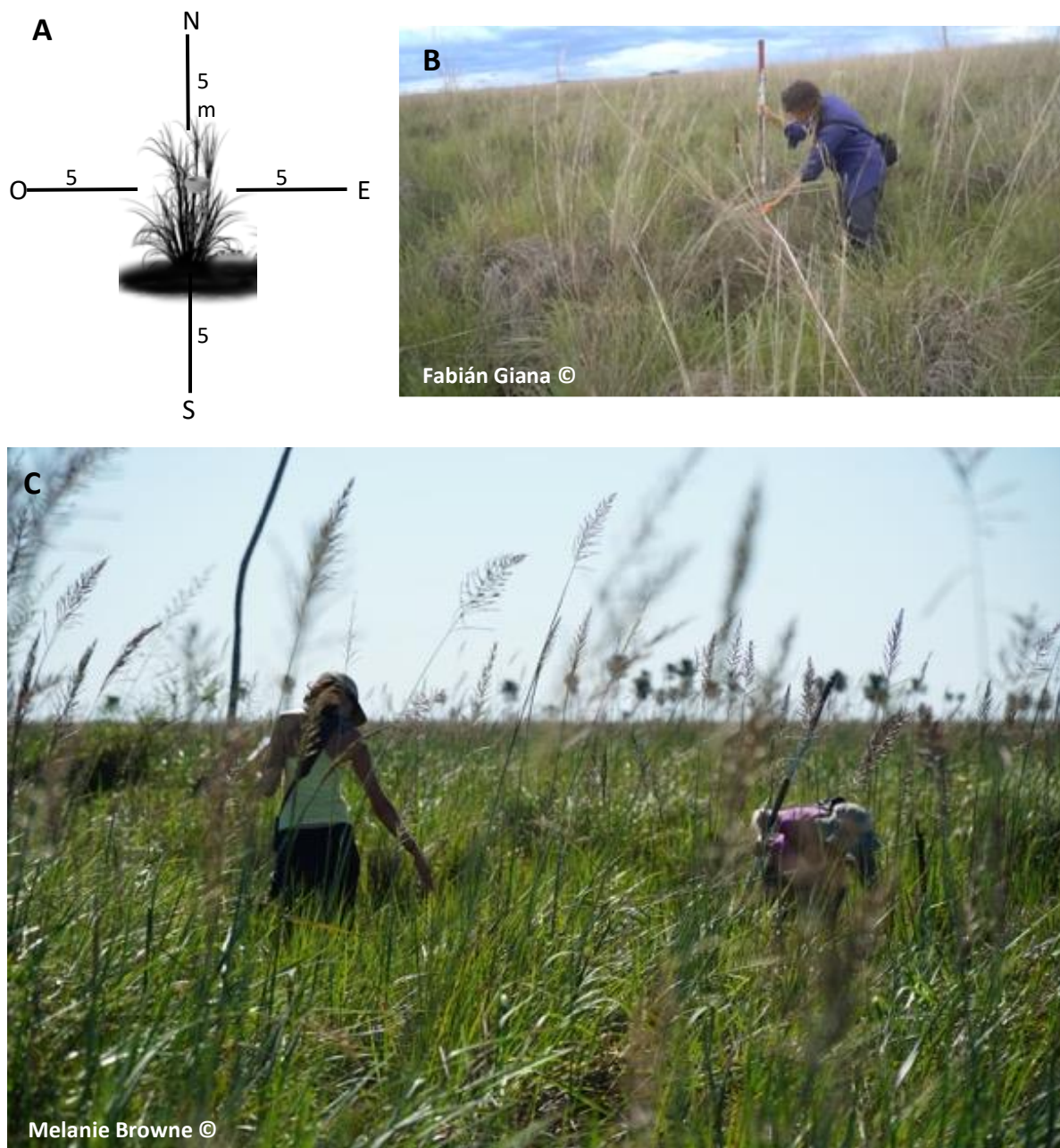


Figura 2.8. (A) Esquema de la toma de datos de la estructura de la vegetación, (B-C) toma de datos y observación de la vegetación.

2.5. Análisis estadísticos

Realizamos todos los análisis estadísticos con el programa R versión 3.6.2 (R Core Team 2019). Usamos el test de Shapiro-Wilks para evaluar si los datos se ajustaban a una distribución normal, aplicando pruebas no paramétricas en el caso en que la normalidad no fuera respetada, considerando un nivel de significancia de $p < 0.05$. Expresamos los resultados como promedio $\pm$ error estándar (EE).

2.5.1. Supervivencia de nidos

Realizamos los análisis de supervivencia de nidos con el Programa MARK versión 9.0 (White y Burnham 1999). El Programa MARK permite la estimación de la tasa de supervivencia diaria (TSD) mediante la construcción de modelos que determinan la influencia de diversas variables en la supervivencia de los nidos. Para incluir un nido en este análisis, se debe cumplir una serie de requisitos, como poder determinar el destino del nido y que este haya tenido contenido expuesto a la depredación, es decir, no se puede incluir nidos abandonados en el estadio de construcción para los que no se haya registrado el inicio de la puesta. A su vez, el Programa MARK requiere la estandarización de las fechas, por lo que determinamos la fecha de inicio de la temporada reproductiva para cada especie de estudio como el primer intento reproductivo registrado en nuestro muestreo. La probabilidad de supervivencia de un nido hipotético de cada especie de estudio fue calculada como TSD^t , siendo el valor de TSD estimado por el modelo nulo, que asume una probabilidad de supervivencia constante, y donde t es la cantidad de días correspondientes a la longitud del ciclo del nido (Dinsmore y Dinsmore 2007).

Para cada especie de estudio construimos modelos con distintas variables de interés para evaluar su efecto en la supervivencia de los nidos. Usamos el criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AIC_c) para seleccionar los modelos. El AIC_c es una medida de la calidad relativa de los modelos donde lo importante es el valor relativo del AIC_c de los modelos considerados. Así, los modelos que mejor se ajustan a los datos son los que obtienen un valor de AIC_c más bajo (Burnham y Anderson 2002).

Comparamos los valores del AIC_c de los modelos con el del modelo nulo que asume una probabilidad de supervivencia constante, $S(.)$ en la notación de MARK (Dinsmore y Dinsmore 2007, Burnham y Anderson 2002). Las variables de los modelos que tenían un valor de AIC_c superior al del modelo nulo fueron descartadas de los próximos análisis y seleccionamos las variables de los modelos que tenían un valor de AIC_c inferior al del modelo nulo para construir modelos aditivos. Así, construimos modelos candidatos combinando las variables de los modelos que tenían un AIC_c inferior al del modelo nulo. A su vez, estimamos el ΔAIC_c , la diferencia entre el AIC_c de cada modelo con respecto al AIC_c del modelo con mayor soporte, para todos los modelos candidatos. Consideramos los modelos candidatos con un ΔAIC_c igual o inferior a 2 como igualmente seleccionados, mientras que el ajuste a los datos

de los modelos con valores superiores no se consideró plausible (Burnham y Anderson 2002). Calculamos los pesos Akaike (w_i) para medir el apoyo relativo de los modelos considerados (Burnham y Anderson 2002).

2.5.2. Estructura de la vegetación

Evaluamos diversas variables asociadas a la estructura de la vegetación para determinar si había diferencias entre los nidos, los puntos aleatorios dentro del territorio de las hembras, y en puntos aleatorios en campos ganaderos sin nidos. Antes de iniciar la construcción de modelos, revisamos: (1) el grado de correlación y de (2) multicolinealidad de las variables, y (3) exploramos gráficamente el ajuste perfecto de las variables explicativas con la variable respuesta. Consideramos las variables con un coeficiente de correlación de Pearson superior a 0.7 como correlacionadas. En estos casos, descartamos una de ellas del proceso de selección de modelos. Evaluamos también el factor de inflación de la variación, para evaluar la presencia de multicolinealidad. Utilizamos un valor de corte de 3, considerando que las variables con un valor superior a este presentaban multicolinealidad y descartamos una de estas, revisando que el factor de inflación del nuevo conjunto de variables consideradas sea menor a 3. Finalmente, no incluimos en la construcción de modelos las variables que presentaban ajuste perfecto con la variable respuesta. El ajuste perfecto ocurre cuando todas las mediciones de una variable se asocian, con una probabilidad de 1, a uno de los dos niveles de la variable respuesta binomial, es decir, toman un único valor para uno de los niveles de la variable respuesta.

Utilizamos un modelo lineal generalizado mixto (GLMM) con un error de distribución binomial, una función de enlace *logit* a fin de explorar las potenciales diferencias en la altura de las variables respuesta. Para la construcción del GLMM, incluimos el sitio de medición de la vegetación como una variable de efecto aleatorio debido a que las medidas de la altura de las variables estaban agrupadas en los sitios. También usamos un modelo lineal generalizado (GLM) con un error de distribución binomial y una función de enlace *logit* para evaluar el efecto de la cobertura de las distintas variables en la selección del sitio de nido. En ambos modelos la variable respuesta es binomial por lo que está compuesta de ceros y unos que representan dos características contrastantes de interés. Así, se pudo contrastar la estructura de la vegetación de: (1) los nidos en diferentes áreas protegidas y ganaderas, (2) de los nidos con respecto a puntos aleatorios dentro del territorio de las hembras, y (3) de los nidos con

respecto a campos ganaderos donde no se encontraron nidos. Para llevar a cabo estos análisis utilizamos el paquete lme4 (Bates et. al. 2015) para realizar los análisis con modelos mixtos y utilizamos el paquete MuMIn (Barton 2019) para la obtención de los resultados de los análisis de los GLMM y de los GLM. Primero, construimos un modelo incluyendo todas las variables explicativas a evaluar (Zuur et al. 2013). Realizamos la selección de variables descartando las que tenían el valor de p más elevado hasta que todas las variables incluidas fuesen significativas o descartar todas las variables (Zuur et al. 2013).

La toma de datos realizada en la Reserva El Bagual fue liderada por Alejandro G. Di Giacomo.

Capítulo 3. Biología reproductiva de aves amenazadas de pastizal. Caso de estudio: *Sporophila iberaensis*^{1,2,3}

3.1. Introducción

El periodo reproductivo es un momento clave de la historia de vida de las aves que conlleva un gran costo energético (Gill 2007). Dos aspectos de la historia de vida de las aves son la longevidad y la fecundidad, que están determinadas por el compromiso entre la tasa reproductiva y de supervivencia anual (Gill 2007). La fecundidad de las especies está determinada por diversas características biológicas, como, por ejemplo, el sistema de apareamiento, el tamaño de puesta, y el cuidado parental, entre otros (Gill 2007). Así, conocer ciertos aspectos de la biología reproductiva resulta fundamental para poder realizar inferencias certeras sobre el estado de una población (Gill 2007).

Los individuos de una especie toman una gran cantidad de decisiones durante el periodo reproductivo para intentar maximizar el éxito de los nidos. Durante la selección del sitio de nidificación las aves buscan, entre otros factores, sitios seguros que estén ocultos de los depredadores (Martin y Roper 1988, Misenhelter y Rotenberry 2000), garantizando a su vez la vigilancia ante potenciales peligros desde el nido (Chiaradia et al. 2019), la protección frente a condiciones climáticas adversas (With y Webb 1993), y la cercanía a fuentes de alimento (Segura y Acevedo 2021). Por otro lado, algunas plantas sostén de los nidos tienen efectos negativos en los componentes del fitness (Schmidt y Whelan 1999, Scheiman et al.

¹ Este capítulo fue publicado en Ornithological Applications (Apéndice A).

Browne, M., S.P. Turbek, C. Pasian, y A.S. Di Giacomo (2021). Low reproductive success of the endangered Iberá Seedeater in its only known breeding site, the Iberá Wetlands, Argentina. Ornithological Applications 123(2):duab008. <https://doi.org/10.1093/ornithapp/duab008>

² Una parte del trabajo de campo fue realizado junto con Sheela P. Turbek, estudiante de doctorado de la Universidad de Colorado. Los datos tomados por Sheela Turbek fueron publicadas en Science (Apéndice B).

Turbek, S.P., M. Browne, A.S. Di Giacomo, C. Kopuchian, W.M. Hochachka, C. Estalles, D.A. Lijtmaer, P.L. Tubaro, L.F. Silveira, I.J. Lovette, R.J. Safran, S.A. Taylor, y L. Campagna (2021). Rapid speciation via the evolution of pre-mating isolation in the Iberá Seedeater. Science:371(6536). <https://www.science.org/doi/10.1126/science.abc0256>

³ A partir de los datos tomado en este capítulo también se publicó en The Wilson Journal of Ornithology (Apéndice C).

Turbek, S.P., M. Browne, C. Pasian, y A.S. Di Giacomo (2019). First nest description of the Iberá Seedeater (*Sporophila iberaensis*). The Wilson Journal of Ornithology 131:156–160.

2003, Lloyd y Martin 2005, Rodewald et al. 2010), debido a características en su fisionomía que pueden facilitar la depredación (Schmidt y Whelan 1999). A su vez, la fidelidad al sitio reproductivo y la filopatría natal en aves migratorias son determinantes ecológicos y genéticos clave de las trayectorias poblacionales (Newton 2008). Obtener valores de línea de base de los parámetros reproductivos de las especies resulta fundamental, no solo para conocer la ecología poblacional de las aves, sino también para identificar medidas de conservación eficientes (Sutherland et al. 2004).

En el presente capítulo describimos la biología reproductiva del Capuchino Iberá (*Sporophila iberaensis*). Esta especie fue recientemente descubierta en áreas protegidas, es decir, en zonas no intervenidas por la ganadería. La biología reproductiva de la otra especie focal de la tesis, el Yetapá de collar (*Alectrurus risora*), se encuentra publicada en The Condor (Di Giacomo et al. 2011b).

El objetivo principal de este capítulo es examinar la biología reproductiva del Capuchino Iberá y la dependencia de la especie a la vegetación de los pastizales. Analizamos los principales parámetros reproductivos de la especie y evaluamos si el uso de distintas plantas sostén afectan al éxito reproductivo. También evaluamos la selección del sitio de nidificación en la especie y la fidelidad al sitio reproductivo. Aumentar el conocimiento de la biología reproductiva del Capuchino Iberá es necesario para poder formular recomendaciones para su conservación basadas en evidencia científica.

3.2. Métodos específicos

3.2.1. Biología reproductiva

Encontramos y monitoreamos un total de 69 nidos durante las temporadas reproductivas del 2016–2018 y colocamos cámaras-trampa en seis nidos durante los estadios de incubación y de pichones siguiendo los métodos previamente detallados (ver Capítulo 2, Figura 3.1).



Figura 3.1. Nidos del Capuchino Iberá durante el estadio de (A) incubación y (B) de pichones.

3.2.2. Anillado y avistamiento

En las temporadas reproductivas de 2016 y 2018, anillamos adultos y pichones de Capuchino Iberá (Figura 3.2). Utilizamos la técnica de playback, que consiste en reproducir el canto de la especie focal con un parlante, para atraer los machos a las redes de niebla. Capturamos a las hembras cerca del nido una vez que los huevos habían eclosionado para evitar la deserción del nido. Los pichones fueron anillados 5–7 días después de haber eclosionado. Anillamos todos los individuos con una combinación única formada por un anillo metálico numerado y por tres anillos de color, colocando dos anillos en cada tarso, para su posterior identificación en el campo. Anillamos un total de 43 machos, 20 hembras, y 31 pichones en 2016 y 2018.

Realizamos avistamientos de los individuos anillados en el sitio de estudio durante las temporadas reproductivas del 2017–2019, aunque no realizamos búsquedas de nidos en la temporada del 2019. Para cada individuo identificado, registramos su ubicación con un dispositivo GPS, la combinación de anillos, el sexo, y, en los casos en los que fuese aplicable, el código del nido (Garmin International, Olathe, Kansas, USA; Figura 3.2). La distancia de avistamiento fue considerada como la distancia entre el último y el primer nido de temporadas reproductivas subsecuentes, o utilizando la ubicación de avistamiento si el individuo no fue asociado a ningún nido. Esta distancia fue estimada en Garmin BaseCamp versión 4.6.3 (Di Giacomo et al. 2011b).

3.2.3. Estructura de la vegetación

Llevamos a cabo las mediciones de la estructura de la vegetación siguiendo el método detallado en el Capítulo 2 para evaluar la selección del sitio de nido del Capuchino Iberá. Tomamos mediciones de la altura de las gramíneas y de la cobertura de gramíneas, herbáceas, y agua en el sitio del nido y en un sitio aleatorio dentro del territorio de la hembra. También, identificamos la especie de planta sostén de los nidos, y la especie de planta central de los puntos aleatorios.

3.2.4. Análisis de datos

3.2.4.1. *Parámetros reproductivos*

Definimos el tamaño de puesta como el número máximo de huevos puestos en un nido, descartando de este análisis los nidos que fueron depredados o abandonados antes de que la hembra hubiese completado la puesta, e incluyendo los nidos en los que la cantidad de huevos se mantuvo constante en al menos dos visitas consecutivas (i.e. la hembra había completado la puesta). Calculamos el éxito de eclosión únicamente para los nidos que fueron encontrados durante el periodo de incubación, que sobrevivieron hasta el estadio de pichones, y que la eclosión se pudo considerar completa (i.e. el número de pichones se mantuvo constante en al menos dos visitas consecutivas).



Figura 3.2. Anillado de individuos: (A) colocación de redes en la zona del nido, (B) anillado, (C) combinación de anillos completa, (D) hembra y (E) macho de Capuchino Iberá antes de ser liberados, y (F) avistamiento de macho anillado.

3.2.4.2. Supervivencia de los nidos

Calculamos las tasas de supervivencia diaria (TSD) con el modelo de supervivencia de nidos del Programa MARK (White y Burnham 1999). La probabilidad de supervivencia de un nido de Capuchino Iberá fue calculada como TSD^t , siendo el valor de TSD el estimado por el modelo nulo y t teniendo un valor de 23 días, que es la longitud del ciclo del nido estimada (Dinsmore y Dinsmore 2007, Turbek et al. 2019). Determinamos el 14 de octubre como la fecha de inicio de la temporada reproductiva del Capuchino Iberá.

Usamos el Programa MARK para examinar diversos factores que podrían afectar a la supervivencia de los nidos. Construimos una serie de modelos considerando seis variables asociadas a los nidos: 1) año, 2) el avance de la temporada reproductiva (cantidad de días transcurridos desde el inicio de la temporada reproductiva), 3) la especie de la planta sostén del nido, 4) la altura de la planta sostén del nido, 5) la altura del nido, y 6) la edad del nido (cantidad de días transcurridos desde la puesta del primer huevo). Incluimos las variables año y avance de la temporada reproductiva para considerar las variaciones en la comunidad de depredadores y los patrones climáticos inter e intraanuales (Dinsmore y Dinsmore 2007). Las variables especie sostén del nido, altura de la planta sostén, y la altura del nido fueron incorporadas en la construcción de modelos ya que las características fenotípicas de la planta sostén o la altura del nido podrían tanto facilitar como limitar la depredación (Schmidt y Whelan 1999, Rodewald et al. 2010). Finalmente, consideramos la edad del nido, ya que la hipótesis de Skutch (1949) estipula que a medida que aumenta la edad del nido también aumenta la actividad de este, haciendo que aumente el riesgo de depredación debido a la mayor probabilidad de detección. Utilizamos una prueba de bondad de ajuste chi-cuadrado para determinar si el destino de los nidos era independiente entre los distintos intentos reproductivos de una misma hembra (Di Giacomo et al. 2011b).

3.2.4.3. Ocultamiento de los nidos

La influencia del ocultamiento de los nidos sobre la supervivencia fue modelada con el Programa Mark por separado del análisis de supervivencia general de nidos debido a que sólo un subconjunto de nidos contaba con datos sobre el ocultamiento de los nidos ($n = 27$), para evitar reducir el poder del test (Cooch y White 2017). Incluimos las variables seleccionadas en el análisis de supervivencia de nidos general en este análisis. Además, realizamos pruebas

paramétricas y no paramétricas para evaluar la relación entre la planta sostén y el ocultamiento de los nidos.

3.2.4.4. Selección del sitio de nido

Utilizamos un modelo lineal generalizado mixto (GLMM) siguiendo las indicaciones detalladas en el Capítulo 2 para explorar las potenciales diferencias en la altura de gramíneas. Al estar las variables cobertura de gramíneas y de agua correlacionadas ($r = 0.73$, $p < 0.001$), descartamos la variable cobertura de agua del proceso de selección de variables. Usamos un modelo lineal generalizado (GLM) con un error de distribución binomial y una función de enlace *logit* para evaluar el efecto de la cobertura de gramíneas y herbáceas en la selección del sitio de nido. La variable respuesta de ambos modelos fue la presencia o ausencia de nidos.

Para analizar si el Capuchino Iberá selecciona una especie de planta en particular como sostén del nido o usaba las plantas según su disponibilidad, realizamos una prueba de bondad de ajuste de chi-cuadrado donde consideramos la especie de la planta sostén donde las hembras construyeron los nidos y la especie de la planta central del punto aleatorio seleccionado al azar (Aguilar et al. 2008).

3.3. Resultados

3.3.1. Parámetros reproductivos

Nuestras primeras observaciones del Capuchino Iberá en el sitio de estudio fueron durante la última semana de septiembre, momento que coincide con el inicio de la temporada húmeda. El primer intento reproductivo registrado fue en el 14 de octubre, 2017. El pico de los intentos reproductivos fue en la primera quincena de noviembre, momento en el cual ocurrieron el 36% de los intentos reproductivos, y los últimos intentos registrados fueron en principios de enero (Figura 3.3). Las hembras fueron las responsables de la construcción del nido y de la incubación de los huevos, mientras que tanto los machos como las hembras alimentaron a los pichones. El Capuchino Iberá construyó sus nidos en pastizales inundables sobre matas de 92 ± 2 cm ($n = 51$) de alto a una altura promedio de 45 ± 2 cm ($n = 43$) por encima del suelo. Identificamos seis especies de plantas utilizadas como plantas sostén: *Paspalum durifolium* ($n = 36$), *Rhynchospora corymbosa* ($n = 12$), *Andropogon* spp. ($n = 3$),

Chromolaena laevigata ($n = 2$), *Ludwigia* spp. ($n = 2$), y *Schizachyrium* spp. ($n = 1$). En los siguientes análisis en los que se consideró la especie de la planta sostén, agrupamos a *Andropogon* spp., *Chromolaena laevigata*, *Ludwigia* spp., y *Schizachyrium* spp. como “otras”. El tamaño de puesta fue de 2.0 ± 0.1 (rango: 1–3 huevos, $n = 40$), la eclosión fue asincrónica (i.e. los huevos eclosionaron en días consecutivos), y el éxito de eclosión fue de 0.95 ± 0.03 ($n = 22$). Registramos un solo evento de reducción de nidada. Los nidos exitosos produjeron 1.9 ± 0.2 volantones (rango: 1–3, $n = 15$). Sin embargo, únicamente el 25% de los nidos fueron exitosos. La depredación fue la principal causa de fracaso de los nidos: 61% de los nidos fueron perdidos a causa de la depredación, 14% fueron abandonados, y 25% fueron encontrado en el suelo luego de tormentas caracterizadas por fuertes vientos. La mayoría de los nidos derribados por fuertes vientos se encontraban en el periodo de construcción, con nueve nidos encontrados derribados antes del inicio de la puesta, uno durante el periodo de puesta, y uno durante el periodo de incubación. Cuatro de los seis nidos donde se colocaron cámaras trampa fueron exitosos, uno fue abandonado tres días después de colocar la cámara, y el nido restante, que contenía pichones, fue depredado por un zorro de monte (*Cerdocyon thous*) el 20 de noviembre del 2016. Las cámaras trampa estuvieron activas por un total de 38 días.

Las observaciones de campo indican que la especie es socialmente monógama. En cada temporada reproductiva, observamos un macho anillado y/o una hembra en cada territorio reproductivo y el vínculo social siempre se mantuvo en los intentos de renidificación ($n = 2$). Consideramos un evento de renidificación por la misma pareja cuando dos o más nidos fueron asignados a un adulto anillado dentro de una misma temporada reproductiva. Los segundos intentos de nidificación siempre ocurrieron luego de un intento fracasado. Siete de 42 parejas tuvieron más de un intento de nidificación, pero ninguno de los reintentos fue exitoso. El número promedio de intentos de nidificación por una pareja reproductiva en una misma temporada reproductiva fue de 1.19 ± 0.07 (rango: 1–3, $n = 42$). En promedio, 12 ± 3 días (rango: 5–27, $n = 8$) transcurrieron entre cada intento de nidificación, y la distancia entre nidos sucesivos por la misma pareja fue de 60.8 ± 15.4 m (rango: 5.6–130.9, $n = 8$).

El 47% de los machos anillados fueron avistados al año siguiente, mientras que el porcentaje de hembras y pichones avistados fue de tan solo el 10 y 9%, respectivamente. El porcentaje de machos avistados disminuyó el segundo y tercer año tras el anillado, con un valor de 28 y 6% individuos avistados, respectivamente. No avistamos ninguna hembra ni

pichón dos o tres años luego del marcaje. El avistamiento de los adultos ocurrió principalmente cerca al territorio donde fueron anillados (<200 m distancia), con la excepción de dos machos que fueron avistados a una distancia superior a 500 m (rango: 12–2440 m, $n = 30$). Los pichones anillados fueron avistados a una distancia de 2.4 y 4.4 km del nido de origen.

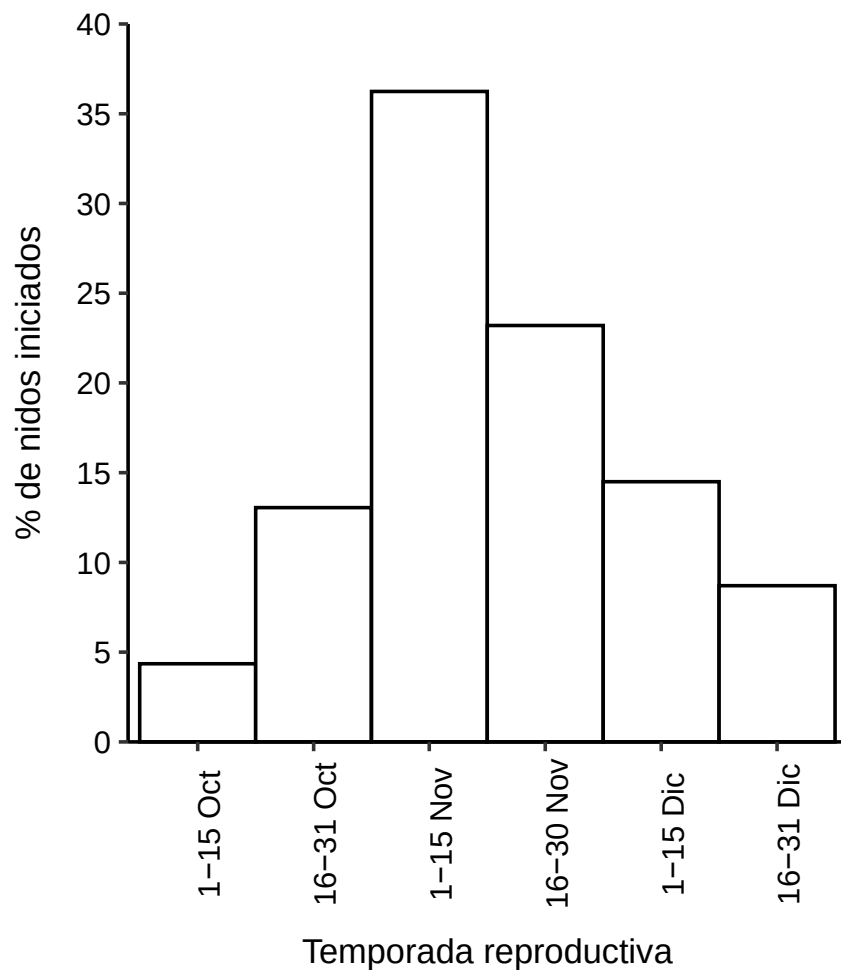


Figura 3.3. Porcentaje de nidos iniciados por las hembras de Capuchino Iberá durante las temporadas reproductivas 2016–2018 en el Parque Nacional Iberá, Corrientes, Argentina ($n = 69$ nidos).

3.3.2. Tasa de supervivencia de los nidos

Excluimos 21 nidos del set de datos original ya que no cumplían con los requisitos para su inclusión en el análisis de supervivencia de nidos. Nueve nidos fueron derribados de la planta sostén durante el período de construcción, dos fueron abandonados durante la construcción, y el destino de 10 nidos no pudo ser determinado, ya que los nidos aún estaban activos cuando el trabajo de campo concluyó. Como la supervivencia de los nidos fue independiente del orden del intento de nidificación ($\chi^2 = 3.0$, $p = 0.16$), incluimos eventos de renidificación en el análisis de supervivencia de nidos. La TSD promedio fue de 0.92 ± 0.01 , y la probabilidad acumulada de supervivencia durante el ciclo del nido fue de 0.16 ($n = 48$). Los modelos que incluyeron la planta sostén, el término lineal del avance de la temporada, la altura del nido, y el año obtuvieron un valor de AIC_c inferior al del modelo nulo, que asumía supervivencia constante (Tabla 3.1). Por otro lado, las variables altura de la planta sostén y la edad del nido no quedaron seleccionadas para la construcción de modelos aditivos ya que el valor del AIC_c de los modelos que las incluían fue superior al del modelo nulo (Tabla 3.1). El modelo más parsimonioso, y el único modelo con un ΔAIC_c inferior a 2, incluía las variables avance de la temporada y especie de la planta sostén (Tabla 3.1). El modelo seleccionado tenía un peso Akaike de 0.50, y la TSD fue superior en los nidos contruidos sobre *P. durifolium* (0.95 ± 0.01) que en los contruidos sobre *R. corymbosa* (0.92 ± 0.03) u otras especies (0.81 ± 0.06 , Tabla 3.2, Figura 3.4). La probabilidad acumulada de supervivencia de un nido fue superior para los nidos contruidos sobre *P. durifolium* (0.28) que sobre *R. corymbosa* (0.15) u otras especies (0.01). La TSD disminuyó a medida que la temporada avanzaba, es decir, la probabilidad de supervivencia fue superior al inicio de la temporada (Tabla 3.2, Figura 3.4).

Tabla 3.1. Soporte de los modelos predictivos de la tasa de supervivencia diaria de los nidos del Capuchino Iberá en el transcurso de tres temporadas reproductivas entre 2016–2018 en el Parque Nacional Iberá ($n = 48$). T = término lineal del avance de la temporada reproductiva; AIC_c = criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas; $\Delta AIC_c = AIC_c$ relativo al modelo de mejor ajuste; k = número de parámetros; w_i = peso del modelo.

Modelo	ΔAIC_c	k	w_i
$S(T + \text{Planta sostén})$	0.0 ^a	4	0.50
$S(\text{Año} + \text{Altura del nido})$	2.21	4	0.17
$S(T + \text{Año})$	3.19	4	0.10
$S(\text{Año})$	3.76	3	0.08
$S(\text{Planta sostén})$	4.31	3	0.06
$S(T + \text{Altura del nido})$	5.32	3	0.04
$S(\text{Planta sostén} + \text{Altura del nido})$	5.79	4	0.03
$S(T)$	7.40	2	0.01
$S(\text{Altura del nido})$	8.00	2	0.01
$S(.)$	8.93	1	0.01
$S(\text{Edad del nido})$	10.76	2	0.00
$S(\text{Altura de la planta sostén})$	10.81	2	0.00

^a $AIC_c = 182.79$

Tabla 3.2. Estimador del parámetro (β), error estándar (EE), e intervalos de confianza de 95% ($IC_{95\%}$) de las variables explicativas del modelo predictivo de la tasa de supervivencia del Capuchino Iberá en el Parque Nacional Iberá ($n = 48$). T = término lineal del avance de la temporada reproductiva.

Variable explicativa	β	EE	$IC_{95\%}$	
			Inferior	Superior
T	-0.03	0.01	-0.06	-0.01
<i>P. durifolium</i>	1.73	0.49	0.78	2.69
<i>R. corymbosa</i>	1.20	0.53	0.16	2.23
Otras	2.59	0.65	1.32	3.85

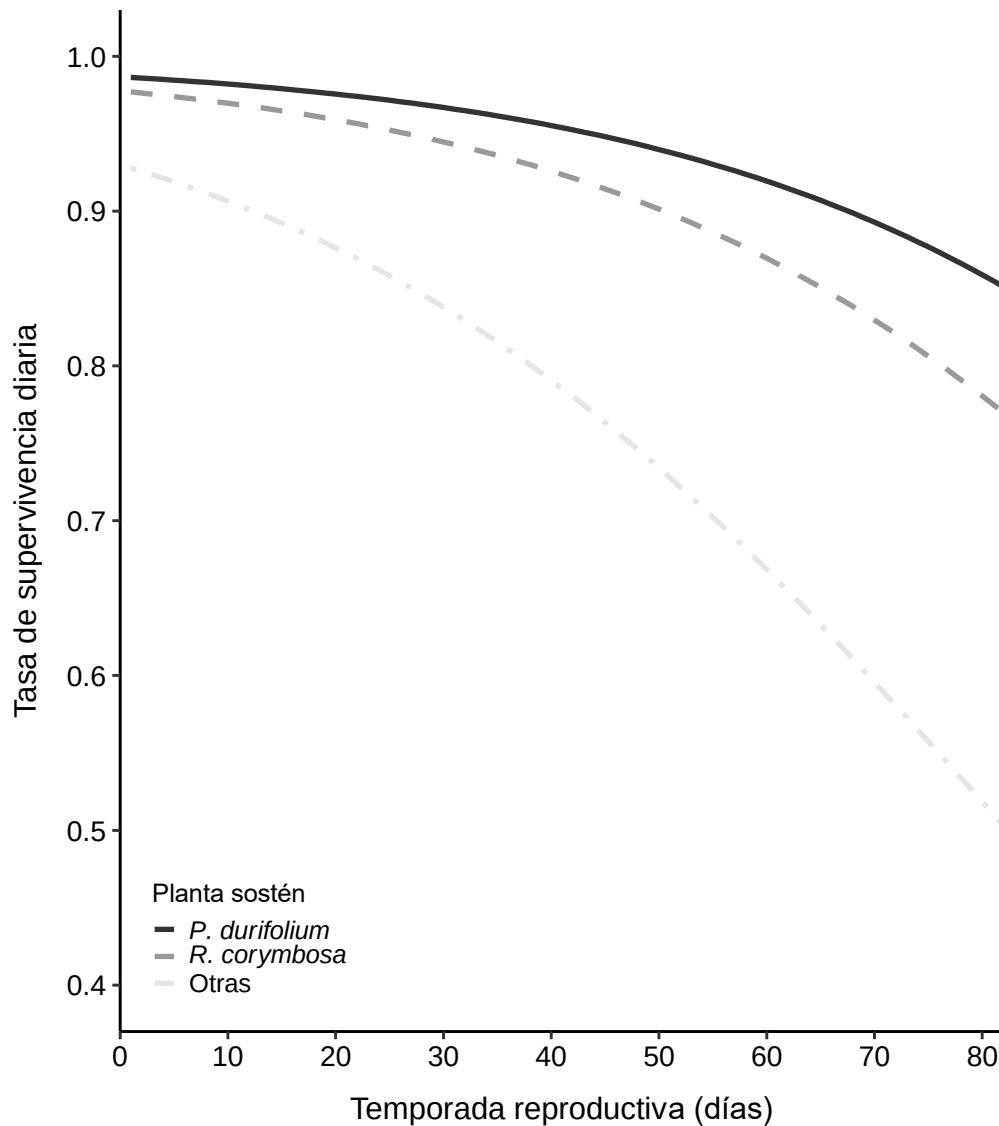


Figura 3.4. Variación en la tasa de supervivencia diaria de los nidos del Capuchino Iberá en el transcurso de la temporada reproductiva en tres plantas sostén distintas: *Paspalum durifolium* (línea continua), y *Rhynchospora corymbosa* (línea discontinua), y otras especies (línea discontinua con puntos), durante las temporadas reproductivas del 2016–2018 en el Parque Nacional Iberá, Corrientes ($n = 48$ nidos).

3.3.3. Ocultamiento de los nidos

Excluimos las variables altura de la planta sostén y edad del nido de este análisis, ya que fueron descartadas en el análisis de supervivencia de los nidos (Tabla 3.1). Las variables especie de planta sostén, avance de la temporada, ocultamiento lateral, y año obtuvieron valores de AIC_c inferiores a los del modelo nulo en el análisis del ocultamiento de los nidos, mientras que las variables ocultamiento superior y altura del nido no quedaron seleccionadas

para la construcción de modelos (Tabla 3.3, $n = 27$). Dos modelos tuvieron un ΔAIC_c inferior a 2 e incluyeron las variables seleccionadas en el análisis de supervivencia de nidos general (i.e. avance de la temporada y la planta sostén) y el ocultamiento lateral (Tabla 3.3). La TSD disminuye a medida que el ocultamiento lateral disminuye ($\beta = 1.69$, $IC_{95\%} [-0.55, 3.94]$).

Los nidos depredados tuvieron un valor de ocultamiento lateral promedio de 0.62 ± 0.05 ($n = 20$), mientras que los nidos exitosos promediaron 0.89 ± 0.02 ($n = 7$). El ocultamiento superior fue de un valor promedio de 0.67 ± 0.05 en nidos depredados ($n = 20$) y 0.70 ± 0.03 en nidos exitosos ($n = 7$). Ni el ocultamiento lateral ($F = 1.42$, $p = 0.26$) ni el ocultamiento superior ($H = 2.03$, $p = 0.36$) difirió entre especies sostén (Figura 3.5). El ocultamiento lateral promedió 0.71 ± 0.06 ($n = 13$), 0.76 ± 0.08 ($n = 7$), y 0.58 ± 0.07 ($n = 7$) en nidos construidos sobre *P. durifolium*, *R. corymbosa*, y otras especies sostén, respectivamente (Figura 3.5). El ocultamiento superior promedió 0.72 ± 0.07 ($n = 13$), 0.53 ± 0.12 ($n = 7$), y 0.72 ± 0.05 ($n = 7$) en nidos construidos sobre *P. durifolium*, *R. corymbosa*, y otras especies sostén, respectivamente.

Tabla 3.3. Soporte de los modelos predictivos de la tasa de supervivencia diaria de los nidos del Capuchino Iberá en el transcurso de dos temporadas entre 2017–2018 en el Parque Nacional Iberá, Corrientes ($n = 27$). T = término lineal del avance de la temporada reproductiva; AIC_c = criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas; ΔAIC_c = AIC_c relativo al modelo de mejor ajuste; k = número de parámetros; w_i = peso del modelo.

Modelo	ΔAIC_c	k	w_i
$S(T + \text{Planta sostén})$	0.0 ^a	4	0.55
$S(T + \text{Ocultamiento lateral})$	1.47	2	0.26
$S(\text{Año} + \text{Ocultamiento lateral})$	3.69	2	0.09
$S(T)$	5.36	2	0.04
$S(T + \text{Año})$	5.61	3	0.03
$S(\text{Planta sostén} + \text{Ocultamiento lateral})$	7.79	4	0.01
$S(\text{Año})$	7.97	3	0.01
$S(\text{Ocultamiento lateral})$	8.97	2	0.01
$S(\text{Planta sostén})$	9.37	3	0.01
$S(.)$	11.53	1	0.00
$S(\text{Altura del nido})$	12.42	2	0.00
$S(\text{Ocultamiento superior})$	13.32	2	0.00

^a $AIC_c = 101.6$

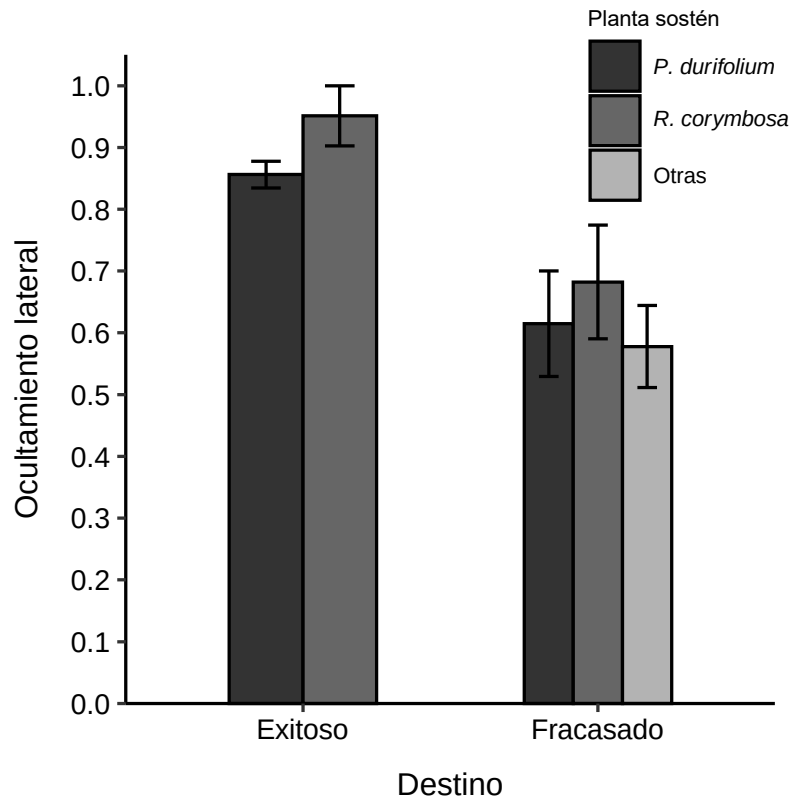


Figura 3.5. Relación entre el ocultamiento lateral del nido, la planta sostén, y el destino de 27 nidos del Capuchino Iberá encontrados en las temporadas reproductivas del 2017 y 2018 en el Parque Nacional Iberá, Corrientes. Las barras de error representan el error estándar.

3.3.4. Selección del sitio de nido

Los sitios de nido y los puntos aleatorios no difirieron en la altura de gramíneas ($p = 0.8$). La cobertura de gramíneas y herbáceas tampoco presentó diferencias significativas entre los sitios de nido y los puntos aleatorios. Estos resultados indican que los sitios de nido y los puntos aleatorios tuvieron una estructura de la vegetación similar. Las gramíneas promediaron 52.6 ± 1.0 cm en altura y cubrieron la mayor parte del área, con una cobertura de $78 \pm 2\%$, mientras que la cobertura del agua y de las herbáceas promedió $8 \pm 2\%$ y $15 \pm 2\%$ ($n = 66$), respectivamente, en los sitios de nido y los puntos aleatorios. A su vez, las hembras de Capuchino Iberá no seleccionaron ninguna planta sostén en particular ($\chi^2 = 3.7$, $gl = 2$, $p = 0.16$). La disponibilidad de *R. corymbosa*, *P. durifolium*, y otras especies fue de 18%, 76%, y 6%, respectivamente, y su uso como plantas sostén fue de 21%, 58%, y 21% respectivamente.

3.4. Discusión

Este estudio provee la primera descripción completa de la biología reproductiva del Capuchino Iberá en los Esteros del Iberá, el único sitio reproductivo conocido para esta especie recientemente descrita y amenazada. A diferencia de otros capuchinos, que nidifican en pastizales mejor drenados, encontramos que el ciclo reproductivo del Capuchino Iberá se encuentra fuertemente vinculado a la vegetación de los pastizales inundables. De manera similar a los otros capuchinos, esta especie presenta un sistema de apareamiento socialmente monógamo y las hembras llevan a cabo la mayor parte del cuidado parental, siendo las responsables de la construcción de los nidos, de la incubación de los huevos, y de la alimentación de los pichones, contando con la asistencia de los machos únicamente durante la alimentación de los pichones (Facchinetti et al. 2008, Vizentin-Bugoni et al. 2013, Repenning y Fontana 2016). La temporada reproductiva del Capuchino Iberá fue altamente sincrónica, con alrededor del 60% de los intentos de nidificación ocurriendo en un único mes, noviembre. Este patrón concentrado de intentos reproductivos es el esperado para una especie migratoria, como lo son los capuchinos, que generalmente poseen periodos reproductivos más cortos que las especies residentes (Franz y Fontana 2013, Repenning y Fontana 2016). La supervivencia de los nidos fue baja y el éxito reproductivo disminuyó a medida que la temporada reproductiva avanzaba y también varía según la especie de la planta sostén. A su vez, la tasa de retorno de las hembras al sitio reproductivo en años subsiguientes resultó extremadamente baja para una especie migratoria.

La probabilidad acumulada de la supervivencia de los nidos durante el ciclo del nido fue de 0.16. Mientras que algunas especies del género *Sporophila* tienen una probabilidad de supervivencia de entre 0.24–0.29 (Rovedder 2011, Franz 2012, Rosoni et al. 2019), otras, como la especie amenazada *Sporophila beltoni*, también tiene una probabilidad de supervivencia baja, siendo de 0.20 (Repenning y Fontana 2016). Como es el caso para muchos passeriformes neotropicales, la principal causa de fracaso de los nidos del Capuchino Iberá fue la depredación (Martin 1993). Di Bitetti et al. (2009) reportaron una mayor abundancia relativa de mesodepredadores, i.e. Zorro gris (*Lycalopex gymnocercus*) y Zorro de monte (*C. thous*), en nuestra área de estudio con respecto a otros pastizales. La elevada abundancia de mesodepredadores se asocia con el aumento en la mortalidad de nidos, tendencias poblacionales negativas, y la disminución en la diversidad de aves (Crooks y Soulé 1999, Schmidt 2003). Dado que los zorros son depredadores confirmados de los nidos del

Capuchino Iberá, la baja probabilidad de supervivencia de los nidos detectada en el Capuchino Iberá podría deberse a la elevada abundancia de mesodepredadores de la región (Di Bitetti et al. 2009 y ver Capítulo 4). Recomendamos el uso de cámaras trampa para la identificación de depredadores de nidos para obtener más información sobre la principal causa de fracaso de los nidos. Además, las ráfagas de viento asociadas a las tormentas fueron la segunda causa de fracaso de los nidos. Esto se podría deber al hecho de que el Capuchino Iberá construye sus nidos principalmente sobre matas de gramíneas y que, por lo tanto, sean más susceptibles a ser derribados durante las tormentas. Los nidos del Capuchino canela (*Sporophila hypoxantha*) fueron mayormente contruidos sobre arbustos en otros sitios de estudio y fueron descriptos como resistentes a las fuertes ráfagas de viento (Di Giacomo y Krapovickas 2005, Franz 2012). Se prevé el aumento de la frecuencia de los eventos climáticos extremos en la Argentina subtropical (Barros et al. 2015), lo que representa una amenaza para los nidos del Capuchino Iberá. La combinación de una población abundante de mesodepredadores y una elevada vulnerabilidad a eventos climáticos extremos podrían explicar el relativamente bajo éxito de los nidos del Capuchino Iberá.

Como ocurre con otros passeriformes de pastizal, la tasa de supervivencia diaria disminuyó a medida que la temporada reproductiva avanzaba (Grant et al. 2005, Di Giacomo et al. 2011b, Franz 2012, Fromberger et al. 2020). Estas tendencias negativas son usualmente explicadas por un aumento en la abundancia o actividad de depredadores de nidos a medida que la temporada avanza o por cambios en la estructura de la vegetación que facilitan la depredación mediante una disminución en el ocultamiento de los nidos (Grant et al. 2005, Di Giacomo et al. 2011b, Little et al. 2015). A su vez, los individuos de especies migratorias que arriban temprano al territorio reproductivo usualmente adquieren territorios y parejas de mejor calidad (Smith y Moore 2005). Por lo tanto, la disminución observada en la supervivencia de los nidos podría deberse a una menor calidad de los individuos tardíos. También, una disminución en la disponibilidad de alimento a lo largo de la temporada podría causar el aumento de la depredación de nidos, por lo que la tasa de supervivencia diaria se vería negativamente afectada (Duncan et al. 2005). No pudimos poner a prueba estas hipótesis, ya que no evaluamos la variación en la abundancia de depredadores, cambios temporales en la estructura de la vegetación, en la disponibilidad de alimento, ni en la condición corporal de los adultos en el presente estudio.

La especie de planta sostén determinó el éxito del nido, teniendo los nidos construidos sobre la especie más frecuentemente usada, *P. durifolium*, una mayor probabilidad de producir volantones que los construidos sobre *R. corymbosa*. Si embargo, las hembras de Capuchino Iberá usaron a las especies sostén según su disponibilidad. El efecto negativo del uso de distintas especies sostén en la supervivencia de los nidos fue anteriormente observado en otros passeriformes (Schmidt y Whelan 1999, Rodewald et al. 2010). La variación en la supervivencia de los nidos es usualmente explicada por cambios en las características de la vegetación de distintas especies sostén, que disminuyen la protección o el ocultamiento del nido ante los depredadores y por lo tanto facilitan la depredación de estos (Schmidt y Whelan 1999, Rodewald et al. 2010). Observamos que los nidos con un ocultamiento lateral superior tenían una probabilidad de supervivencia mayor, como es el caso en otras especies del género *Sporophila* (Repenning y Fontana 2016). Sin embargo, la relación positiva observada entre el ocultamiento lateral y la supervivencia de los nidos podría ser un efecto de la variación temporal en la fenología de las plantas (Gibson et al. 2016). No encontramos ninguna relación entre el ocultamiento de los nidos y la especie sostén. Dado que los nidos con un alto grado de ocultamiento fueron más exitosos, la relación entre ocultamiento y especie sostén debería ser estudiada en mayor profundidad para comprender los mecanismos subyacentes que favorecen la depredación de nidos del Capuchino Iberá.

El Capuchino Iberá no selecciona una característica específica de la estructura de vegetación para la ubicación de sus nidos, sin embargo, los nidos fueron encontrados exclusivamente en pastizales inundables. Las especies de plantas sostén más frecuentemente utilizadas, i.e. *P. durifolium* y *R. corymbosa*, crecen en pastizales inundables abiertos y forman paisajes similares (Thomas 1992, Zuloaga y Morrone 2005). No se encontraron nidos en los pastizales adyacentes a la lomada arenosa, que se encuentran mejor drenados y que están dominados por *Andropogon lateralis*. La elevada dependencia del Capuchino Iberá a los pastizales inundables fue especialmente evidente en el 2017, año en el que la temporada reproductiva de la especie llegó a un final anticipado al secarse completamente los pastizales inundables, i.e. encontramos el último nido activo el 30 de noviembre. Estos resultados demuestran la fuerte dependencia del ciclo reproductivo del Capuchino Iberá con la vegetación de los pastizales inundables.

Nuestros registros de avistamientos del Capuchino Iberá indican que la fidelidad al sitio reproductivo se encuentra sexualmente sesgada a favor de los machos. Los passeriformes

migrantes adultos que muestran fidelidad al sitio de reproducción tienen una tasa de retorno reportada de entre 30 y 60% (Newton 2008). El porcentaje de avistamientos de los machos de Capuchino Iberá (47%) se encuentra dentro del rango esperado, mientras que el porcentaje de avistamiento de las hembras (10%) es extremadamente bajo. Además, avistamos a machos en el segundo y tercer año posterior al año de marcaje, mientras que ninguna hembra fue avistada en este rango de tiempo. El bajo grado de avistamientos de hembras podría ser consecuencia de un sesgo sexual en la fidelidad del sitio, un sesgo sexual en la mortalidad, o el hecho de que los machos, al ser más conspicuos y al vocalizar, son más visibles que las hembras que presentan un plumaje pardo y no vocalizan (Greenwood y Harvey 1982, Liker y Székely 2005, Newton 2008). La fidelidad al sitio reproductivo sesgada en machos es usualmente explicada por las diferencias en el rol de los sexos en la adquisición de territorios y en su defensa, mientras que la teoría del cuidado parental predice una mayor mortalidad del sexo que provee un mayor cuidado parental, es decir, las hembras (Liker y Székely 2005, Newton 2008). La tasa de avistamiento sexualmente sesgada podría ser indicadora de un costo energético del periodo reproductivo más elevado en las hembras y que podría, entonces, causar una mortalidad sesgada en este sexo. La tasa de retorno de los individuos anillados como pichones fue del 9%, y se encontró dentro del rango esperado (0.9–12%) para este grupo de edad de otras especies de passeriformes migrantes (Newton 2008). Los individuos de un año de edad avistados sólo dispersaron 2.4–4.4 km de su sitio de origen después de la migración. Estas observaciones resaltan la necesidad de conservar los Esteros del Iberá, el único sitio reproductivo reportado del Capuchino Iberá, y de profundizar en el estudio de la aparente mortalidad sesgada en las hembras para así entender las dinámicas poblacionales de la especie.

3.5. Implicaciones para la conservación

Nuestros resultados indican que la biología reproductiva del amenazado Capuchino Iberá se encuentra fuertemente vinculada con los pastizales inundables y esto sugiere que la especie podría ser sensible a cambios en su ambiente reproductivo, particularmente la estructura de la vegetación y los niveles del agua. Estos cambios podrían originarse tanto de manera natural (e.g. aumento en la frecuencia de tormentas y/o sequías), o de manera

antrópica (e.g. aumento de plantaciones forestales y/o intensificación y aumento de la producción ganadera asociada al drenaje de los pastizales y el uso del fuego).

Las principales actividades productivas fuera de los límites del Parque Nacional Iberá son la industria forestal y ganadera. La superficie de plantaciones forestales ha visto un masivo aumento en la región del Iberá durante la última década y es ahora una de las principales amenazas para la biodiversidad de los pastizales (Di Giacomo et al. 2010, Azpiroz et al. 2012, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable 2018). Además, la intensificación de la actividad ganadera es una amenaza para la biodiversidad (ver Capítulo 1). Las quemaduras anuales, práctica común en el manejo de los pastizales del noreste argentino, tanto en áreas dedicadas a la producción ganadera como a la conservación, han sido identificadas como nocivas para el éxito reproductivo de las aves de pastizal (Di Giacomo 2011a, Azpiroz et al. 2012, Cardoni et al. 2012). No evaluamos el impacto del fuego en esta especie durante el desarrollo de esta tesis, por lo que recomendamos que futuros estudios evalúen su efecto en la biología reproductiva del Capuchino Iberá. Sin embargo, el hecho de que el Capuchino Iberá resulte una de las especies más abundantes del Portal San Nicolás, permite plantear la hipótesis de que la ganadería afecta negativamente a esta especie y que sus poblaciones se encuentran en aumento en el Parque como consecuencia de la remoción del ganado. Así, el área reproductiva del Capuchino Iberá se podría ver directamente reducida por las plantaciones forestales y por la actividad ganadera.

El éxito reproductivo del Capuchino Iberá fue bajo e identificamos la depredación como la principal causa de fracaso de los nidos. La reintroducción del localmente extinto Yaguararé (*Panthera onca*) por parte de la Fundación Rewilding podría resultar en la disminución de la abundancia de mesodepredadores (Donadio et al. 2022). El estudio continuo de esta población reproductiva del Capuchino Iberá es necesario para comprender el impacto que la reintroducción de un depredador tope puede tener en la biología reproductiva de los passeriformes amenazados de pastizal.

Por último, la baja tasa de retorno de las hembras debería ser estudiada en mayor detalle dado su potencial impacto en la dinámica poblacional. La mortalidad sesgada en las hembras puede contribuir al declive poblacional en el único sitio reproductivo reportado para la especie (Gruebler et al. 2008), mientras que la dispersión sesgada en las hembras puede aumentar la vulnerabilidad de poblaciones pequeñas o aisladas a la extinción (Dale 2001). Un mayor entendimiento de la biología de la especie a lo largo de su ciclo anual es necesario para

identificar las causas del bajo retorno de las hembras (Vickery y Herkert 2001). Por ejemplo, los sitios de invernada reportados de los capuchinos se encuentran en el centro de Brasil y en el este de Bolivia (Ridgely y Tudor 1989), donde la conversión del hábitat y las quemadas de los pastizales ocurren en tasas muy elevadas (Klink y Machado 2005). De todas formas, los sitios de invernada y las rutas migratorias del Capuchino Iberá aún son desconocidas para la ciencia, por lo que también se desconocen las amenazas que esta especie amenazada enfrenta fuera de su período reproductivo.

Capítulo 4. Variación en la biología reproductiva de aves amenazadas de pastizal en áreas protegidas con distinto contexto histórico de actividad ganadera. Caso de estudio: *Alectrurus risora*⁴

4.1. Introducción

El periodo reproductivo juega un rol clave en la dinámica poblacional de las especies, durante el cual las aves intentan maximizar la probabilidad de éxito sus nidos. La depredación es la principal causa de fracaso de los nidos en un gran número de aves passeriformes y es, por lo tanto, un modulador clave de los rasgos de historia de vida de las aves (Ricklefs 1969, Martin 1995). Las aves intentan minimizar el riesgo de fracaso de los nidos seleccionando sitios de nidos que se encuentren ocultos de depredadores potenciales (Martin y Roper 1988, Misenhelter y Rotenberry 2000). Además, la probabilidad de depredación de los nidos puede aumentar a medida que la edad del nido aumenta ya que el incremento de la actividad de los adultos y pichones en el nido pueden delatar la posición de este a depredadores potenciales (Skutch 1949). Así, las aves pueden regular su comportamiento en respuesta al aumento del riesgo de depredación disminuyendo su actividad en el nido (i.e. disminuyendo la frecuencia de visitas) y ajustando la selección del sitio de nido en busca de sitios mejor ocultos (Skutch 1949, Martin et al. 2000, Fontaine y Martin 2006, Zanette et al. 2011). Algunos parámetros reproductivos, como el tamaño de puesta y la producción de volantones, también se pueden ver negativamente afectados por un aumento en el riesgo de depredación de nidos (Martin et al. 2000, Zanette et al. 2011, Dillon y Conway 2018). La influencia de la depredación de nidos en el éxito reproductivo anual está condicionada por la duración de la temporada reproductiva y los intentos de nidadas, que determinan el número de intentos reproductivos (Roper et al. 2010). La depredación de nidos puede, de esta manera, regular diversos parámetros reproductivos de las aves.

⁴ Este capítulo fue publicado en Ibis (Apéndice D).

Browne, M., C. Pasian, A.G. Di Giacomo, M.S. Di Bitetti, y A.S. Di Giacomo. Variation in mesopredator abundance and nest predation rate of the endangered Strange-tailed Tyrant (*Alectrurus risora*). Ibis 165(4): 1201–1216.

La depredación de los nidos se encuentra modulada por la composición y abundancia de la comunidad de depredadores potenciales (Schmidt et al. 2003, Roos et al. 2008). La fragmentación del hábitat, la extinción o disminución de las poblaciones de depredadores tope y la introducción de especies exóticas pueden aumentar la densidad de depredadores de nidos (Roos et al. 2008, Saggiomo et al. 2021). La hipótesis de la liberación de mesodepredadores estipula que el declive o la extinción de depredadores tope puede desencadenar un aumento en la abundancia de mesodepredadores (Soulé et al. 1988, Crooks y Soulé 1999). Se espera observar un aumento en la tasa de depredación sobre las presas de los mesodepredadores a medida que la abundancia de mesodepredadores aumenta. Así, la liberación de mesodepredadores se ha asociado a un impacto negativo en las poblaciones de aves, pudiendo provocar incluso extinciones locales (Soulé et al. 1988, Crooks y Soulé 1999, Schmidt 2003, Rees et al. 2019, Jiménez et al. 2019). El aumento en la abundancia de mesodepredadores puede a veces instigar un aumento en la tasa de depredación y reducir el éxito reproductivo de las aves (Roger y Caro 1998, Ritchie y Johnson 2009, Ortega et al. 2021).

La persecución de los grandes felinos como consecuencia de los conflictos depredador-ganado es una de las principales causas del declive que están experimentando los depredadores tope a nivel mundial (Barua et al. 2013, Ripple et al. 2014, Ripple et al. 2016). Este declive poblacional puede desencadenar efectos en cascada negativos para la biodiversidad y los servicios ecosistémicos mediante la liberación de mesodepredadores (Ritchie y Johnson 2009, Estes et al. 2011, Ripple et al. 2014). El aumento en la abundancia de mesodepredadores puede tener consecuencias negativas en las poblaciones de sus presas, como las aves (Prugh et al. 2009, Ritchie y Johnson 2009, Rees et al. 2019, Jiménez et al. 2019).

El objetivo principal de este capítulo fue evaluar las diferencias en la biología reproductiva del Yetapá de collar (*Alectrurus risora*) en pastizales de un elevado valor de conservación con contextos históricos ganaderos distintos. El Parque Nacional Iberá se encuentra en la provincia de Corrientes, donde la actividad ganadera se lleva a cabo desde mediados del siglo XVII (Carnevali 1994). La Reserva El Bagual se ubica en la provincia de Formosa, donde la actividad ganadera se desarrolla desde inicios del siglo XX (Valenzuela de Mari 2002). De esta forma, ambas áreas protegidas se diferencian por el contexto histórico de la actividad ganadera, si bien ninguna de ellas desarrolla esta actividad en la actualidad. Los efectos de la presencia del hombre y de los conflictos depredador-ganado son evidentes en el contexto ecológico de estas dos provincias, encontrándose el Yaguareté (*Panthera onca*)

y el Puma (*Puma concolor*) localmente extintos en Corrientes, mientras que aún se encuentran poblaciones estables de Puma en Formosa (Graham et al. 2005, Quiroga et al. 2014, Di Bitetti et al. 2016, Quiroga et al. 2016). Estudiamos la comunidad de depredadores potenciales de nidos para determinar si la variación en la abundancia de depredadores podría estar asociada a diferencias en la biología reproductiva de la especie. Primero, evaluamos si la abundancia de los depredadores potenciales de nidos, i.e. mamíferos carnívoros, rapaces, y ofidios, en las dos áreas protegidas difiere. A continuación, estudiamos la biología reproductiva del Yetapá de collar en ambas áreas protegidas, para así poder determinar si la fenología reproductiva, los parámetros reproductivos (i.e. el tamaño de puesta, el éxito de eclosión y la producción de volantones), la tasa de depredación, la tasa de supervivencia diaria, y el ocultamiento de los nidos varía entre las áreas protegidas. Al contar uno de los sitios de estudio con una población estable de Pumas, mientras que los depredadores tope están localmente extintos en la otra área protegida, esperamos observar un aumento en la abundancia de mesodepredadores con consecuencias negativas en la biología reproductiva del Yetapá de collar en el área protegida donde los depredadores tope están localmente extintos.

4.2. Métodos específicos

4.2.1. Muestreo de depredadores

Realizamos muestreos de los potenciales depredadores de nidos, es decir, de mamíferos, rapaces, y ofidios, en ambos sitios de estudio. Llevamos a cabo un estudio con cámaras-trampa en los pastizales de ambos sitios a lo largo de marzo–julio 2015. Instalamos 27 estaciones de cámaras-trampa en cada área de estudio para registrar mamíferos de mediano y gran tamaño, separadas por una distancia mínima de 800 m. Las estaciones consistían de una cámara-trampa Reconyx HyperFire HC500 ubicada a una altura de 25–50 cm por encima del suelo atada a una estaca de madera (Di Bitetti et al. 2009; Figura 4.1). Fijamos latas de atún al suelo con una estaca de hierro en forma de “V” a una distancia de entre 2 y 3 m enfrente de la cámara-trampa para atraer a los carnívoros (Di Bitetti et al. 2009). Las cámaras fueron programadas para tomar 3 fotos por disparo, con un intervalo de 1 s por foto, y un periodo de silencio de 3 min. Reemplazamos las latas de atún, las baterías, y las tarjetas de memoria cada 10 días. Las cámaras estuvieron activas simultáneamente en ambos

sitios de estudio, y el muestreo estuvo dividido en dos etapas, de tal forma que la mitad de las estaciones estuvieron activas durante marzo–abril y la otra mitad durante mayo–junio.

Llevamos a cabo el muestreo de rapaces durante la temporada reproductiva del 2017 fijando 6 y 2 transectas de 1 km de largo en PNI y REB, respectivamente (Ralph et al. 1993). Las transectas estaban separadas por una distancia mínima de 500 m. Visitamos cada transecta en 4 ocasiones en ambos sitios y registramos la cantidad de individuos de las especies de rapaces observadas en un radio de 100 m del observador.

El muestreo de ofidios se realizó mediante el armado de seis trampas en cada sitio de estudio, durante la temporada reproductiva del 2017. Las trampas consistían de 3 vallas de deriva de 8 m de largo y 50 cm de alto conformadas por mediasombra (Leynaud y Bucher 2005). Conectamos trampas de embudo en cada extremo de las vallas de deriva, totalizando 6 trampas de embudo por cada trampa de ofidios (Leynaud y Bucher 2005; Figura 4.1). Cubrimos las trampas de embudo con paja para camuflarlas y protegerlas del sol, y colocamos un vaso de plástico con agua dentro de cada una de ellas. Las trampas estaban separadas entre sí por una distancia mínima de 600 m y las colocamos a una distancia mínima de 50 m de los caminos internos. Las revisamos diariamente, y en el caso de haber realizado una captura, identificamos y liberamos los especímenes. Las trampas estuvieron activas de forma simultánea en ambos sitios durante 42 días consecutivos.



Figura 4.1. Muestreos de los depredadores potenciales de nido: (A) activación de una estación de cámara trampa, (B) preparación del terreno para el armado de las trampas de ofidios, (C) detalle del armado final de la trampa de ofidios, y (D) vista general de esta.

4.2.2. Biología reproductiva

Encontramos y monitoreamos 172 nidos en REB y 98 nidos en PNI durante las temporadas reproductivas del 2015–2018 (Figura 4.2). Instalamos cámaras trampa en 71 nidos de Yetapá de collar en el PNI y en 29 nidos en REB siguiendo el método detallado en el Capítulo 2. Calculamos la densidad de los nidos como la cantidad de nidos encontrados en cada zona de búsqueda por cada temporada reproductiva. Evaluamos el ocultamiento de los nidos en 39 nidos de PNI y 29 de REB siguiendo los métodos descritos en el Capítulo 3.



Figura 4.2. Nidos de Yetapá de collar con (A) huevos y (B) pichones.

4.2.3. Análisis de datos

4.2.3.1. Muestreo de depredadores

Cuatro estaciones de cámaras-trampa sufrieron problemas técnicos y tuvieron que ser descartadas del análisis, resultando en 26 estaciones en PNI y 24 en REB. El esfuerzo de muestreo total de mamíferos fue de 1686 días cámara-trampa en PNI y de 1834 en REB. Identificamos los individuos fotografiados al nivel de especie y consideramos los registros de una misma especie como eventos independientes si había una diferencia mayor a 12 h entre fotografías sucesivas. Sólo incluimos en el análisis a las especies confirmadas como depredadoras de nidos, ya sea durante nuestro estudio o mediante referencias bibliográficas de depredadores de nidos de aves de los pastizales neotropicales, siendo únicamente los mamíferos del orden Carnivora considerados (Di Giacomo y Krapovickas 2005, Menezes y Marini 2017). Computamos la frecuencia de registros de mamíferos como el número de registros por estación dividido por la cantidad de días que la estación estuvo activa. Expresamos la frecuencia de registros de rapaces y ofidios como el número promedio de avistamientos por transecta y el número total de capturas por trampa, respectivamente.

4.2.3.2. Parámetros reproductivos

Estimamos el tamaño de puesta y el éxito de eclosión de cada sitio de estudio como fue detallado en la sección de biología reproductiva del Capítulo 3. Usamos pruebas no paramétricas para determinar si había diferencias en estos parámetros reproductivos entre los sitios dado que los datos no se ajustan a una distribución normal.

4.2.3.3. Depredación y supervivencia de los nidos

Estimamos las tasas de supervivencia (TSD) y de depredación diaria (TSD) con el modelo de supervivencia de nidos del Programa MARK (White y Burnham 1999). Excluimos de estos análisis 24 nidos que fueron abandonados antes de que comenzara la puesta de huevos y que, por lo tanto, no cumplían con los requisitos de información necesaria para su inclusión en los análisis de supervivencia de nidos. La tasa de depredación diaria fue estimada considerando únicamente los nidos exitosos y depredados, por lo que también descontamos 36 nidos que fueron abandonados durante el periodo de puesta, incubación, o de pichones (Shake et al. 2011). La tasa de depredación diaria fue calculada como $1 - \text{TSD}_s$, donde TSD_s se refiere a la tasa de supervivencia diaria obtenida con el subset de datos (Shake et al. 2011). Calculamos la probabilidad de que un nido sea exitoso y de que un nido sea depredado como TSD^t y $1 - \text{TSD}_s^t$, respectivamente, donde t tiene un valor de 32, la longitud promedio del ciclo de un nido de Yetapá de collar (Di Giacomo et al. 2011b).

Usamos el Programa MARK para examinar los diversos factores que podrían estar afectando a las tasas de depredación y de supervivencia diaria. Construimos modelos candidatos combinando 4 variables de nido: (1) año, (2) un término lineal del avance de la temporada reproductiva (cantidad de días transcurridos desde el inicio de la temporada reproductiva, determinado como el 5 de septiembre, es decir, la fecha de puesta más temprana registrada), (3) la edad del nido (días transcurridos desde la puesta del primer huevo), y (4) el sitio de estudio (i.e. REB y PNI). Incluimos las variables año y el término lineal del avance de la temporada reproductiva para así considerar las variaciones inter e intraanuales en los factores climáticos y en la comunidad de depredadores (Dinsmore y Dinsmore 2007). Consideramos la edad del nido para evaluar si la tasa de depredación aumenta luego de la eclosión de los huevos (Skutch 1949). Al considerar las variables que determinan la tasa de supervivencia diaria, descontamos las variables sitio y año y construimos los modelos candidatos con las variables avance de la temporada reproductiva y edad del nido. Las variables avance de la temporada reproductiva, edad del nido, y sitio fueron seleccionadas al considerar la tasa de depredación diaria, ya que su valor de AIC_c fue inferior al del modelo nulo (i.e. supervivencia constante), y descartamos la variable año cuyo valor de AIC_c fue superior al del modelo nulo.

Constanza Pasian realizó el muestro de mamíferos en el Parque Nacional Iberá y el análisis de las fotografías de ambos sitios.

4.3. Resultados

4.3.1. Muestreos de depredadores

Registramos al Puma en tres ocasiones y estaciones distintas en REB, mientras que no registramos la presencia de ningún depredador tope en PNI (Figura 4.3). Registramos un total de 4 especies de mamíferos potencialmente depredadores de nidos en PNI y 5 en REB (Tabla 4.1). La frecuencia de registro de mamíferos fue significativamente más alta en PNI que en REB ($U = 9582.5$, $p < 0.01$, $n = 50$, Tabla 4.1). El Zorro de monte (*Cerdocyon thous*) fue el depredador con mayor cantidad de registros, siendo significativamente más frecuente en PNI, con 354 registros, que en REB, con 47 registros ($U = 82$, $p < 0.001$, Tabla 4.1, Figura 4.3). El Zorro gris (*Lycalopex gymnocercus*) fue el segundo depredador con la mayor cantidad de registros y también fue significativamente más abundante en PNI que en REB, con 147 y ningún registro, respectivamente ($U = 72$, $p < 0.001$, Tabla 4.1). La frecuencia de registros promedio por cámara trampa por día de ambas especies de zorro fue diez veces superior en PNI que en REB (0.30 ± 0.06 y 0.03 ± 0.02 , respectivamente). Por su lado, el Aguará guazú (*Chrysocyon brachyurus*) y el Gato montés (*Leopardus geoffroyi*) fueron significativamente más abundantes en REB que en PNI, habiendo sido registrados únicamente en el primero, con un total de 17 y 11 registros, respectivamente ($U = 429$, $p < 0.001$ y $U = 364$, $p < 0.05$, respectivamente, Tabla 4.1, Figura 4.3). El Aguará popé (*Procyon cancrivorus*) tendió a ser más frecuentemente registrado en REB que en PNI, con un total de 27 avistamientos en REB y 9 en PNI ($U = 377.5$, $p = 0.11$, Tabla 4.1). El Hurón menor (*Galictis cuja*) tendió a ser más frecuentemente registrado en PNI que en REB, con un total de 5 y 3 avistamientos, respectivamente ($U = 299$, $p = 0.69$, Tabla 4.1).

La abundancia total de rapaces fue superior en REB que en PNI ($U = 503.5$, $p < 0.05$, $n = 8$), con 2 especies identificadas en PNI y 7 en REB (Tabla 4.1). Las frecuencias de registro de las especies no difirieron significativamente entre los sitios de estudio, aunque tendieron a ser más frecuentemente registradas en REB que en PNI, con la excepción del Chimango (*Milvago chimango*), que fue registrado únicamente en el PNI, mientras que no fue observado en REB (Tabla 4.1).

La frecuencia de registros total de ofidios no difirió entre sitios ($U = 54$, $p = 0.08$, $n = 12$). Todos los registros ocurrieron en PNI, donde 2 Culebras de pastizal (*Philodryas*

patagoniensis) y 1 Culebra de Olfers (*Philodryas olfersii*) fueron capturadas (Tabla 4.1, Figura 4.3).

Tabla 4.1. Frecuencias de registros promedio de las especies en la Reserva El Bagual (REB, presencia de depredadores tope) y el Parque Nacional Iberá (PNI, ausencia de depredadores tope). Se reporta el error estándar, el estadístico de la prueba U de Mann-Whitney (*U*), y el valor de significancia (*p*) de cada especie. La frecuencia de registros de los mamíferos está expresada como el número de avistamientos por estación dividido por la cantidad de días de actividad de la cámara, la frecuencia de registros de las rapaces es el promedio de avistamientos por transecta, y la frecuencia de registros de los ofidios es el número total de capturas por trampa.

Especies	REB (presencia de depredadores tope)	PNI (ausencia de depredadores tope)	<i>U</i>	<i>p</i>
Mamíferos				
<i>Cerdocyon thous</i>	0.03 ± 0.02	0.21 ± 0.04	82	***
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	0.01 ± 0.01	0	429	***
<i>Lycalopex gymnocercus</i>	0	0.09 ± 0.02	72	***
<i>Leopardus geoffroyi</i>	0.01 ± 0.01	0	364	*
<i>Galictis cuja</i>	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	299	n.s.
<i>Procyon cancrivorus</i>	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	377.5	n.s.
Total	0.01 ± 0.01	0.05 ± 0.01	9582.5	**
Rapaces				
<i>Rupornis magnirostris</i>	0.13 ± 0.13	0	9	n.s.
<i>Circus buffoni</i>	0.50 ± 0.50	0.13 ± 0.06	7.5	n.s.
<i>Buteo albicaudatus</i>	0.63 ± 0.63	0	9	n.s.
<i>Heterospizias meridionalis</i>	0.25 ± 0.25	0	9	n.s.
<i>Milvago chimango</i>	0	0.58 ± 0.34	1	n.s.
<i>Milvago chimachima</i>	0.25 ± 0.25	0	9	n.s.
<i>Falco femoralis</i>	0.25 ± 0.25	0	9	n.s.
<i>Falco sparverius</i>	1.00 ± 1.00	0	9	n.s.
Total	0.38 ± 0.15	0.09 ± 0.05	503.5	*

Ofidios

<i>Philodryas patagoniensis</i>	0	0.33 ± 0.21	12	n.s.
<i>Philodryas olfersii</i>	0	0.17 ± 0.17	15	n.s.
Total	0	0.25 ± 0.13	54	n.s.

***p < 0.001; **: p < 0.01; *: p < 0.05; n.s.: p > 0.05.



Figura 4.3. Distintos depredadores registrados en ambos sitios: (A) *Puma concolor*, (B) *Chrysocyon brachyurus*, (C) *Cerdocyon thous*, (D) *Lycalopex gymnocercus*, (E) *Philodryas patagoniensis*, y (F) *Philodryas olfersii*.

4.3.2. Parámetros reproductivos

El patrón del inicio de la construcción de nidos difirió entre los sitios ($\chi^2 = 27.7$, $p < 0.001$), ocurriendo el pico de puestas un mes más temprano en PNI (la segunda quincena de septiembre) con respecto a REB (la segunda quincena de octubre, Figura 4.4). A su vez, el inicio de puesta terminó en principios de diciembre en PNI mientras que en REB terminó en la segunda quincena de diciembre (Figura 4.4).

En el PNI, las hembras de Yetapá de collar construyeron sus nidos sobre plantas de 61.1 ± 1.8 cm ($n = 70$) de alto y ubicaron sus nidos a una altura de 36.6 ± 1.4 cm ($n = 77$). No hubo diferencias en el tamaño de puesta, el éxito de eclosión, ni en el número de pichones por nido entre los sitios, teniendo estos parámetros valores promedio de 2.90 ± 0.03 (rango: 2–4, $U = 4530.5$, $p = 0.28$, $n = 191$), 0.89 ± 0.02 ($U = 986$, $p = 0.13$, $n = 98$), y 2.61 ± 0.06 (rango: 1–4, $U = 1581$, $p = 0.22$, $n = 122$), respectivamente. Registramos 2 eventos de reducción de nidada en el PNI y 8 en REB. Los nidos exitosos tuvieron 2.39 ± 0.11 volantones (rango: 1–4, $U = 420.5$, $p = 0.87$, $n = 61$). Solo el 21% y el 27% de los nidos donde el inicio de puesta ocurrió fueron exitosos, es decir produjeron al menos un volantón, en PNI y REB, respectivamente. Las causas de fracaso de los nidos fueron la depredación y el abandono. La depredación fue responsable del 88% y del 75% de las causas de fracaso de nidos donde la puesta fue iniciada en PNI y REB, respectivamente, mientras que el 12% y el 25% de los nidos fueron abandonados en PNI y REB, respectivamente. El Yetapá de collar construyó sus nidos sobre *Andropogon lateralis* ($n = 115$), *Paspalum intermedium* ($n = 37$), *Imperata brasiliensis* ($n = 108$), *Paspalum durifolium* ($n = 1$), *Schizachyrium* spp. ($n = 1$), y sobre una especie no identificada ($n = 3$). El uso de la planta sustrato difirió entre sitios con 88 nidos construidos sobre *A. lateralis* en PNI y 145 nidos construidos sobre *P. intermedium* y *I. brasiliensis* en REB ($\chi^2 = 180.6$, $p < 0.001$). La densidad de los nidos fue de 0.44 ± 0.07 nidos/ha mientras que en REB fue de 0.60 ± 0.12 nidos/ha ($t = 1.21$, $p = 0.25$, $n = 14$).

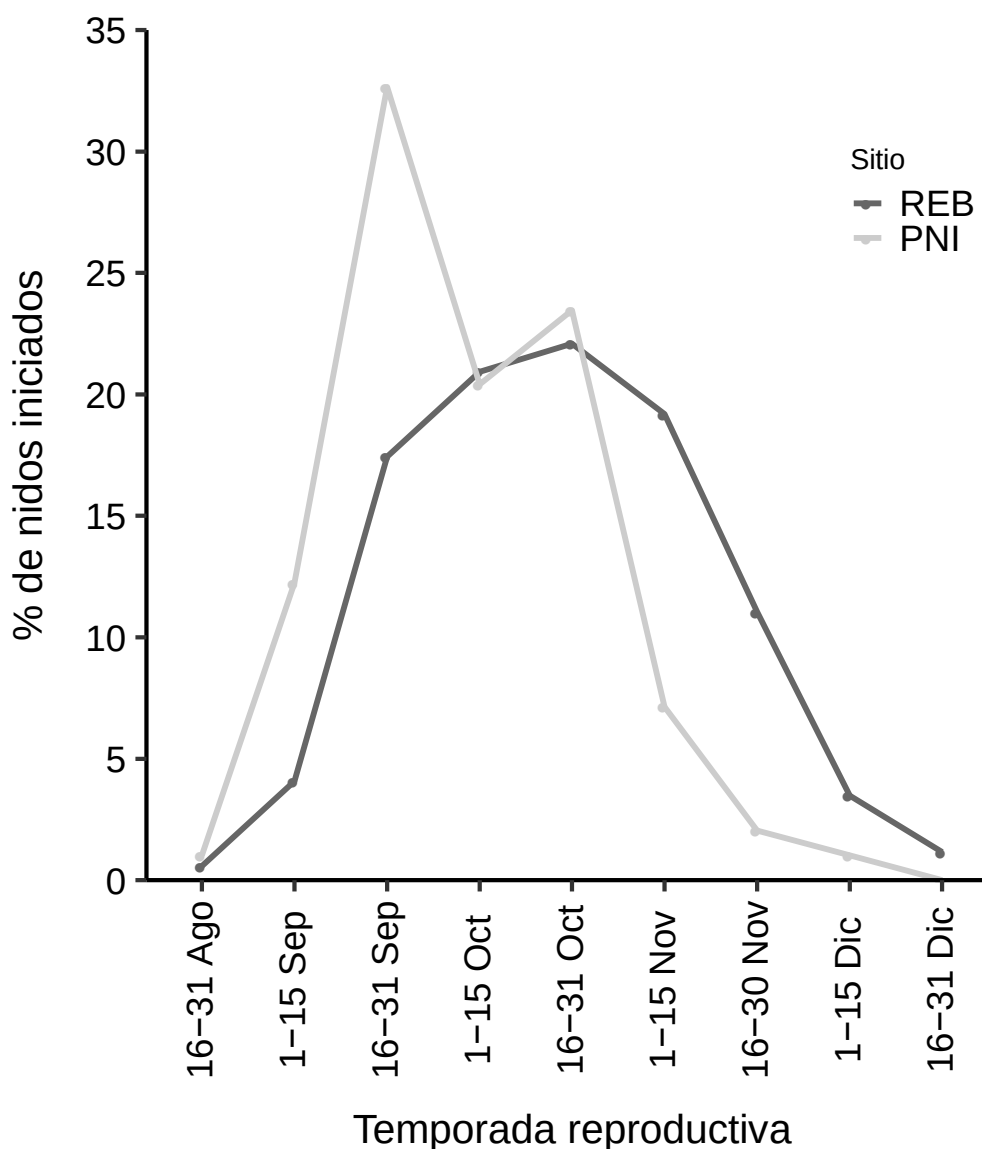


Figura 4.4. Porcentaje del inicio de la construcción de nidos de Yetapá de collar durante las temporadas reproductivas del 2015–2018 en la Reserva El Bagual (REB) y el Parque Nacional Ibero (PNI, $n = 270$ nidos).

4.3.3. Tasa de supervivencia y de depredación de los nidos

Al analizar las variables que determinan la supervivencia de los nidos, el modelo más parsimonioso fue el que incluyó las variables edad del nido ($\beta = -0.04$; 95% CI: -0.06, -0.02) y avance de la temporada ($\beta = -0.01$; 95% CI: -0.01, 0.00; Tabla 4.2), estando la tasa de supervivencia diaria negativamente correlacionada con estas variables. La probabilidad

acumulada de supervivencia de los nidos fue de 0.18 en promedio, con valores de 0.15 y 0.20 en PNI y REB, respectivamente.

Al considerar los factores que afectan a la tasa de depredación de los nidos, el modelo más parsimonioso, y el único con un $\Delta AIC_c < 2$, incluyó las variables avance de la temporada, edad del nido, y sitio (i.e. PNI y REB, Tabla 4.3). El modelo seleccionado tuvo un peso Akaike de 0.70, e indica que la tasa de depredación de los nidos aumenta a medida que avanza la temporada reproductiva y la edad del nido ($\beta = -0.01$; 95% CI: -0.02, -0.01 y $\beta = -0.05$; 95% CI: -0.07, -0.03, respectivamente) y fue inferior en REB que en PNI ($\beta = -0.39$; 95% CI: -0.75, -0.03, Figura 4.5). La probabilidad acumulada de que un nido sea depredado en PNI fue de 0.83 ($n = 86$) y en REB de 0.75 ($n = 124$).

Tabla 4.2. Modelos predictivos de la tasa de supervivencia diaria de los nidos de Yetapá de collar en las temporadas reproductivas del 2015–2018 en la Reserva El Bagual y en el Parque Nacional Iberá ($n = 246$). T = término lineal del avance de la temporada reproductiva; AIC_c = Criterio de información de Akaike para muestras pequeñas; ΔAIC_c = AIC_c relativo al modelo de mejor ajuste; k = número de parámetros; w_i = peso del modelo.

Modelo	ΔAIC_c	K	w_i
$S(T + \text{Edad del nido})$	0.0 ^a	3	0.67
$S(\text{Edad del nido})$	1.4	2	0.33
$S(T)$	19.2	2	0.00
$S(.)$	25.5	1	0.00
$S(\text{Sitio})$	26.1	2	0.00
$S(\text{Año})$	29.5	4	0.00

^a $AIC_c = 1063.7$

Tabla 4.3. Modelos predictivos de la tasa de depredación diaria de los nidos de Yetapá de collar en las temporadas reproductivas del 2015–2018 en la Reserva El Bagual y en el Parque Nacional Iberá ($n = 210$). T = término lineal del avance de la temporada reproductiva; AIC_c = criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas; ΔAIC_c = AIC_c relativo al modelo de mejor ajuste; k = número de parámetros; w_i = peso del modelo.

Modelo	ΔAIC_c	K	w_i
S (Edad del nido + T + Sitio)	0.0 ^a	4	0.70
S (Edad del nido + T)	2.5	3	0.20
S (Edad del nido)	4.9	2	0.06
S (Edad del nido + Sitio)	5.2	3	0.05
S (T + Sitio)	17.1	3	0.00
S (T)	22.0	2	0.00
S (Sitio)	29.6	2	0.00
S (.)	29.8	1	0.00
S (Año)	32.9	4	0.00

^a $AIC_c = 873.9$

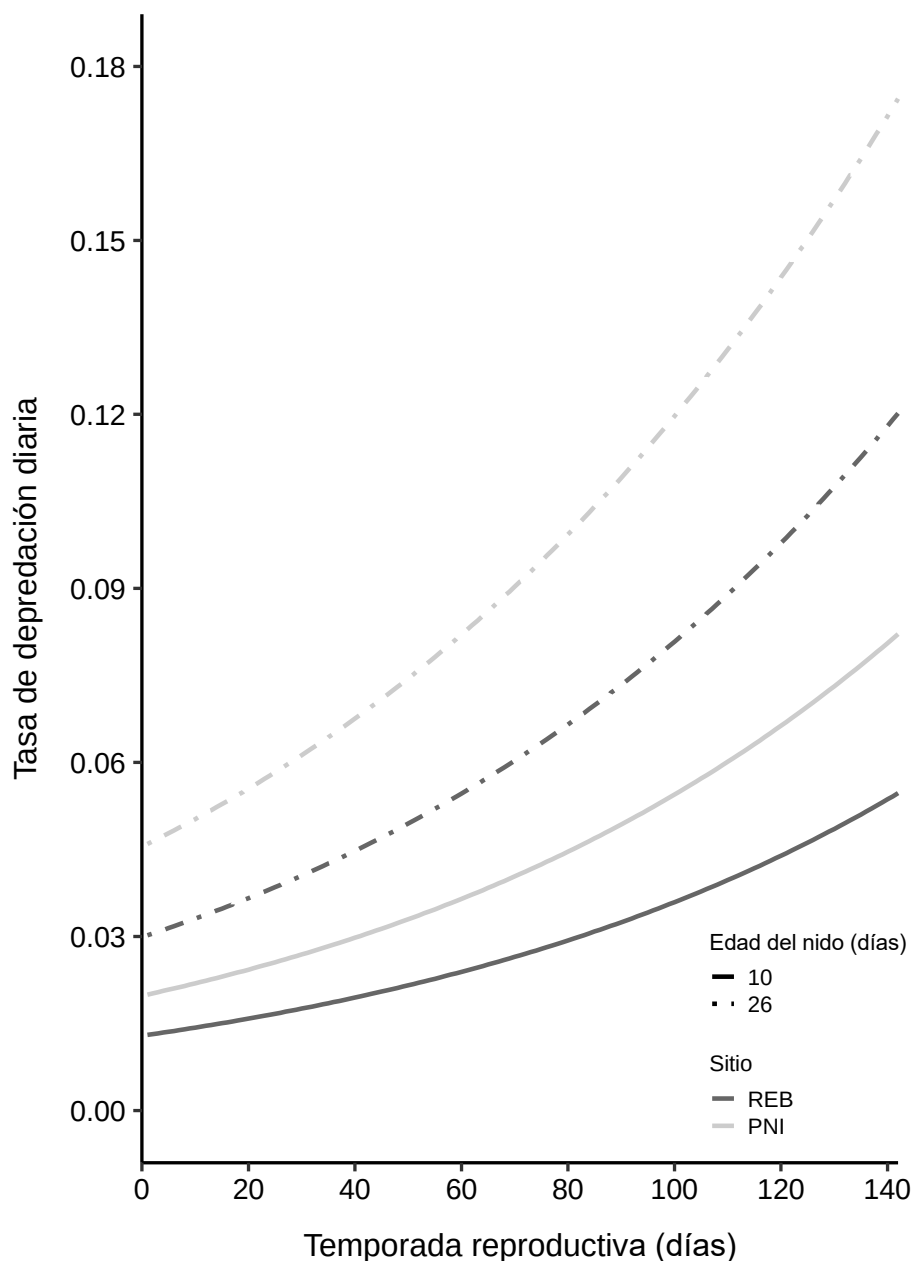


Figura 4.5. Variación en la tasa de depredación diaria del Yetapá de collar durante las temporadas reproductivas del 2015–2018 según el avance de la temporada reproductiva, la edad del nido, y la presencia y ausencia de depredadores tope en la Reserva El Bagual (REB) y el Parque Nacional Iberá (PNI), respectivamente ($n = 210$ nidos).

4.3.4. Depredadores de los nidos

Quince de los nidos donde colocamos cámaras trampa en PNI fueron exitosos, 6 fueron abandonado, y 50 depredados. Pudimos identificar al depredador del nido en 27 ocasiones, contabilizando una eficiencia de identificación de depredadores de nidos del 54%.

Además, registramos la visita de una Culebra de pastizal en un nido que contenía 4 pichones, resultando en al menos un pichón depredado y 2 pichones que abandonaron el nido con éxito. Diez de los nidos donde se colocaron cámaras trampa en REB fueron exitosos, 4 fueron abandonados, y 15 fueron depredados. El depredador del nido fue exitosamente identificado en 7 ocasiones, siendo la eficiencia de las cámaras trampa del 47% en la identificación de depredadores de nidos.

Los principales depredadores de nidos en PNI fueron los zorros, con un total de 11 y 3 depredaciones por parte del Zorro de monte y del Zorro gris, respectivamente, y totalizando el 50% de los eventos de depredación (Tabla 4.4, Figura 4.6). La Culebra de pastizal depredó 9 nidos, el Chimango 3, y el Aguará popé y una culebra sin identificar depredaron uno cada uno (Tabla 4.4, Figura 4.6). Observamos un Gato montés visitando un nido y, aunque aparentemente no haya depredado los contenidos de este, lo consideramos como un depredador potencial de nidos. Además, encontramos un nido depredado con su posición alterada (i.e. caído) y otro nido que fue destruido por su depredador. Aunque estos nidos contaban con cámaras trampa, estas no registraron al depredador del nido, sin embargo, consideramos que lo más probable es que hayan sido depredados por un mamífero. El principal depredador de nidos identificado en REB fue el Aguará guazú, con un total de 3 eventos de depredación registrados por esta especie (Tabla 4.4, Figura 4.6). Observamos al Gavilán planeador (*Circus buffoni*) depredando 2 nidos y al Taguató (*Rupornis magnirostris*) y a la Lechuza de campanario (*Tyto alba*) depredando un nido cada uno (Tabla 4.4, Figura 4.6).

Tabla 4.4. Porcentaje de eventos de depredación por especie donde se identificó al depredador en la Reserva El Bagual (REB, 7 eventos de depredación), donde los depredadores tope están presentes, y el Parque Nacional Iberá (PNI, 28 eventos de depredación), donde los depredadores tope están extintos.

Especies	REB	PNI
Mamíferos		
<i>Cerdocyon thous</i>	0	39.3
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	42.9	0
<i>Lycalopex gymnocercus</i>	0	10.7
<i>Leopardus geoffroyi</i>	0	0
<i>Galictis cuja</i>	0	0
<i>Procyon cancrivorus</i>	0	3.6
Total	42.9	53.6
Rapaces		
<i>Rupornis magnirostris</i>	14.3	0
<i>Circus buffoni</i>	28.6	0
<i>Buteo albicaudatus</i>	0	0
<i>Heterospizias meridionalis</i>	0	0
<i>Milvago chimango</i>	0	10.7
<i>Milvago chimachima</i>	0	0
<i>Falco femoralis</i>	0	0
<i>Falco sparverius</i>	0	0
<i>Tyto alba</i>	14.3	0
Total	57.1	10.7
Ofidios		
<i>Philodryas patagoniensis</i>	0	32.1
<i>Philodryas olfersii</i>	0	0
Culebra no identificada	0	3.6
Total	0	35.7

Capítulo 4. Variación en la biología reproductiva de aves amenazadas de pastizal en áreas protegidas con distinto contexto histórico de actividad ganadera. Caso de estudio: *Alectrurus risora*





Figura 4.6. Eventos de depredación por: (A) *Chrysocyon brachyurus*, (B) *Cerdocyon thous*, (C) *Lycalopex gymnocercus*, (D) *Rupornis magnirostris*, (E) *Tyto alba*, (F) *Circus buffoni*, (G) *Milvago chimango*, y (H) *Philodryas patagoniensis*.

4.3.5. Ocultamiento de los nidos

El ocultamiento de los nidos no difirió entre los sitios de estudio, con un ocultamiento superior de 0.94 ± 0.02 y 0.93 ± 0.03 ($U = 389$, $p = 0.89$, $n = 58$) y un ocultamiento lateral de 0.67 ± 0.04 y 0.66 ± 0.04 ($U = 399$, $p = 0.76$, $n = 58$) en PNI y REB, respectivamente. El ocultamiento superior no difirió significativamente entre nidos depredados y exitosos ($U = 341.5$, $p = 0.91$, $n = 58$), mientras que el ocultamiento lateral fue superior en nidos exitosos que en nidos depredados ($U = 237.5$, $p < 0.05$, $n = 58$), con valores de 0.74 ± 0.05 y 0.63 ± 0.03 , respectivamente (Figura 4.7).

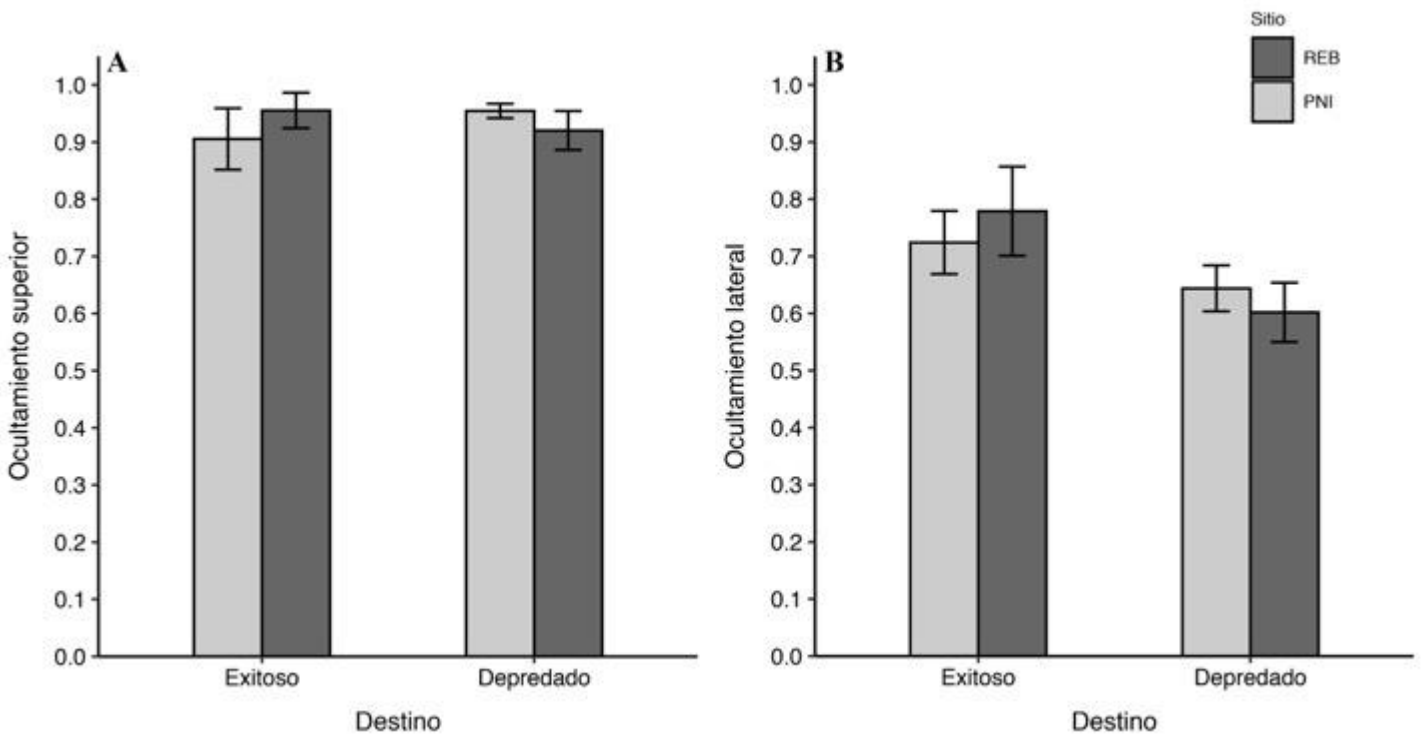


Figura 4.7. Ocultamiento (A) superior y (B) lateral promedio de los nidos exitosos y depredados de Yetapá de collar ($n = 58$) encontrados durante las temporadas reproductivas del 2017 y el 2018 en la Reserva El Bagual (REB) y el Parque Nacional Iberá (PNI). Las barras de error representan el error estándar.

4.4. Discusión

Evaluamos la abundancia de depredadores potenciales de nidos y los factores que afectan a la supervivencia de los nidos de una especie amenazada de pastizal en dos áreas protegidas que difieren en el contexto histórico de su actividad ganadera, llevando a que en un sitio los depredadores tope se encuentren localmente extintos mientras que en el otro presenten poblaciones estables. La frecuencia relativa de zorros (Zorro de monte y Zorro gris) difirió entre sitios, siendo más frecuentemente registrados en PNI. La frecuencia de registros de las rapaces fue superior en REB, mientras que no encontramos diferencias en la frecuencia relativa de registros de ofidios entre las áreas protegidas. Identificamos a los zorros como los principales depredadores de nidos, y la tasa de depredación de nidos de Yetapá de collar fue superior en PNI. El ocultamiento de los nidos fue similar entre los sitios de estudio, sin embargo, el ocultamiento lateral fue superior en nidos exitosos que en nidos protegidos.

Además, la tasa de depredación de los nidos de Yetapá de collar aumentó y la supervivencia disminuyó a medida que la temporada reproductiva y el ciclo del nido avanzaban. Los parámetros reproductivos, como el tamaño de puesta, el éxito de eclosión, y la producción de volantones, y el ocultamiento de los nidos del Yetapá de collar fueron similares en ambas áreas protegidas. También observamos diferencias en la temporada reproductiva, que tuvo su pico más temprano y fue más corta en PNI, y en el uso de las plantas sustrato.

En acuerdo con la hipótesis de liberación de mesodepredadores (Soulé et al. 1988, Crooks y Soulé 1999), la frecuencia de registros de los zorros fue 10 veces superior en PNI, donde los depredadores tope se encuentran localmente extintos, que en REB, donde el Puma fue detectado. Los zorros fueron los principales depredadores de nidos del Yetapá de collar y, como fue observado en otros sistemas de estudio (Rogers y Caro 1998, Ritchie y Johnson 2009, Ortega et al. 2021), la tasa de depredación de nidos aumentó con el aumento en la abundancia de zorros (pero ver también Lloyd 2007 y Stantial et al. 2021 como excepciones a este patrón). Cabe destacar que el aumento de la depredación es más amenazante cuando los tamaños poblacionales son pequeños, como es el caso de las especies amenazadas, potencialmente acentuando la endogamia y disminuyendo la variabilidad genética (Frankham 1995).

La liberación de mesodepredadores no es, sin embargo, la única explicación posible del aumento en la abundancia de zorros observada en PNI. La hipótesis de liberación de mesodepredadores no es siempre corroborada en experimentos manipulativos y los factores climáticos (i.e. el efecto bottom-up) pueden ser más determinantes que la regulación top-down en algunos sistemas de estudio (Castle et al. 2021). Diferencias en la disponibilidad de alimento o la calidad del ambiente también podrían explicar las diferencias observadas en la abundancia de zorros. El Zorro de monte y el Zorro gris difieren en sus preferencias de ambiente (Di Bitetti et al. 2022), diferencias que podría explicar las distintas abundancias registradas en ambos sitios; y sus dietas generalistas y oportunistas varían entre sitios (Di Bitetti et al. 2009). Estos aspectos, y la falta de replicas en nuestro estudio, no nos permiten concluir con certeza que el aumento en la abundancia de zorros registrada en PNI resulta directamente de la falta de depredadores tope. De todas formas, nuestros resultados están en conformidad con la hipótesis de que la extinción de depredadores tope puede desencadenar efectos en cascada negativos sobre niveles tróficos inferiores, incluyendo las aves amenazadas de pastizal (Ritchie y Johnson 2009, Ripple et al. 2014, Suraci et al. 2016),

sin embargo, se deberían realizar otros estudios para descartar posibles efectos bottom-up que podrían estar determinando la abundancia de zorros.

El patrón reproductivo del Yetapá de collar fue más sincronizado en PNI que en REB, presentando un pico de la temporada reproductiva más temprano y una temporada más corta en PNI. El hecho de que la temporada reproductiva sea más acotada podría traducirse en menos intentos de nidificación, disminuyendo así la posibilidad de producir una nidada exitosa (Zanette et al. 2000). Una explicación posible para las diferencias observadas en los patrones de inicio de nidos es el cambio en la disponibilidad de artrópodos, que coincide con el inicio y el fin de la temporada reproductiva del Yetapá de collar (Zermoglio et al. 2016). En el presente estudio no pudimos evaluar la disponibilidad de artrópodos por lo que no pudimos correlacionar este factor con las diferencias observadas en la fenología de la temporada reproductiva. Como explicación alternativa, el pico más temprano y la sincronización reproductiva resultante en PNI, donde la abundancia de depredadores de nidos y la tasa de depredación fueron más elevadas, podría ser una respuesta comportamental al aumento en la tasa de depredación de nidos a medida que la temporada avanza en PNI (Verhulst y Nilsson 2008). La observada sincronización reproductiva y avance del periodo reproductivo del Yetapá de collar podrían ser consecuencias del fenómeno de la liberación de mesodepredadores.

La frecuencia de registros de ofidios no difirió entre los sitios de estudio, sin embargo, la Culebra de pastizal fue responsable de un tercio de los eventos de depredación en PNI. Las serpientes son depredadores importantes confirmados de los nidos de las aves de pastizal (DeGregorio et al. 2014, Menezes y Marini 2017, Jefferies et al. 2021). En el 45% de los eventos de depredación, no se logró registrar al depredador del nido. Esto se podría deber, tanto a la demora del disparo, como a la inhabilidad de las cámaras trampa para detectar depredadores pequeños (Ribeiro-Silva et al. 2018). También, el sensor de temperatura de la cámara trampa podría no activarse ante la presencia de animales de sangre fría, como lo son las serpientes. Estos factores podrían haber causado que los eventos de depredación por parte de las serpientes hayan sido subrepresentados en nuestro estudio. De todas formas, la Culebra de pastizal fue el segundo depredador más importante de nidos de Yetapá de collar en PNI.

El ocultamiento de los nidos es una estrategia clave para evitar la depredación de nidos y los nidos de Yetapá de collar tuvieron un valor de ocultamiento superior del nido de

0.94 (Remes 2005). Esto podría explicar porque la frecuencia de registros de rapaces, que fue superior en REB, no se tradujo en una tasa de depredación más elevada con respecto a la observada en PNI. A su vez, y como fue observado en otras especies amenazadas de pastizal, el ocultamiento lateral fue inferior en los nidos depredados que en los nidos exitosos (Repenning y Fontana 2016, Browne et al. 2021). Este patrón, en el que los nidos con mejor ocultamiento lateral tienden a ser más exitosos, podría explicar el fuerte efecto negativo que tienen los depredadores terrestres con orientación visual en el destino de los nidos. La especie de estudio también podría presentar comportamientos antidepredatorios (i.e. despliegues de vuelo-canto/vocalización o el desvío coordinado) con el objetivo de disuadir depredadores visuales como lo hacen otros tiránidos (Pereyra y Morton 2010, Gulson-Castillo et al. 2018). El destino del nido no fue determinado por los valores del ocultamiento superior de los nidos, sugiriendo que los nidos del Yetapá de collar se encuentran bien protegidos ante los depredadores aéreos, haciendo que el impacto de estos en la depredación de los nidos sea bajo.

Tanto la supervivencia como la tasa de depredación de los nidos del Yetapá de collar fueron moduladas por el avance de la temporada reproductiva y la edad del nido, mientras que únicamente la tasa de depredación de los nidos fue dependiente del área protegida. El avance de la temporada y la edad del nido fueron previamente reportados como moduladores de la supervivencia de los nidos de la especie de estudio (Di Giacomo et al. 2011b). La edad del nido moduló tanto la supervivencia de los nidos como la tasa de depredación, tendencia que está en acuerdo con el aumento esperado en la tasa de depredación a medida que la actividad del nido aumenta (Skutch 1949). El aumento en el fracaso de los nidos a medida que la temporada avanza podría deberse a una respuesta funcional de los depredadores, mediada por el desarrollo de una imagen de búsqueda o por el comportamiento de cambio de presa, o por la coevolución entre el depredador y la presa del periodo reproductivo (Roos 2002, Verhulst y Nilsson 2008, Randa et al. 2009). Alternativamente, cambios en la estructura de la vegetación o la disminución de la disponibilidad de alimento del Yetapá podrían explicar este patrón (Duncan et al. 2005, Little et al. 2015). El hecho de que la tasa de supervivencia no difiera entre áreas protegidas, mientras que la depredación sí lo hizo, se podría deber a la elevada tasa de abandono observada en REB. Una de las causas de abandono es la inundación de los nidos, que fue observada en REB pero no en PNI. Futuras observaciones sobre las potenciales causas de

abandono de los nidos, así como el estudio de la variación en la abundancia de depredadores a lo largo de la temporada reproductiva, permitirían ganar un mayor entendimiento de estas amenazas.

El uso de las plantas sostén difirió entre sitios de estudio, habiendo nidos de Yetapá de collar contruidos sobre *Paspalum* en REB, mientras que en PNI fueron principalmente contruidos sobre *Andropogon lateralis*. La competencia interespecífica por sitios de nidificación entre la especie de estudio y la Monjita dominica (*Xolmis dominicanus*) podría estar ocurriendo en PNI. La Monjita dominica construye sus nidos sobre matas de *Paspalum* y no se encuentra en REB. Este tiránido, que es de mayor tamaño que el Yetapá de collar, podría estar limitando el territorio reproductivo disponible para el Yetapá de collar en PNI (Sætre et al. 1999, Carrete et al. 2006). El estudio de la selección del sitio de nido y la competencia interespecífica merecen futura atención para mejorar nuestro conocimiento sobre los factores que influyen en el uso de las especies sostén.

El Yetapá de collar también presentó similitudes en algunos parámetros reproductivos, como el tamaño de puesta, el éxito de eclosión, y la producción de volantones, entre los sitios de estudio. Estos valores, así como la altura de la planta sostén y del nido, fueron similares a los reportados previamente para la especie de estudio (Di Giacomo et al. 2011b). La falta de diferencias en estos parámetros reproductivos podría significar que la especie no está respondiendo al aumento en el riesgo de depredación de los nidos, o bien podría haber una respuesta mediante la reducción en el tamaño de los huevos y en el peso de la nidada (Fontaine y Martin 2006). No pudimos evaluar estas posibles respuestas en el presente estudio ya que no medimos ni el tamaño ni el peso de los huevos.

4.5. Implicancias para la conservación

La mayor parte del rango de distribución del Yetapá de collar abarca áreas privadas, dedicadas principalmente a la plantación de forestales y a la producción ganadera. Estudios previos indican que niveles elevados de ganadería no son viables con el mantenimiento de poblaciones de especies amenazadas de pastizal, como lo es nuestra especie de estudio (Di Giacomo et al. 2010). Esto hace que nuestras observaciones sean particularmente alarmantes, ya que registramos un aumento en la depredación de nidos de una especie amenazada en un área protegida. Los esfuerzos de conservación deberían estar orientados a

maximizar el éxito reproductivo del Yetapá de collar para garantizar la persistencia de una de las últimas poblaciones de esta especie amenazada.

Si las diferencias observadas en los parámetros reproductivos son efectivamente consecuencia de la liberación de mesodepredadores, nuestro estudio indicaría que el contexto ecológico de pérdida de depredadores tope podría tener efectos negativos sobre la biología reproductiva de las aves amenazadas de pastizal incluso en áreas protegidas. A su vez, nuestros resultados demuestran el impacto negativo que la elevada abundancia de depredadores nativos, frecuentemente considerados como menos dañinos que los depredadores exóticos, puede tener sobre presas nativas (Salo et al. 2007). Considerando que la ganadería también tiene efectos perjudiciales sobre la biología reproductiva de las aves de pastizal (ver Capítulo 1), formulamos la hipótesis de que el impacto de la ganadería es más acentuado (i.e. el éxito reproductivo es más bajo) en áreas ganaderas donde los depredadores tope están localmente extintos con respecto a campos ganaderos donde aún hay presencia de depredadores tope. La pérdida de hábitat y la persecución antrópica están causando la extinción local de las poblaciones de depredadores tope, por lo tanto, recomendamos que se considere el efecto en cascada que podría estar ocurriendo en otros sistemas de estudio.

La reciente reintroducción del Yaguareté en los Esteros del Iberá provee un escenario prometedor para la reproducción de las especies de aves amenazadas del área protegida (Donadio et al. 2022). La restauración de los depredadores tope ha causado la disminución de la abundancia de mesodepredadores en otros sitios de estudio (Jiménez et al. 2019). El registro de dos eventos de depredación por parte de los Yaguaretés liberados el pasado enero del 2021 en PNI sobre zorros (Q. Gómez inf. ined.), indican que es probable que esto también ocurra en el Iberá. El control de las poblaciones de mesocarnívoros provoca el aumento del éxito de los nidos y de las poblaciones de aves (Palmer et al. 2019). Esperamos que la tasa de depredación de nidos disminuya a medida que la población de mesodepredadores, particularmente la de zorros, se estabilice en una abundancia inferior a la actual, ante el regreso de depredadores tope 50 años después de su extinción en los Esteros del Iberá.

Capítulo 5: Efectos de la actividad ganadera en la biología reproductiva de aves de pastizal amenazadas. Caso de estudio: *Alectrurus risora* y *Sporophila iberaensis*.

5.1. Introducción

La ganadería es la principal actividad productiva que se desarrolla en los pastizales a nivel mundial y su impacto negativo sobre las poblaciones de aves de pastizal ha sido documentado (ver Capítulo 1). Sin embargo, la densidad poblacional no siempre es un buen indicador de la calidad del ambiente, siendo el éxito reproductivo un mejor estimador (Van Horne 1983, Vickery et al. 1992). Las aves de pastizal pueden en ocasiones verse favorecidas, es decir, presentar poblaciones más abundantes, en ambientes modificados, pero su éxito reproductivo puede verse reducido en estos sitios (Battin 2004, Evans 2005, Rahmig et al. 2009, Davis et al. 2016). Es por esto que para conocer mejor los impactos y amenazas que presenta la producción ganadera sobre las aves de pastizal resulta clave focalizar los estudios en la biología reproductiva de las especies. Si bien una de las principales limitaciones de este tipo de investigaciones es la baja densidad de algunas de estas aves, lo que resulta en una baja cantidad de nidos (Fondell y Ball 2004), conocer la biología reproductiva de una especie permite realizar inferencias sobre su tendencia poblacional y desarrollar estrategias eficientes de conservación (Sutherland et al. 2004, Gill 2007).

El impacto de la ganadería sobre el éxito reproductivo de las aves passeriformes de pastizal es especie-específico y dependiente de la intensidad del pastoreo. Los efectos de la ganadería sobre el éxito de los nidos pueden ser negativos, neutros, y en algunas ocasiones positivos (Fondell y Ball 2004, Sutter y Ritchison 2005, Rahmig et al. 2009, Kerns et al. 2010, Johnson et al. 2012, Lusk y Koper 2013, Bleho et al. 2014, Pipher et al. 2016). Los efectos negativos de la ganadería pueden incluso impedir que algunas especies nidifiquen en campos ganaderos (Rahmig et al. 2009, Cardoni et al. 2012). La respuesta de las especies a la actividad ganadera es también dependiente del manejo de esta actividad productiva. Las cargas ganaderas bajas o intermedias son las más favorables para las aves de pastizal y no tienen efectos negativos sobre el éxito reproductivo de algunas de ellas (Klute et al. 1997, Cardoni et al. 2012, Lusk y Koper 2013, Aldinger y Wood 2014). Las consecuencias negativas de la

ganadería sobre las aves también se pueden observar en la reducción del tamaño de puesta y la cantidad de volantones producidos por nido en algunas especies (Temple et al. 1999, Hart et al. 2002, Sutter y Ritchison 2005). Las aves amenazadas son más susceptibles a la actividad ganadera, siendo la exclusión de esta actividad el manejo que más favorece su éxito (Hartway y Mills 2012).

Los efectos negativos de la actividad ganadera sobre la biología reproductiva de las aves de pastizal pueden ser directos. El pisoteo de nidos es un evento azaroso que aumenta en frecuencia a medida que aumenta la carga ganadera (Fondell y Ball 2004, Johnson et al. 2012). Así, algunos estudios reportan valores muy bajos de pisoteos (Kerns et al. 2010, Hovick et al. 2012, Bleho et al. 2014, Lusk y Koper 2013), mientras que en otros el pisoteo fue la principal causa de fracaso de los nidos (Pavel 2004, Sharps et al. 2015). La actividad del ganado en la cercanía del nido puede causar el abandono de estos (Temple et al. 1999), o la interrupción de la incubación, alterando el comportamiento de las hembras y resultando en un atrayente de depredadores (Hart et al. 2002, Cossa et al. 2020). El pisoteo de los nidos y la alteración del comportamiento de las hembras durante el desarrollo del nido son efectos negativos directos de la ganadería sobre las aves.

El periodo de nidificación de las aves de pastizal se puede ver negativamente afectado por la ganadería de manera indirecta. El pastoreo y el uso del fuego pueden, por ejemplo, generar cambios en la estructura de la vegetación. Estos cambios en la vegetación pueden disminuir la cantidad de sitios disponibles para nidificar, facilitar la depredación mediante la reducción del ocultamiento de los nidos, o facilitar el acceso de los depredadores (Fondell y Ball 2004, Sutter y Ritchison 2005, Churchwell et al. 2008, Sharps et al. 2015). El aumento de la depredación de los nidos se puede deber a un aumento de la abundancia o a una respuesta funcional de los depredadores (Fondell y Ball 2004, Bleho et al. 2014). Además, la actividad ganadera puede tener impactos negativos en la disponibilidad de alimento, registrándose una disminución de la abundancia de artrópodos y semillas en campos ganaderos (Gonnet 2001, Sutter y Ritchison 2005, Evans et al. 2015). A su vez, el parasitismo de cría está asociado a la ganadería y a la intensidad del manejo, disminuyendo la cantidad de nidos parasitados a medida que la distancia a campos ganaderos aumenta y siendo más frecuente el parasitismo de cría en campos con producciones más intensas (Goguen y Mathews 2000, Churchwell et al. 2008, Hovick y Miller 2016). La ganadería puede perjudicar al éxito reproductivo de las especies mediante alteraciones en la estructura de la vegetación, la reducción de la

disponibilidad de alimento, y el aumento de las tasas de depredación, abandono, pisoteo de los nidos, y del parasitismo de cría.

El objetivo principal del presente capítulo es evaluar el impacto de la ganadería sobre la biología reproductiva de aves amenazadas de pastizal. Estudiamos la biología reproductiva del Yetapá de collar y del Capuchino Iberá en áreas dedicadas a la conservación y a la ganadería para poder evaluar la respuesta de las especies a esta actividad productiva. Esperamos encontrar efectos negativos de la ganadería sobre la biología reproductiva, i.e. el tamaño de puesta, el éxito de eclosión, la tasa de depredación, la tasa de supervivencia diaria, y la probabilidad de éxito, de estas especies amenazadas mediadas, principalmente, por los efectos indirectos de la ganadería, i.e. cambios en la estructura de la vegetación y el aumento del riesgo de depredación en áreas ganaderas. También evaluamos la selección del sitio de nido del Yetapá de collar para identificar las características requeridas por esta especie de alto valor de conservación para la nidificación en zonas de reserva y en zonas ganaderas, e identificar la estructura de la vegetación que no le permite llevar a cabo su ciclo reproductivo.

5.2. Métodos específicos

Para los análisis del Capítulo 5 consideramos la variable “manejo”. Los nidos de Yetapá de collar de la Reserva El Bagual y el Parque Nacional Iberá fueron agrupados bajo el nivel “conservación” y los nidos de los campos ganaderos lo fueron bajo el nivel “ganadería”. Dado que Formosa se encuentra fuera del rango de distribución del Capuchino Iberá, no pudimos trabajar con esta especie en la Reserva El Bagual. Consideramos los nidos del Capuchino Iberá del Parque Nacional Iberá bajo el nivel de “conservación” y los nidos de los campos ganaderos bajo el nivel “ganadería”. Trabajamos en áreas ganaderas donde fuimos alertados de la presencia de las especies amenazadas de pastizal (ver Capítulo 2).

5.2.1. Biología reproductiva

Realizamos la búsqueda y el monitoreo de nidos siguiendo los métodos detallados en el Capítulo 2 y estimamos la densidad de los nidos siguiendo el método detallado en el Capítulo 4. El trabajo en pastizales ganaderos tuvo una dificultad agregada en su logística. Esta estuvo asociada a la gran distancia entre los campos relevados y al difícil acceso a algunos nidos dentro de ellos. Es por ello que no siempre fue posible revisar los nidos en un intervalo

de entre 2 y 4 días. Las cámaras trampa fueron colocadas en los nidos siguiendo el método descrito en el Capítulo 2.

Encontramos y monitoreamos un total de 270 nidos de Yetapá de collar en las áreas dedicadas a la conservación durante las temporadas reproductivas del 2015–2018 y 24 nidos en las áreas dedicadas a la producción ganadera entre las temporadas del 2018 y 2019. Por cuestión de seguridad, no colocamos cámaras-trampa en los nidos de la zona de San Lorenzo ya que los campos son de fácil acceso, i.e. se accede a ellos directamente por la ruta provincial 6, y no hay control en la zona. Por lo tanto, colocamos cámaras trampa en 8 nidos de Yetapá de collar en áreas ganaderas, mientras que colocamos cámaras trampa en 100 nidos en áreas protegidas.

Encontramos y monitoreamos un total de 69 y 9 nidos del Capuchino Iberá en áreas dedicadas a la conservación y a la producción ganadera, respectivamente. Colocamos cámaras-trampa en 6 y 4 nidos del Capuchino Iberá en áreas protegidas conservación y ganaderas, respectivamente. Por motivos logísticos, limitamos la búsqueda de nidos del Capuchino Iberá en campos ganaderos al campo San Juan Poriahú.

5.2.2. Cuidado parental

Estudiamos el comportamiento de cuidado parental de las hembras de Yetapá de collar cuando los pichones tenían más de 6 días de edad en campos ganaderos y en el Parque Nacional Iberá. Registramos el comportamiento del cuidado parental de las hembras colocando una cámara filmadora entre las 7:00 y las 8:30 hs, a una distancia aproximada de 1 m del nido. Conectamos las cámaras filmadoras a una batería externa para prolongar la duración de las filmaciones y obtener grabaciones de una duración de hasta 4 horas. Obtuvimos 12 filmaciones de nidos con pichones grandes en áreas dedicadas a la conservación, y 7 filmaciones en campos ganaderos.

5.2.3. Estructura de la vegetación

Las mediciones de la estructura de la vegetación asociadas al Yetapá de collar fueron tomadas siguiendo el método detallado en el Capítulo 2. Medimos la estructura de la vegetación de los nidos en áreas protegidas ($n = 23$) y campos ganaderos ($n = 23$), así como en puntos aleatorios dentro del territorio de las hembras en áreas protegidas ($n = 22$) y

campos ganaderos ($n = 23$). Adicionalmente, tomamos medidas de la estructura de la vegetación en 23 puntos aleatorios ubicados en potreros donde no se encontraron nidos de las especies amenazadas. De esta forma, pudimos evaluar las diferencias en la estructura de la vegetación de: (1) los nidos de áreas protegidas y áreas ganaderas, (2) los nidos y los sitios ganaderos sin nidos de las especies amenazadas, y (3) los nidos y los puntos aleatorios en los territorios de las hembras en áreas conservadas y ganaderas.

5.2.4. Análisis de datos

5.2.4.1. *Parámetros reproductivos*

Seguimos los mismos criterios establecidos en el Capítulo 3 para determinar los parámetros reproductivos de las dos especies consideradas. Evaluamos las diferencias entre las áreas dedicadas a la conservación y a la ganadería mediante pruebas no paramétricas ya que los datos no seguían una distribución normal. También utilizamos pruebas no paramétricas para evaluar la diferencia en la densidad de los nidos de Yetapá de collar y de Capuchino Iberá entre ambos tipos de manejos.

5.2.4.2. *Supervivencia y depredación de los nidos*

Realizamos los análisis de supervivencia para cada grupo de especies con el Programa MARK (White y Burnham 1999). Los cálculos de las tasas de supervivencia y depredación diaria, así como la probabilidad de éxito de los nidos, fueron realizados siguiendo el método detallado en el Capítulo 4 para el Yetapá de collar y en el Capítulo 3 para el Capuchino Iberá. Para evaluar los diversos factores que podrían estar afectando a la tasa de supervivencia y de depredación diaria incluimos las variables: (1) avance de la temporada reproductiva (cantidad de días transcurridos desde el inicio de la temporada reproductiva), (2) edad del nido, y (3) manejo.

5.2.4.3. *Cuidado parental*

Procesamos las filmaciones en el laboratorio registrando la hora de entrada y salida de la hembra al nido. Así, determinamos la duración (s) y la frecuencia de visitas (visitas/h) de las hembras. Utilizamos un test paramétrico para determinar las diferencias en la frecuencia de visitas entre los campos dedicados a la conservación y los campos ganaderos. La diferencia

en la duración de las visitas entre los sitios fue explorada mediante un modelo lineal generalizado mixto (GLMM) con una distribución binomial negativa.

5.2.4.4. Estructura de la vegetación

Realizamos el proceso de selección de variables siguiendo el método detallado en el Capítulo 2. Aplicamos un GLMM para evaluar las diferencias en la altura y un GLM para evaluar las diferencias en la cobertura de los distintos tipos de vegetación.

5.3. Resultados

5.3.1. Ubicación y densidad de nidos

Los potreros de campos ganaderos donde había poblaciones reproductivas de las aves amenazadas de pastizal presentaron una estructura del pastizal similar a la de las áreas protegidas, y se diferenciaron de la estructura observada en los campos ganaderos que no tenían poblaciones reproductivas de aves amenazadas de pastizal (Figura 5.1). Las diferencias en la estructura de la vegetación fueron analizadas en la sección 5.4.

La densidad de nidos de Yetapá de collar en áreas ganaderas fue más baja que en áreas protegidas, con un promedio de 0.09 ± 0.02 nidos/ha ($n = 4$) y 0.53 ± 0.08 nidos/ha ($n = 14$), respectivamente ($U = 56$, $p < 0.01$, Figura 5.2). No detectamos diferencias en la densidad de nidos del Capuchino Iberá entre los manejos, con un promedio de 0.36 ± 0.10 nidos/ha ($n = 11$) en áreas protegidas y de 0.15 ± 0.05 nidos/ha ($n = 2$) en áreas ganaderas ($U = 18$, $p = 0.2$, Figura 5.2).

A



B





Figura 5.1. Sitios reproductivos de las especies amenazadas en áreas dedicadas (A) a la conservación y (B) a la ganadería, y (C-D) pastizales de potreros donde no se encontraron nidos de las especies focales.

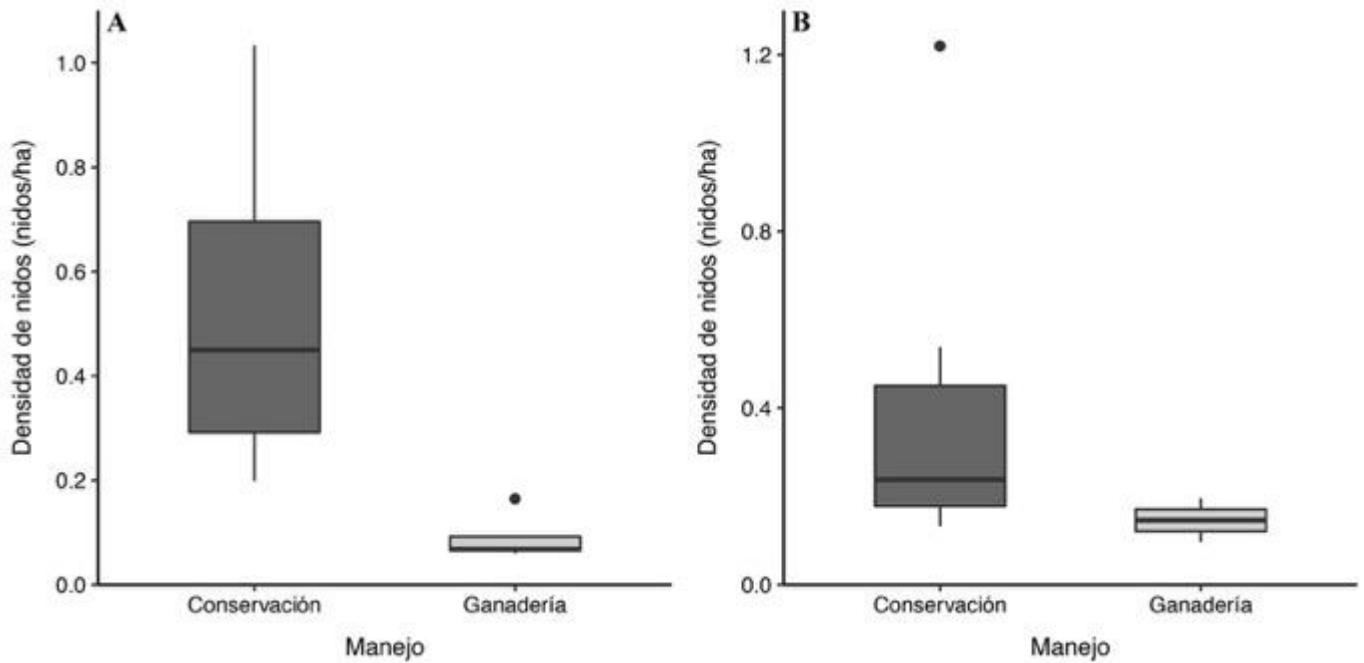


Figura 5.2. Densidad de los nidos de (A) Yetapá de collar y (B) Capuchino Iberá en áreas protegidas y ganaderas.

5.3.2. Parámetros reproductivos

No observamos diferencias en el patrón de inicio de construcción de los nidos de las especies amenazadas entre las áreas protegidas y los campos ganaderos. El 79% de la actividad reproductiva del Yetapá de collar se concentró entre la segunda quincena de septiembre y la primera quincena de noviembre ($\chi^2 = 4.1$, $p = 0.7$, Figura 5.3). Por su lado, el pico reproductivo del Capuchino Iberá ocurre en el transcurso de noviembre, concentrándose el 69% de los intentos reproductivos en este mes ($\chi^2 = 2.0$, $p = 0.8$, Figura 5.3).

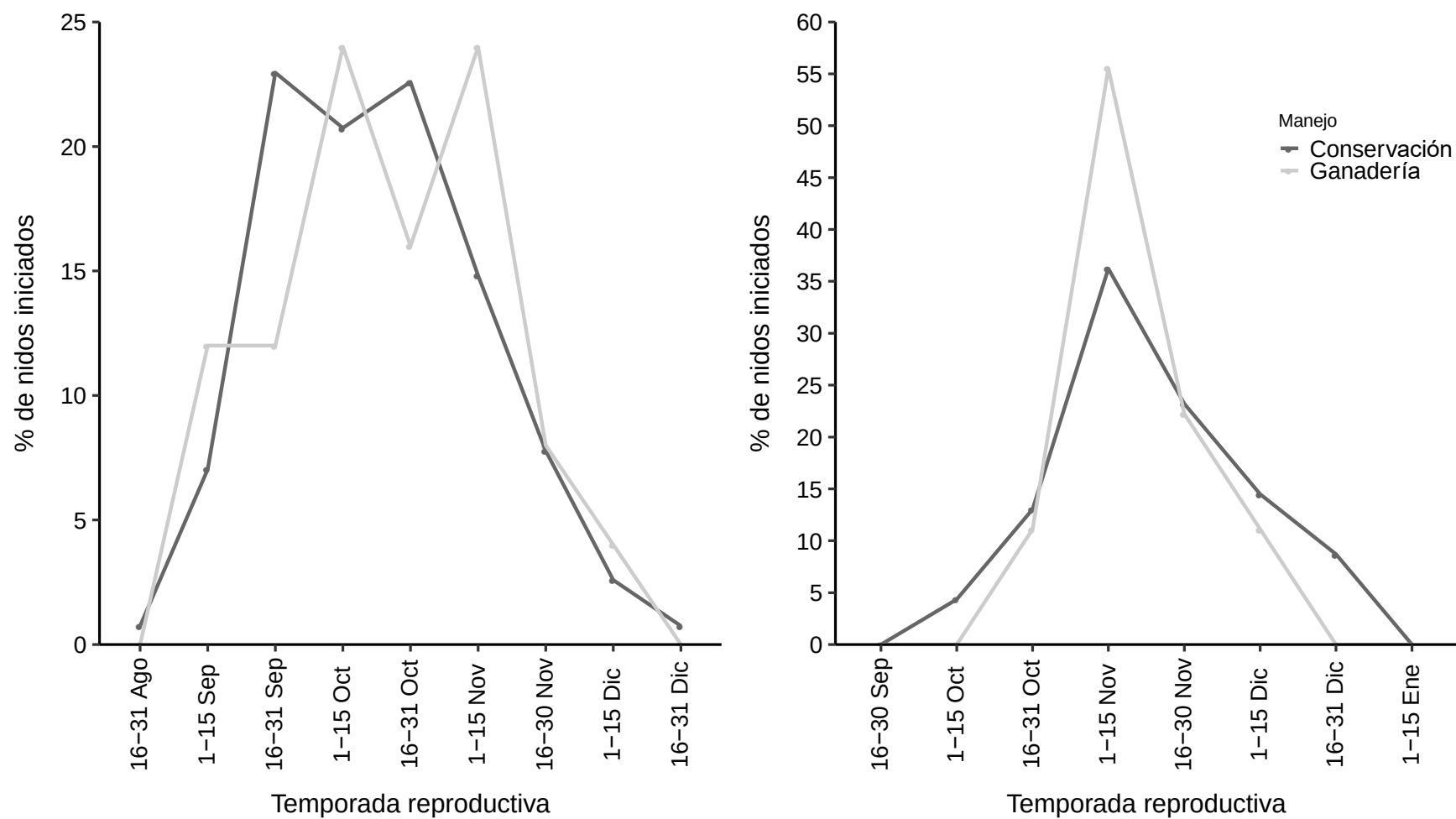


Figura 5.3. Porcentaje del inicio de construcción de nidos de (A) Yetapá de collar ($n = 295$) y (B) Capuchino Iberá ($n = 78$) en áreas protegidas y ganaderas en las temporadas reproductivas del 2015–2019.

Las especies de planta sostén utilizadas por el Yetapá de collar en campos ganaderos fueron similares a las utilizadas en áreas de conservación. En áreas protegidas, las especies más frecuentemente utilizadas fueron *Andropogon lateralis* y *Paspalum* spp. (ver Capítulo 4), mientras que en campos ganaderos fueron *Andropogon lateralis* ($n = 8$), *Paspalum* spp. ($n = 9$), *Schizachyrium* spp. ($n = 3$), y Ciperáceas ($n = 4$). Es interesante destacar que dos de los nidos encontrados en campos ganaderos se encontraron sobre tacurúes, entre vegetación de *Paspalum* spp. y *Schizachyrium* spp. Si bien 6 nidos en campos ganaderos fueron construidos sobre matas muy bajas, posiblemente como consecuencia del pastoreo o por quemas recientes, ni la altura de las matas ni la altura de los nidos de Yetapá de collar difirieron entre ambos tipos de manejo (Tabla 5.1). Las especies de planta sostén más frecuentemente utilizadas por el Capuchino Iberá en áreas protegidas fueron *Paspalum durifolium* y *Rhynchospora corymbosa*, mientras que en campos ganaderos estaban sostenidos por *Andropogon lateralis* ($n = 8$) y *Paspalum* spp. ($n = 1$). La altura de la planta sostén fue más elevada en áreas protegidas que en áreas ganaderas, sin embargo, la altura de los nidos no difirió según el manejo (Tabla 5.1).

La principal causa de fracaso de ambas especies de aves y en ambos tipos de manejo fue la depredación (Tabla 5.2). Las otras causas de fracaso de los nidos de Yetapá de collar fueron el abandono y, en los campos ganaderos, se encontraron nidos fracasados por el pisoteo del ganado ($n = 1$), la inundación de los nidos ($n = 1$), y el derrumbe del tacurú sostén luego de una gran lluvia ($n = 1$, Tabla 5.2). La segunda causa más importante de fracaso de los nidos de Capuchino Iberá fue su caída de la planta sostén por los fuertes vientos asociados a las tormentas (Tabla 5.2). No detectamos diferencias en los parámetros de biología reproductiva evaluados del Yetapá de collar y del Capuchino Iberá entre áreas conservadas y ganaderas (Tabla 5.1).

Tabla 5.1. Valores de los parámetros de la biología reproductiva de las especies amenazadas de pastizal.

Variables	Yetapá de collar						Capuchinos Iberá					
	Ganadería	<i>n</i> (rango)	Conservación	<i>n</i> (rango)	<i>U</i>	<i>p</i>	Ganadería	<i>n</i> (rango)	Conservación	<i>n</i> (rango)	<i>U</i>	<i>p</i>
Altura de la planta sostén	65.7 ± 4.9	23	61.1 ± 1.8	70	625.5	n.s.	79.6 ± 6.2	9	91.5 ± 2.4	51	326	*
Altura del nido	33.1 ± 4.3	22	36.4 ± 1.4	77	828	n.s.	53.1 ± 1.3	8	44.9 ± 1.8	43	99.5	n.s.
Tamaño de puesta	2.8 ± 0.11	14 (2–3)	2.9 ± 0.03	191 (2–4)	1478.5	n.s.	2.3 ± 0.2	6 (2–3)	2.0 ± 0.08	40 (1–3)	85	n.s.
Éxito de eclosión	0.8 ± 0.12	7	0.9 ± 0.02	98	1746.5	n.s.	1.0 ± 0	3	0.95 ± 0.03	22	30	n.s.
Número de pichones	2.5 ± 0.19	15 (1–3)	2.6 ± 0.06	122 (1–4)	983	n.s.	2.2 ± 0.2	5 (2–3)	2.0 ± 0.1	30 (1–3)	60	n.s.
Número de volantones	2.3 ± 0.3	7 (1–3)	2.4 ± 0.1	61 (1–4)	231	n.s.	2.5 ± 0.5	2 (2–3)	1.9 ± 0.2	15 (1–3)	7.5	n.s.

****p* < 0.001; ***p* < 0.01; **p* < 0.05; n.s.: *p* > 0.05.

Tabla 5.2. Porcentaje del destino de los nidos y valores de la tasa de supervivencia diaria y tasa de depredación diaria de los nidos de las especies amenazadas de pastizal.

	Yetapá de collar		Capuchino Iberá	
	Ganadería	Conservación	Ganadería	Conservación
Nidos exitosos	22%	23%	22%	25%
Causas de fracaso				
Depredación	61%	71%	86%	61%
Abandono	22%	29%	0	14%
Otras	17%		14%	25%
Tasa de supervivencia diaria	0.92 ± 0.018 ($n = 22$)	0.95 ± 0.004 ($n = 246$)	0.89 ± 0.04 ($n = 8$)	0.92 ± 0.01 ($n = 48$)
Probabilidad de éxito	0.07 ($n = 22$)	0.18 ($n = 246$)	0.07 ($n = 8$)	0.16 ($n = 48$)
Probabilidad de depredación	0.89 ($n = 16$)	0.79 ($n = 210$)	0.93 ($n = 8$)	0.79 ($n = 42$)

5.3.3. Detección de depredadores

De los 8 nidos de Yetapá de collar equipados con cámaras trampa en campos ganaderos 1 fue exitoso, 2 abandonados, y 5 fueron depredados. Se pudo confirmar la identidad del depredador en 2 ocasiones, teniendo las cámaras trampa una eficiencia de detección de depredadores del 40%. Un nido fue depredado por una Culebra de pastizal (*Philodryas patagoniensis*) mientras que el otro fue depredado por un Aguará guazú (*Chrysocyon brachyurus*). En áreas dedicadas a la conservación, la eficiencia de la detección de depredadores de las cámaras trampa fue del 52% y los principales depredadores registrados fueron los zorros (*Cerdocyon thous* y *Lycalopex gymnocercus*, $n = 13$) y la Culebra de pastizal ($n = 9$). Los resultados de las detecciones de las cámaras trampa en áreas dedicadas a la conservación se discuten en mayor detalle en el Capítulo 4.

Cuatro nidos de Capuchino Iberá fueron equipados con cámaras trampa en campos ganaderos, 1 de ellos fue exitoso y 3 depredados. No se consiguió identificar al depredador en ninguno de los eventos de depredación en campos ganaderos. De los 6 nidos equipados con cámaras trampa en áreas protegidas, 4 fueron exitosos, 1 fue abandonado, y 1 fue depredado por un Zorro de monte (*Cerdocyon thous*).

5.3.4. Tasa de supervivencia y de depredación de los nidos

Excluimos los nidos que no cumplían con los requisitos para su inclusión en los análisis de supervivencia de nidos, ya sea porque fueron abandonados o se los encontró caídos antes del inicio de la puesta ($n = 38$), o porque no pudimos determinar su destino ya que seguían activos cuando concluimos el trabajo de campo ($n = 11$). Así, excluimos 27 nidos de Yetapá de collar y 22 nidos de Capuchino Iberá de los análisis de supervivencia.

La tasa de supervivencia diaria (TSD) promedio de un nido de Yetapá de collar fue de 0.95 ± 0.004 , siendo la probabilidad de supervivencia acumulada a lo largo del ciclo completo de un nido de 0.17 ($n = 268$). Los modelos que incluían las variables manejo, avance de la temporada, y edad del nido tuvieron un valor de AIC_c inferior al del modelo nulo, por lo que construimos modelos combinando estas variables (Tabla 5.3). Estas tres variables fueron incluidas en los dos modelos seleccionados (Tabla 5.3). El peso Akaike de los modelos seleccionados tuvo un valor de 75.6. La TSD fue inferior en los nidos de áreas protegidas que en los de campos ganaderos, i.e. la probabilidad de éxito de un nido de Yetapá de collar fue

menor en áreas ganaderas que en áreas conservadas (Tabla 5.2, Figura 5.4). Además, la TSD disminuyó a medida que la temporada reproductiva y la edad del nido avanzaban (Tabla 5.4, Figura 5.4).

La TSD promedio de un nido de Capuchino Iberá fue de 0.92 ± 0.01 , siendo la probabilidad acumulada de supervivencia a lo largo del ciclo completo de 0.15 ($n = 56$). Al haber quedado seleccionado el modelo nulo, y por el principio de parsimonia, no se seleccionó ninguna de las variables evaluadas (Tabla 5.3). La TSD no se vio determinada por ninguna de las variables consideradas.

La probabilidad de depredación acumulada de un nido de Yetapá de collar fue de 0.79 ($n = 226$). La variable manejo no fue seleccionada, mientras que el modelo seleccionado incluyó las variables edad del nido y avance de la temporada (Tabla 5.5), estando estas variables positivamente correlacionadas con la probabilidad de depredación ($\beta = -0.05$; 95% CI: -0.07, -0.03 y $\beta = -0.01$; 95% CI: -0.01, 0.00, respectivamente).

La probabilidad acumulada de depredación de un nido de Capuchino Iberá fue de 0.82 ($n = 50$). Al haber quedado seleccionado el modelo nulo, y por el principio de parsimonia, no se seleccionó ninguna de las variables evaluadas (Tabla 5.5). La probabilidad de depredación de los nidos del Capuchino Iberá no se vio determinada por ninguna de las variables consideradas.

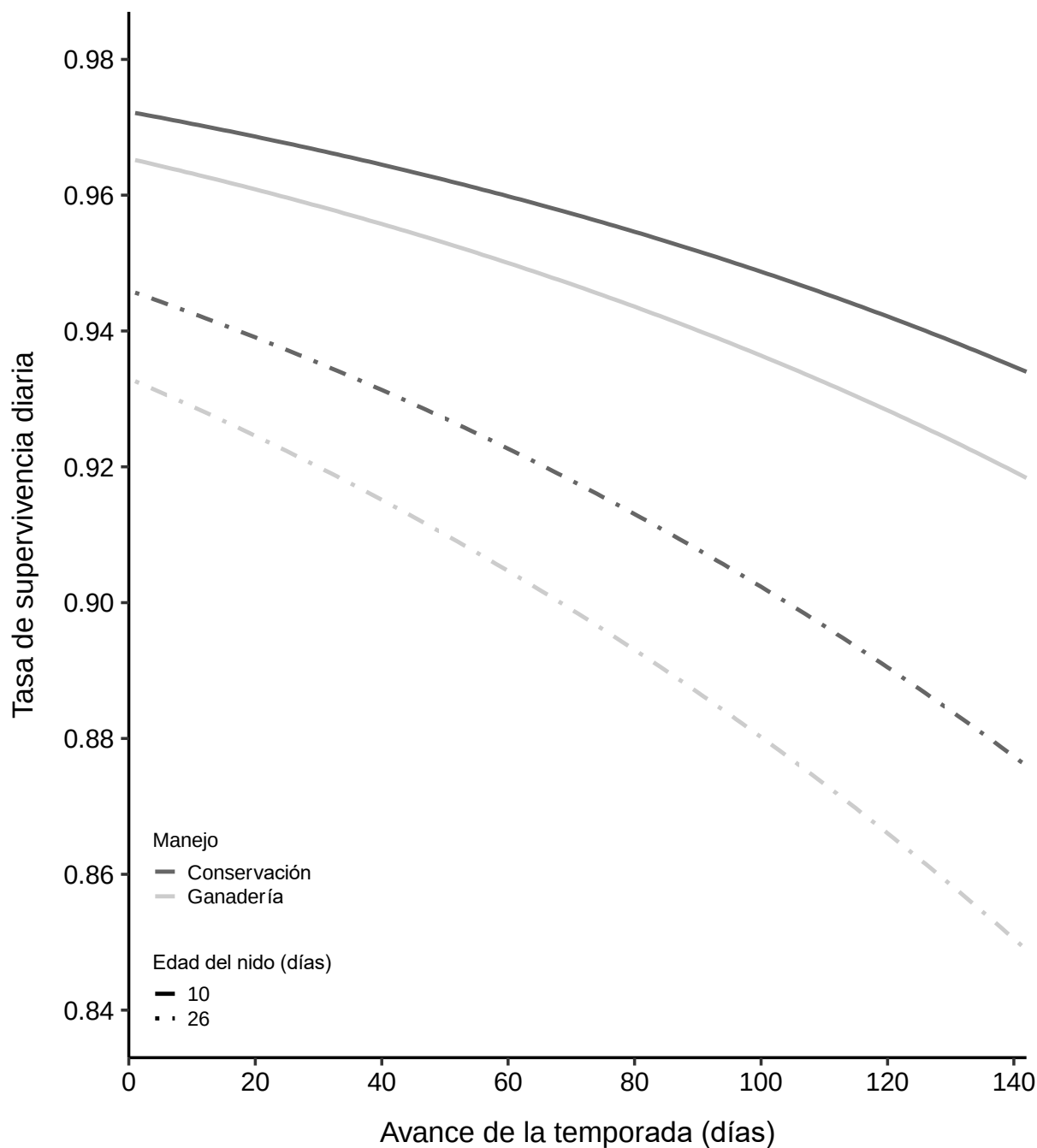


Figura 5.4. Variación en la tasa de supervivencia diaria de los nidos de Yetapá de collar a lo largo de la temporada reproductiva en áreas protegidas y ganaderas durante el periodo de incubación (edad de 10 días) y de pichones (edad de 26 días) durante las temporadas reproductivas del 2015–2019 ($n = 268$).

Tabla 5.3. Soporte de los modelos predictivos de la tasa de supervivencia diaria de los nidos las especies amenazadas en áreas protegidas y ganaderas. T = término lineal del avance de la temporada reproductiva; AIC_c = criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas; ΔAIC_c = AIC_c relativo al modelo de mejor ajuste; k = número de parámetros; w_i = peso del modelo.

A. Yetapá de collar ($n = 268$).

Modelo	ΔAIC_c	K	w_i
S (Edad del nido + T)	0.0 ^a	3	49.8
S (Manejo + Edad del nido + T)	1.3	4	25.8
S (Edad del nido)	2.3	2	15.7
S (Manejo + Edad del nido)	3.5	3	4.7
S (T)	23.1	2	0.0
S (Manejo + T)	23.4	3	0.0
S (Manejo)	30.5	2	0.0
S (.)	31.0	1	0.0

^a $AIC_c = 1137.0$

B. Capuchino Iberá ($n = 56$).

Modelo	ΔAIC_c	K	w_i
S (T)	0.0 ^a	2	56.3
S (.)	1.8	1	23.0
S (Manejo)	3.2	2	11.4
S (Edad del nido)	3.6	2	9.3

^a $AIC_c = 216.9$

Tabla 5.4. Estimador del parámetro (β), error estándar (EE), e intervalos de confianza de 95% (IC_{95%}) de las variables explicativas del modelo promedio predictivo de la tasa de supervivencia del Yetapá de collar ($n = 268$). T = término lineal del avance de la temporada reproductiva.

Variable explicativa	β	EE	IC _{95%}	
			Inferior	Superior
Manejo	-0.23	0.27	-0.76	0.30
Edad del nido	-0.04	0.01	-0.06	-0.03
T	-0.01	0.01	-0.01	-0.01

Tabla 5.5. Soporte de los modelos predictivos de la tasa de depredación diaria de los nidos de las especies amenazadas en áreas protegidas y ganaderas. T = término lineal del avance de la temporada reproductiva; AIC_c = criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas; Δ AIC_c = AIC_c relativo al modelo de mejor ajuste; k = número de parámetros; w_i = peso del modelo.

A. Yetapá de collar ($n = 226$)

Modelo	Δ AIC _c	K	w_i
S (Edad del nido + T)	0.0 ^a	3	75.5
S (Edad del nido)	2.3	2	24.5
S (T)	23.9	2	0.0
S (.)	31.8	1	0.0
S (Manejo)	32.7	2	0.0

^a AIC_c = 924.4

B. Capuchino Iberá ($n = 50$).

Modelo	Δ AIC _c	K	w_i
S (T)	0.0 ^a	2	36.5
S (.)	0.3	1	31.7
S (Manejo)	1.2	2	20.2
S (Edad del nido)	2.3	2	11.6

^a AIC_c = 191.7

5.3.5. Cuidado parental

No hubo diferencias en la frecuencia de visitas de las hembras de Yetapá de collar a los nidos entre las áreas protegidas, donde el valor promedio fue de 12.4 ± 0.5 visitas/h ($n = 12$), y los campos ganaderos, donde el valor promedio de fue de 10.1 ± 1.6 visitas/h ($n = 7$, $t = -1.3$, $gl = 7.3$, $p = 0.2$, Figura 5.5). El modelo nulo fue seleccionado en el GLMM utilizado para evaluar las diferencias de la duración de las visitas entre las áreas protegidas y los campos ganaderos, indicando que el tipo de manejo no influyó en la duración de la visita de las hembras a los nidos (Tabla 5.6, Figura 5.5). La duración de las visitas de las hembras de Yetapá de collar a los nidos en áreas protegidas tuvieron un valor promedio de 17.0 ± 1.1 s (rango: 5–164, $n = 12$) y en campos ganaderos tuvieron un valor promedio de 19.6 ± 1.9 s (rango: 5–243, $n = 7$).

Tabla 5.6. Soporte del modelo lineal generalizado mixto (GLMM) prediciendo la frecuencia de visitas de las hembras de Yetapá de collar a los nidos con pichones grandes en áreas protegidas y ganaderas ($n = 19$). AIC_c = criterio de información corregido para muestras pequeñas; ΔAIC_c = AIC_c relativo al modelo de mejor ajuste; k = número de parámetros; w_i = peso del modelo.

Modelo	ΔAIC_c	k	w_i
Nulo	0.0 ^a	3	0.63
Manejo	1.07	4	0.37

^a $AIC_c = 3414.4$

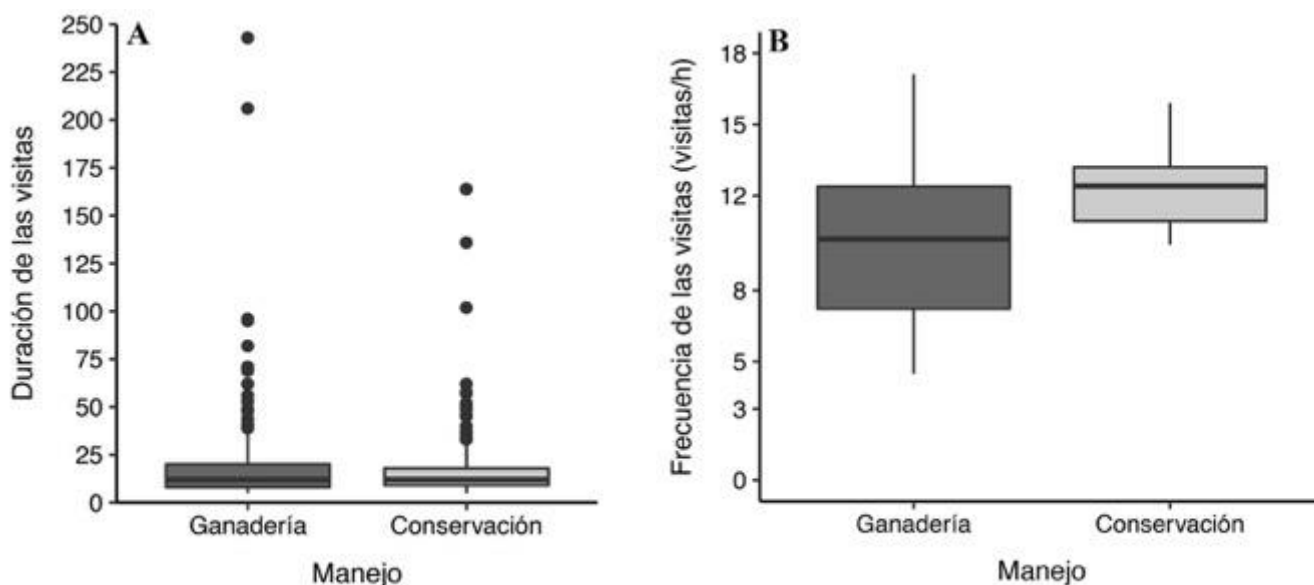


Figura 5.5. (A) Duración y (B) frecuencia de la visita de las hembras de Yetapá de collar a los nidos con pichones grandes en áreas protegidas y ganaderas ($n = 19$).

5.3.6. Estructura de la vegetación

5.3.6.1. Comparación de nidos de Yetapá de collar en áreas protegidas y ganaderas

Las variables altura de los montículos y del agua, y la cobertura del agua y el suelo desnudo fueron excluidas de la selección de modelos por presentar ajuste perfecto con los nidos de campos ganaderos. No detectamos diferencias en la altura de las gramíneas, herbáceas, y broza entre la estructura de los nidos de campos ganaderos y áreas protegidas (Tabla 5.7). La cobertura de la broza fue mayor en áreas protegidas ($p < 0.01$), mientras que la cobertura de gramíneas y herbáceas no difirió con la de los nidos de campos ganaderos (Tabla 5.7).

5.3.6.2. Comparación de nidos de Yetapá de collar de áreas protegidas y ganaderas con campos ganaderos sin nidos de las especies amenazadas

La altura de las gramíneas de los nidos de áreas protegidas fue superior a la de campos ganaderos sin nidos de las especies focales ($p < 0.01$), mientras que no detectamos diferencias en la altura de los montículos, la broza y las herbáceas (Tabla 5.7). Descartamos la variable suelo desnudo por presentar multicolinealidad. La cobertura de gramíneas y de broza fueron superiores en las áreas protegidas que en los campos ganaderos sin nidos de las especies

focales ($p < 0.01$ y $p < 0.05$, respectivamente), mientras que la cobertura de herbáceas no presentó diferencias significativas entre los sitios (Tabla 5.7).

Los nidos presentes en campos ganaderos difirieron de los sitios medidos en los campos ganaderos sin nidos, ya que presentaron ajuste perfecto de la altura y cobertura del agua. La altura de las gramíneas y de los montículos de los nidos de áreas ganaderas fue superior a la de campos ganaderos sin nidos ($p < 0.001$ y $p < 0.05$, respectivamente, Tabla 5.7). La altura de la broza y herbáceas no difirió entre los sitios. Descartamos la variable cobertura de herbáceas por presentar multicolinealidad. La cobertura de la broza fue menor en los nidos de campos ganaderos con respecto a los campos sin nidos ($p < 0.05$), mientras que la cobertura de gramíneas y suelo desnudo no presentaron diferencias entre los sitios (Tabla 5.7).

5.3.6.3. Selección de sitios de nidos del Yetapá de collar en áreas protegidas y ganaderas

Los nidos y los puntos aleatorios dentro de los territorios de las hembras no difirieron en la altura de gramíneas, broza, y herbáceas (Tabla 5.7). Descartamos la variable cobertura de broza por presentar multicolinealidad. No detectamos diferencias en la cobertura de gramíneas, herbáceas, ni suelo desnudo (Tabla 5.7). Estos resultados indican que la estructura de la vegetación de los nidos y los puntos aleatorios dentro del territorio de las hembras en áreas protegidas fue similar.

Tampoco detectamos diferencias en la altura de gramíneas, herbáceas, montículos, agua, y broza entre los nidos y los puntos aleatorios medidos dentro del territorio de las hembras en campos ganaderos. Descartamos la variable cobertura de agua al presentar multicolinealidad. La cobertura de gramíneas fue menor en los puntos aleatorios ($p < 0.05$), mientras que la cobertura de suelo desnudo fue mayor en los nidos ($p < 0.05$), y la cobertura de herbáceas no difirió (Tabla 5.7).

Tabla 5.7. Tabla resumen de las medidas de vegetación de los nidos y puntos aleatorios dentro del territorio de las hembras del Yetapá de collar en campos ganaderos y áreas protegidas, y de los sitios sin nidos de las especies amenazadas en campos ganaderos.

	Áreas protegidas		Campos ganaderos con nidos		Campos ganaderos sin nidos
	Nidos ($n = 23$)	Territorio ($n = 22$)	Nidos ($n = 23$)	Territorio ($n = 23$)	($n = 23$)
Altura (cm)					
Gramíneas	56.6 ± 1.2	55.8 ± 1.1	48.4 ± 1.1	51.7 ± 1.1	23.8 ± 1.0
Herbáceas	70.0 ± 7.5	73.1 ± 6.5	29.3 ± 1.9	29.5 ± 1.7	18.3 ± 1.9
Broza	7.4 ± 9.6	7.2 ± 0.6	7.7 ± 1.6	7.4 ± 2.2	3.1 ± 0.4
Agua			11.5 ± 0.4	13.8 ± 0.6	
Montículos			21.8 ± 1.2	21.3 ± 1.2	
Cobertura (%)					
Gramíneas	82.2 ± 2.4	82.6 ± 2.1	70.2 ± 3.0	63.8 ± 2.7	69.1 ± 3.5
Herbáceas	4.3 ± 1.1	5.5 ± 1.9	9.6 ± 1.4	9.6 ± 1.4	12.3 ± 3.0
Agua			15.3 ± 2.2	17.7 ± 2.4	
Suelo desnudo	0.04 ± 0.03	0.13 ± 0.34	6.2 ± 1.6	3.8 ± 1.2	8.3 ± 2.5
Broza	13.7 ± 2.1	10.9 ± 1.5	1.9 ± 0.5	2.7 ± 1.2	8.1 ± 2.0

5.4. Discusión

Los nidos de las aves amenazadas estudiadas en campos ganaderos se encontraron exclusivamente en ambiente de malezal. La altura de las gramíneas de los sitios de nidos del Yetapá de collar no difirió entre áreas protegidas y ganaderas, pero fue superior a la registrada en campos ganaderos donde no encontramos nidos de las especies de estudio. Es decir, los malezales donde encontramos nidos de las aves amenazadas estudiadas no estaban tan negativamente afectados por la actividad ganadera y presentaban una estructura de la vegetación mejor conservada que la de los campos ganaderos donde no encontramos nidos de las especies focales. La densidad de nidos de Yetapá de collar fue significativamente más baja en campos ganaderos que en zonas de reserva. Por su lado, la densidad de nidos del Capuchino Iberá no presentó diferencias significativas según el tipo de manejo. La tasa de supervivencia diaria del Yetapá de collar se encuentra determinada por el tipo de manejo, siendo inferior en las áreas con ganado. Así, la probabilidad de éxito de un nido de Yetapá de collar fue menor en áreas ganaderas que en áreas protegidas. Registramos el mismo patrón en el Capuchino Iberá, siendo la tasa de supervivencia diaria inferior en campos ganaderos. Las diferencias observadas en la altura de gramíneas entre los sitios donde se encontraron nidos de las especies amenazadas (i.e. áreas protegidas y ganaderas) y los campos ganaderos donde no se encontraron nidos de estas especies resaltan la dependencia que tienen las especies amenazadas de pastizal con una estructura bien conservada de la vegetación para llevar a cabo su actividad reproductiva.

La actividad ganadera en Corrientes se desarrolla principalmente sobre lomadas arenosas, las cuales conforman los pastizales que mejor se adaptan a este tipo de producción (Carnevali 1994, Sampedro 2018). Los pastizales de *Andropogon lateralis* poseen el mejor potencial forrajero y la elevada superficie de las lomadas hace que el ganado se pueda concentrar en estas durante los grandes períodos de lluvias con anegamientos (Carnevali 1994). La quema anual es una herramienta de manejo habitual en los campos ganaderos del NEA, utilizada con la intención de eliminar la materia vegetal seca que no es consumida por el ganado y para favorecer el rebrote de pasto nuevo que resulta más palatable y nutritivo para la hacienda (Whelan 1995, Azpiroz et al. 2012). El uso del fuego representa una herramienta de bajo costo que suele efectuarse entre finales de invierno y principios de la primavera (i.e. agosto–septiembre; Kunst 2011). Los efectos adversos de las quemas se

pueden manifestar de forma directa, mediante la mortalidad de individuos y/o pérdida de nidos, o de manera indirecta, mediante cambios en la estructura de la vegetación (Whelan 1995).

La altura de las gramíneas en campos ganaderos con pastoreo intensivo sin presencia de nidos de las especies de estudio fue más baja que la altura registrada en los pastizales donde las especies amenazadas sí nidificaron. La actividad reproductiva de las aves amenazadas se concentró en los pastizales, tanto protegidos como pastoreados, donde el promedio de la altura de las gramíneas fue superior a 50 cm, siendo este patrón similar al observado por Di Giacomo et al. (2010) en la cuenca del Aguapey. Sin embargo, las especies estudiadas, no se asentaron en pastizales con una altura promedio de gramíneas de 25 cm, valores característicos de campos con una actividad ganadera más intensiva. El mismo patrón fue observado en el Espartillero enano (*Spartonoica maluroides*, Cardoni et al. 2012). Esta especie desarrolla su ciclo reproductivo en campos ganaderos con baja frecuencia de uso del fuego, es decir, en pastizales más altos, mientras que se ausenta de los potreros sometidos a quemas más frecuentes (Cardoni et al. 2012). A su vez, registramos una menor cobertura de gramíneas y de broza en nidos ubicados en sitios bajo actividad ganadera intensiva con respecto a aquellos localizados en áreas protegidas, consecuencia del pastoreo y del uso del fuego. Así, los pastizales bajo manejo de pastoreo más intensivo alteran la estructura de la vegetación, provocando la ausencia de poblaciones de especies amenazadas en los mismos (Di Giacomo et al. 2010).

Encontramos poblaciones reproductivas de las especies estudiadas en áreas ganaderas que poseían ambientes denominados “malezales”. Si bien la estructura del pastizal donde se encontraban los nidos en las áreas ganaderas y protegidas presentaron una altura y cobertura de gramíneas similar, se diferenciaron por la existencia de montículos de tierra y de una columna de agua únicamente presentes en los campos ganaderos. Los malezales se caracterizan por tener depresiones en el suelo que forman montículos al nivel de la superficie, y cuya altura varía entre 10 y 60 cm (Carnevali 1994, Calvi 2015). Esta topografía característica dificulta la actividad ganadera, especialmente la de cría (Calvi 2015, Sampedro 2018). Además, el anegamiento característico de este ambiente favorece las poblaciones de mosquitos y tábanos que afectan negativamente a la hacienda (Calvi 2015). Por lo tanto, la profundidad del malezal, es decir, la altura de sus depresiones, determina tanto la productividad del campo como el uso de este, siendo más comúnmente utilizados como sitios

de invernada que de engorde (Calvi 2015). Estas condiciones poco favorables para la presencia de la hacienda hacen del malezal un ambiente menos productivo que los pastizales de lomada arenosa (Sampedro 2018). Las poblaciones reproductivas de Yetapá de collar y de Capuchino Iberá en campos ganaderos se encontraron únicamente en malezales, ambiente donde la actividad ganadera se encuentra limitada y, por lo tanto, representan áreas menos productivas.

Los potreros donde se hallaban las especies amenazadas comparten la particularidad de no estar sometidos a quemas anuales y de presentar una estructura del pastizal similar a la de las áreas dedicadas a la conservación. El hecho de que la altura y la cobertura de las gramíneas no difiera entre sitios indica que las especies amenazadas dependen de una estructura del pastizal conservada para poder llevar a cabo su ciclo reproductivo. La importancia que tiene la estructura del pastizal sobre la actividad reproductiva de las aves fue destacada en estudios sobre especies amenazadas, como el Yetapá de collar y el Tordo Amarillo (*Xanthopsar flavus*), en donde se identificó el uso reproductivo de los pastizales tres años después de su quema (Petry y Krüger 2010, Di Giacomo et al. 2011a). Registramos el mismo patrón en el PNI, donde un área de pastizal que fue utilizada con fines reproductivos en 2015 por el Yetapá de collar, se quemó al año siguiente y recién en el 2018 fue utilizada nuevamente para nidificar. La estructura de la vegetación se mantuvo conservada en los sitios de nidificación de las áreas ganaderas, o bien gracias al manejo de algunos productores, que evitan las quemas anuales de los pastizales, o bien debido al mal drenaje de los malezales y a las abundantes precipitaciones, que resultan en la permanencia de agua en estos pastizales (Calvi 2015). La elevada humedad que retienen los malezales impide que el fuego avance y consuma la totalidad del pastizal, resultando en una quema parcial de los potreros. De manera similar, el éxito reproductivo de algunas aves de pastizal en América del Norte se ve favorecido en campos que aplican quemas controladas con respecto a campos donde se practican quemas totales (Churchwell et al. 2008, Hovick et al. 2012, Hovick y Miller 2016). Así es como algunas áreas ganaderas ubicadas en los malezales podrían estar actuando como refugios de pastizal para las especies amenazadas, ya que las características propias del ambiente son clave para mantener una estructura conservada de la vegetación del pastizal.

La tasa de supervivencia diaria del Yetapá de collar fue menor en zonas dedicadas a la producción ganadera que en áreas dedicadas a la conservación, resultando en una probabilidad de éxito de los nidos de 0.07 y 0.18, respectivamente. El efecto negativo de las

actividades productivas sobre el éxito reproductivo de las aves de pastizal había sido previamente reportado para otras especies. Pretelli et al. (2015) encontraron valores igualmente bajos de la probabilidad de éxito de nidos del Pico de plata (*Hymenops perspicillatus*), otra especie de tiránido, en áreas agrarias. El efecto negativo de la ganadería sobre el éxito reproductivo también fue descrito para otras familias de aves (Fondell y Ball 2004, Sandercock et al. 2015, Cossa et al. 2020). La probabilidad de éxito de nidos de otros grupos taxonómicos registradas en campos ganaderos fue similar al obtenido en nuestro estudio, con valores de entre 0.08 y 0.10 (Fondell y Ball 2004, Sandercock et al. 2015). Sin embargo, en áreas protegidas el éxito reproductivo del Yetapá de collar fue menor al registrado para otras especies de pastizal (Fondell y Ball 2004, Pretelli et al. 2015, Sandercock et al. 2015). La probabilidad de éxito de los nidos del Yetapá de collar en campos ganaderos fue inferior a la de los nidos presentes en áreas dedicadas a la conservación, y similar a la registrada para otras especies de aves de pastizal en distintos sistemas productivos.

La probabilidad de éxito de los nidos del Capuchino Iberá fue de 0.15. Este valor fue inferior al registrado para otras especies de capuchinos, que tuvieron una probabilidad de supervivencia de entre 0.20 y 0.29 (Rovedder 2011, Franz 2012, Repenning y Fontana 2016, Rosoni et al. 2019). Si bien el manejo no fue seleccionado como variable explicativa de la tasa de supervivencia diaria de los nidos, la probabilidad de éxito de los nidos en campos ganaderos fue más baja que en áreas protegidas, como ocurre con el Yetapá de collar. Esta discordancia podría deberse al bajo tamaño muestral en nuestro estudio, el cual se encuentra por debajo de los 20 nidos propuestos como cantidad mínima a partir de la cual se pueden hacer inferencias poblacionales (Hensler y Nichols 1981, Dinsmore y Dinsmore 2007). Es por ello que consideramos de suma importancia continuar con el estudio de la biología reproductiva de aves de pastizal en campos ganaderos para poder tener una visión más completa de los impactos de esta actividad.

La densidad de nidos del Yetapá de collar fue significativamente inferior en campos ganaderos, mientras que la de los nidos del Capuchino Iberá no difirió significativamente según el manejo. La disminución de la densidad de nidos o de la abundancia de adultos en campos ganaderos suele estar asociada a alteraciones en la estructura de la vegetación, a un aumento de la depredación, o a la disminución de la disponibilidad de alimento (Fondell y Ball 2004, Little et al. 2013). Si bien las hembras de Yetapá de collar no seleccionaron una característica particular del ambiente para ubicar sus nidos en áreas protegidas, en los

campos ganaderos seleccionaron sitios con una mayor cobertura de gramíneas. Es posible que la actividad ganadera disminuya la disponibilidad de sitios potenciales de nidificación al modificar la estructura de la vegetación (Fondell y Ball 2004), explicando la reducción observada en la densidad de nidos en campos ganaderos. Esto también podría estar explicado por una disminución en la abundancia de artrópodos en consecuencia del uso del fuego, variaciones en la estructura de la vegetación, o de la aplicación de antiparasitarios (e.g. ivermectrina) al ganado (Vickery et al. 2001, Sutter y Ritchison 2005, DeBano 2006, Little et al. 2013). Dado que no detectamos diferencias en la tasa de depredación asociadas al manejo (ver a continuación), no consideramos que la depredación sea la causante de las diferencias observadas en las densidades de nidos. Por su lado, si bien no detectamos diferencias significativas entre las densidades de nidos del Capuchino Iberá, en los campos ganaderos esta fue la mitad que la registrada en áreas conservadas. Esta falta de significancia podría deberse al bajo tamaño muestral de territorios del Capuchino Iberá en áreas ganaderas. Un bajo tamaño muestral aumenta la probabilidad de cometer un error del tipo II, es decir, de aceptar la hipótesis nula cuando esta es falsa (Taylor y Gerrodette 1993). Sugerimos incluir mediciones de la disponibilidad de sitios de nidificación y de alimento (i.e. artrópodos y semillas) en futuros trabajos para poder identificar con mayor certeza los factores que contribuyen a la disminución de la densidad de nidos en campos ganaderos.

En base a nuestros resultados y a nuestro conocimiento sobre las especies estudiadas, formulamos la hipótesis que las poblaciones ubicadas en las áreas protegidas actúan como fuente de individuos para las áreas ganaderas cercanas, actuando como sumideros (Pulliam 1988). Para que la metapoblación se pueda mantener a nivel regional es necesario que las subpoblaciones de las áreas protegidas tengan una productividad de juveniles que permita la emigración de estos a las zonas sumidero (Pulliam 1988). Además, es necesario que los individuos que migran de una subpoblación a la otra puedan realizar el desplazamiento de manera exitosa, es decir, que haya conectividad entre las distintas subpoblaciones (Pulliam 1988). La baja densidad de nidos y probabilidad de éxito de los nidos que registramos en campos ganaderos parecen indicar que estas subpoblaciones dependen de la llegada (i.e. inmigración) de individuos originarios de otras áreas (i.e. fuentes, Pulliam 1988). Sin embargo, el bajo éxito reproductivo registrado en las áreas protegidas resulta alarmante, y puede tener consecuencias negativas a nivel metapoblacional, si la producción de juveniles no es la suficiente para renovar y mantener las poblaciones (Pulliam 1988). Un factor agravante es el

hecho de que la mayor parte de la distribución de las especies amenazadas estudiadas se encuentra en áreas productivas, representando las áreas protegidas una parte muy reducida de su distribución. Para estimar el riesgo de extinción en las especies estudiadas, es necesario realizar análisis de viabilidad poblacional y así determinar si estas se encuentran en crecimiento, estables, o en decrecimiento.

La depredación fue la principal causa de fracaso de nidos y además registramos nuevas causas de fracaso. Otras causas de fracaso de los nidos de Yetapá de collar en campos ganaderos incluyen la inundación, el pisoteo por parte del ganado, y el derrumbe de los tacurúes que estaban actuando como soporte de los nidos. Si bien el fracaso por el pisoteo del ganado ha sido reportado en estudios previos, en nuestro sistema de estudio no fue muy frecuente, probablemente por la baja carga ganadera (Fondell y Ball 2004, Johnson et al. 2012, Bleho et al. 2014). Las fuertes lluvias pueden provocar el abandono de los nidos al verse estos inundados. Este suceso se ha visto previamente en la Reserva El Bagual en nidos contruidos sobre matas de *Paspalum*, al tratarse de pastizales con un mayor grado de anegamiento que los de *Andropogon* (Di Giacomo et al. 2011b). Dadas las características del malezal, es probable que la inundación de los nidos sea una causa importante de fracaso en áreas ganaderas en años de fuertes lluvias. Cabe destacar que algunos nidos en los campos ganaderos fueron contruidos sobre matas aparentemente quemadas ese mismo año, lo que hace que los nidos sean aún más susceptibles al fracaso por la inundación. A su vez, uno de los nidos contruidos sobre un tacurú fracasó por el derrumbe de este sobre el nido, agregando otra causa al fracaso de los nidos. Los tacurúes están asociados a los malezales, por lo que los fracasos asociados a sucesos similares pueden ser más frecuente en este tipo de ambiente (Carnevali 1994). Por otro lado, y opuesto a lo observado en otros estudios, no hemos detectado el parasitismo de cría en campos ganaderos (Fondell y Ball 2004, Hovick et al. 2012). Tanto en los campos ganaderos como protegidos, los fuertes vientos provocaron la caída de nidos del Capuchino Iberá, indicando que este suceso es independiente al tipo de manejo del campo. Esta problemática cobra mayor relevancia cuando se considera el aumento de los eventos climáticos extremos pronosticado para la Argentina subtropical (Barros et al. 2015). Mientras que la caída de nidos se trata de una amenaza generalizada, los nidos de las especies estudiadas están expuestos a nuevas amenazas en áreas ganaderas, lo cual resulta en una reducción de la probabilidad de éxito con respecto a las áreas protegidas.

La tasa de depredación diaria de nidos en las especies amenazadas no fue explicada por la diferencia de manejo de los campos. Los depredadores de nidos registrados en campos ganaderos fueron las culebras y el Aguará guazú, mientras que en las áreas dedicadas a la conservación los principales depredadores fueron los zorros y las culebras. Resaltamos la importancia de aumentar el esfuerzo de detección de depredadores en campos ganaderos, ya que nuestras observaciones son reducidas y no nos permiten inferir sobre la importancia relativa de los depredadores de nidos en este tipo de manejo. Tampoco detectamos diferencias en la duración y frecuencia de las visitas de las hembras de Yetapá de collar a los nidos. La falta de diferencias en el cuidado parental y en la tasa de depredación según el tipo de manejo parecen indicar que no hay un mayor riesgo de depredación de los nidos asociado a la ganadería. De todas formas, resaltamos el interés de realizar un muestreo de depredadores en campos ganaderos a fin de evaluar el impacto de esta actividad sobre su composición y abundancia.

Las especies focales presentaron similitudes en los parámetros reproductivos medidos en ambos tipos de manejo. El tamaño de puesta, el éxito de eclosión, y la cantidad de pichones del Yetapá de collar y del Capuchino Iberá fueron similares en ambos tipos de manejo. Cabe destacar que, a diferencia de lo observado en áreas protegidas, ninguno de los nidos encontrados en campos ganaderos tuvo un tamaño de puesta de 4 huevos. La hipótesis de limitación de alimento postula que el tamaño de puesta puede estar condicionado por la disponibilidad de este (Martin 1995), por lo que recomendamos estudiar el impacto negativo que la actividad ganadera puede tener sobre la comunidad de artrópodos (Sutter y Ritchison 2005, DeBano 2006, Little et al. 2013). Finalmente, recomendamos continuar con el estudio de la biología reproductiva de estas especies para aumentar el tamaño muestral y, también, sugerimos estimar la disponibilidad de artrópodos y semillas en campos ganaderos y áreas protegidas para evaluar posibles variaciones en los recursos alimenticios asociadas al tipo de manejo.

5.5. Implicancias para la conservación

No encontramos poblaciones reproductivas de las aves amenazadas de pastizal relevadas en los campos ganaderos que se ubicaban en lomadas arenosas. Estas zonas representan las áreas más productivas para la ganadería, y es donde se evidencia el efecto

que tienen las quemas anuales sobre la de estructura de la vegetación. Las especies estudiadas nidificaron en los sectores bajos de los campos ganaderos, donde la estructura del pastizal se encuentra mejor conservada, actuando así estas zonas como refugios de pastizal. Los malezales se caracterizan por el anegamiento y la presencia de montículos que dificultan la quema total del pastizal, mitigando así el efecto adverso que tienen el fuego y el movimiento del ganado, respectivamente. Resaltamos, nuevamente, la importancia de mantener conservada la estructura de la vegetación, ya que, en nuestras observaciones realizadas en la zona del Aguapey, donde los malezales son sometidos a quemas anuales y pastoreo continuo, no detectamos la nidificación del Yetapá de collar ni del Capuchino Iberá. Nuestras observaciones indican que, en los campos ganaderos con lomadas arenosas y malezales, estos últimos son menos afectados por la ganadería, probablemente por las características propias de este ambiente, es decir, por el anegamiento y la presencia de montículos que dificultan el acceso del ganado.

Si bien encontramos poblaciones reproductivas de ambas especies en campos ganaderos, la densidad de nidos y su éxito reproductivo fue más bajo que en las áreas protegidas. El éxito reproductivo estimado en las áreas protegidas es, a su vez, bajo en relación al éxito reproductivo de otras especies de pastizal. Consideramos importante evaluar la conectividad entre las áreas protegidas y los campos ganaderos con presencia de poblaciones reproductivas de las especies amenazadas, así como también realizar un análisis de viabilidad poblacional para estimar la trayectoria poblacional de las especies estudiadas.

Capítulo 6: Conclusiones generales y recomendaciones

6.1. Conclusiones generales

En el desarrollo de la tesis evaluamos el impacto de la ganadería en la biología reproductiva del Yetapá de collar y del Capuchino Iberá. A continuación, detallamos las conclusiones más importantes de este trabajo, asociadas a las amenazas que estas especies afrontan:

- *El manejo tradicional de los campos ganaderos en el nordeste reduce, a escala regional, los sitios potenciales para la reproducción de aves amenazadas de pastizal y, en consecuencia, sus poblaciones reproductivas.* A lo largo de este trabajo, detectamos que las especies focales requieren una estructura de la vegetación muy específica, principalmente una altura y cobertura de gramíneas conservada. El manejo tradicional de los campos ganaderos, basado en las quemas anuales y en el pastoreo continuo del pastizal, alteran la estructura de la vegetación impidiendo que las especies insectívoras y granívoras amenazadas puedan nidificar en pastizales bajo este tipo de manejo.

- *Existen refugios de pastizal que aún albergan pequeñas poblaciones reproductivas de las especies amenazadas en los campos ganaderos.* Localizamos poblaciones de las aves amenazadas que desarrollaron su ciclo reproductivo en áreas ganaderas bajas, e inundables, constituidas mayormente por los denominados malezales. El movimiento limitado del ganado, como consecuencia de los montículos característicos del malezal, y la falta de quemas anuales en estos campos mantuvieron una estructura de la vegetación similar a la de las áreas protegidas, permitiendo la reproducción y la permanencia de las especies amenazadas.

Estos campos actúan como áreas refugio para la reproducción de especies amenazadas dentro de la matriz productiva ganadera. Sin embargo, el éxito reproductivo y la densidad de los nidos de las poblaciones de Yetapá de collar y del Capuchino Iberá en estos refugios de pastizal fueron muy bajos en relación a los registrados en áreas protegidas. Si bien la depredación fue la principal causa de fracaso en ambos manejos, detectamos nuevas

causas de fracaso de los nidos en campos ganaderos, que incluyen el pisoteo y la inundación de los nidos. Sin embargo, considerando que la mayor parte de la distribución del Yetapá de collar y del Capuchino Iberá se encuentra en áreas privadas dedicadas principalmente a la producción ganadera, estos refugios de pastizal, que albergan pequeñas poblaciones reproductivas, resultan clave para evitar la extinción de estas especies.

- *La tasa de depredación de los nidos depende de la comunidad de depredadores de la región.* Registramos un aumento significativo en la abundancia de mesodepredadores, principalmente de zorros, en el Parque Nacional Iberá con respecto a la abundancia de la Reserva El Bagual. Este aumento en la abundancia de zorros es posiblemente una consecuencia de la extinción local de los grandes felinos en la provincia de Corrientes, producto de la persecución que estos sufren por los conflictos depredador-ganado. Asimismo, la tasa de depredación de los nidos del Yetapá de collar resultó ser mayor en el Parque Nacional Iberá, siendo los zorros los principales depredadores. El aumento de la tasa de depredación se tradujo en un éxito reproductivo reducido. A su vez, la temporada reproductiva fue más corta y presentó un pico adelantado en el Parque Nacional Iberá, probablemente como respuesta comportamental al aumento de la depredación de nidos. Así, observamos que la ganadería podría generar desequilibrios ecológicos mediante la persecución de los grandes felinos, teniendo repercusiones negativas en las aves amenazadas de pastizal incluso en pastizales donde no se desarrolla esta actividad. Además, el hecho de haber registrado un aumento de la tasa de depredación de nidos y una reducción de la temporada reproductiva de una especie amenazada en un área protegida resulta alarmante, teniendo en cuenta el declive poblacional que están experimentando las aves de pastizal y la elevada tasa de conversión y el bajo grado de protección de este ambiente.

- *Los periodos de sequía y las tormentas tienen efectos negativos en la biología reproductiva de las aves de pastizal.* Detectamos que las aves amenazadas de pastizal pueden detener su ciclo reproductivo en periodos de sequía. Registramos el cese de la actividad reproductiva del Capuchino Iberá en el 2017, año en el que los bañados del Parque Nacional Iberá se secaron. A su vez, durante la temporada reproductiva del 2019 la Reserva El Bagual atravesó un período de sequía durante el cual no se detectó la actividad reproductiva del Yetapá de collar. Por otro lado, las fuertes tormentas han provocado el fracaso de nidos de

Yetapá de collar y del Capuchino Iberá, por la inundación y caída de los nidos, respectivamente. Las proyecciones climáticas anuncian un aumento de los eventos climáticos extremos (i.e. sequías y tormentas) en la región que podrían tener consecuencias devastadoras en el ciclo reproductivo del Capuchino Iberá y del Yetapá de collar (Penalba y Ribera 2013, Barros et al. 2015).

6.2. Recomendaciones para la conservación de las especies amenazadas de pastizal

Los resultados y las conclusiones generales de esta tesis nos permiten sugerir una serie de recomendaciones para la conservación de las aves amenazadas de pastizal:

- *Favorecer la presencia de aves amenazadas de pastizal en campos ganaderos mediante el manejo rotativo.* Las quemas anuales no son compatibles con el establecimiento de poblaciones de las aves amenazadas de pastizal. Sin embargo, la quema parcial de los potreros permite que la vegetación mantenga una estructura conservada donde se pueden establecer pequeñas poblaciones de estas aves. Las quemas deberían ser aplicadas entre otoño y principios de invierno, para favorecer la producción de semillas, alimento de los capuchinos, y para evitar alterar la estructura de la vegetación una vez iniciada la selección de territorios reproductivos de las aves. Recomendamos el manejo rotativo de quemas y pastoreo para generar una estructura del pastizal heterogénea donde la presencia de aves amenazadas de pastizal se vea favorecida.

- *Promover la identificación y conservación de refugios de pastizal en los campos ganaderos.* Dada la escases de poblaciones de las especies amenazadas fuera de áreas naturales protegidas y el alto valor de conservación que por lo tanto representan los refugios de pastizal en campos ganaderos, recomendamos su detección, monitoreo y manejo. La búsqueda de las pequeñas poblaciones reproductivas se puede llevar a cabo mediante la recorrida sistemática de áreas ganaderas, realizando puntos de conteo o transectas para detectar la presencia de las especies de interés. A su vez, la creación de una red de alerta para localizar las especies resultaría en una búsqueda más efectiva. La delimitación, monitoreo y manejo de los refugios se podría incorporar en las iniciativas de conservación existentes, como la Alianza del Pastizal, iniciativa de Aves Argentinas/BirdLife International que une a

ganaderos y conservacionistas para producir conservando los pastizales naturales. Divulgar los resultados de esta tesis y entablar un diálogo con productores interesados, mediante, por ejemplo, la asistencia a reuniones del CREA, una asociación civil de empresarios agropecuarios donde comparten sus experiencias y conocimientos también resultaría beneficioso en este aspecto. Así, acrecentar el vínculo con la comunidad local es clave para localizar y favorecer el desarrollo de nuevos refugios de pastizal. El aumento del hábitat disponible para las especies amenazadas es un factor clave para fortalecer su resiliencia ante el previsto aumento de eventos climáticos extremos (Schroeder et al. 2022). Finalmente, la conservación de las áreas refugio se podría garantizar mediante el desarrollo del ecoturismo e incentivos económicos, sea bajo la forma de compensaciones por parte del estado (Widman y Elofsson 2018) y/o la valorización del bien producido en el mercado (Williams et al. 2021).

- *Incluir el uso de las quemas prescriptas en las estrategias de conservación de áreas protegidas.* Los planes de manejo de algunas áreas protegidas incluyen el uso de quemas prescriptas como herramienta de manejo para controlar la carga de combustible y para evitar el avance de especies leñosas sobre los pastizales. En base a nuestras observaciones y a estudios previos (Di Giacomo et al. 2011a), sugerimos que un mismo parche de pastizal sea quemado con un intervalo igual o superior a tres años. De esta forma, se puede reestablecer la estructura de la vegetación requerida por las aves amenazadas para el desarrollo de su ciclo reproductivo. Además, resultaría beneficioso para las aves de pastizal realizar la zonificación de las parcelas a quemar considerando la ubicación de las poblaciones reproductivas, procurando mantener parches de pastizal conservados adyacentes al parche quemado. De esta manera, las aves podrían desarrollar su ciclo reproductivo en los pastizales conservados que no hayan sido impactados por el fuego (Di Giacomo et al. 2011a).

- *Favorecer las estrategias de reintroducción de depredadores tope o de recuperación de poblaciones de grandes felinos.* El efecto negativo del aumento de mesodepredadores en la biología reproductiva de las especies amenazadas de pastizal indica que el control de la comunidad de los depredadores de nidos beneficiaría a este grupo de aves. La reciente reintroducción del localmente extinto Yagareté en los Esteros del Iberá por la Fundación Rewilding representa un escenario único para profundizar en el estudio del rol que desempeñan los depredadores tope en la regulación de las poblaciones de

mesodepredadores y, por lo tanto, del impacto positivo que estos pueden tener sobre las aves amenazadas de pastizal (Rewilding Argentina 2021). De esta manera podremos contribuir en la evaluación de la efectividad de la reintroducción de depredadores tope como estrategia de conservación integral. En base a los resultados de nuestro estudio, esperamos que la población de mesodepredadores se estabilice en niveles de abundancia inferiores a los detectados en nuestro trabajo con consecuencias positivas sobre el éxito reproductivo de las aves amenazadas de pastizal. De hecho, ya se han registrado dos eventos de depredación sobre zorros por los Yaguaretés liberados. El retorno de los depredadores tope 50 años luego de su extinción provee un escenario prometedor para la reproducción de las especies amenazadas de pastizal en el área protegida del Iberá.

- *Promover el desarrollo del ecoturismo.* El ecoturismo es una herramienta que puede ser utilizada para favorecer el desarrollo socioeconómico de la región y la conservación de los pastizales y de las especies que estos albergan. La Estancia San Juan Poriahú, por ejemplo, es pionera en este aspecto y logra unir la producción con la conservación, siendo un escenario donde los visitantes pueden disfrutar de ambos aspectos de la cultura correntina. El ecoturismo es una actividad que se encuentra en aumento en los Esteros del Iberá (Donadio et al. 2022), y que podría replicarse en otras zonas del nordeste argentino. El desarrollo de instrumentos legales que motiven este tipo de actividades, como ocurre en las provincias de Catamarca y Salta, donde se promueve la creación de reservas privadas mediante beneficios tributarios, resultarían muy positivos para la conservación de la fauna local.

Referencias bibliográficas

- Accattoli, C. (2018). Plan de Manejo del Fuego para el Parque Nacional Iberá Año 2018 – 2022. Administración de Parques Nacionales.
- Aguilar, T.M., R.I. Dias, A.C. Oliveira, y R.H. Macedo (2008). Nest-site selection by Blue-black Grassquits in a Neotropical savanna: do choices influence nest success? *Journal of Field Ornithology* 79(1):24–31.
- Aldinger, K.R., y P.B. Wood (2014). Reproductive success and habitat characteristics of Golden-winged Warblers in high-elevation pasturelands. *The Wilson Journal of Ornithology* 126(2):279–287.
- Anderson, R.C. (2006). Evolution and origin of the Central Grassland of North America: climate, fire, and mammalian grazers. *The Journal of the Torrey Botanical Society* 133(4):626–647.
- Askins, R.A., F. Chávez-Ramírez, B.C. Dale, C.A. Haas, J.R. Herkert, F.L. Knopf, y P.D. Vickery (2007). Conservation of grassland birds in North America: understanding ecological processes in different regions. *Ornithological Monographs* 64:1–46.
- Attwood, S.J., S.E. Park, M. Maron, S.J. Collard, D. Robinson, K.M. Reardon-Smith, y G. Cockfield (2009). Declining birds in Australian agricultural landscapes may benefit from aspects of the European agri-environment model. *Biological Conservation* 142(10):1981–1991.
- Azpiroz, A.B., J.P. Isacch, R.A. Dias, A.S. Di Giacomo, C.S. Fontana, y C.M. Palarea (2012). Ecology and conservation of grassland birds in southeastern South America: a review. *Journal of Field Ornithology* 83(3):217–246.
- Azpiroz, S.B, y J.G. Blake (2009). Avian Assemblages in Altered and Natural Grasslands in the Northern Campos of Uruguay. *The Condor* 111(1):21–35.
- Báldi, A., P. Batáry, y S. Erdős (2005). Effects of grazing intensity on bird assemblages and populations of Hungarian grasslands. *Agriculture, ecosystems & environment* 108(3):251–263.
- Barros, V.R., J.A. Boninsegna, I.A. Camilloni, M. Chidiak, G.O. Magrín, y M. Rusticucci (2015). Climate change in Argentina: trends, projections, impacts and adaptation. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change* 6(2):151–169.

- Barton, K. (2019). MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.43.15. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Barua, M., S.A. Bhagwat, y S. Jadhav (2013). The hidden dimensions of human–wildlife conflict: health impacts, opportunity and transaction costs. *Biological Conservation*, 157:309–316.
- Barzan, F.R., L.M. Bellis, y S. Dardanelli (2021). Livestock grazing constrains bird abundance and species richness: A global meta-analysis. *Basic and Applied Ecology* 56:289–298.
- Bates, D., M. Mächler, B. Bolker, y S. Walker (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67(1):1–48.
- Battin, J. (2004). When Good Animals Love Bad Habitats: Ecological Traps and the Conservation of Animal Populations. *Conservation Biology* 18:1482–1491.
- Bleho, B.I., N. Koper, y C.S. Machtans (2014). Direct effects of cattle on grassland birds in Canada. *Conservation Biology* 28(3):724–734.
- BirdLife International (2004). *State of the world's birds: indicators for our changing world*. Birdlife International, Cambridge, U.K.
- BirdLife International (2016). *Alectrurus risora*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016.
- BirdLife International (2017a). *Sporophila iberaensis* (amended version of 2017 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2017.
- BirdLife International (2017b). *Xolmis dominicanus* (amended version of 2016 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2017.
- BirdLife International (2019). *Xanthopsar flavus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019.
- Brennan, L.A., y W.P. Kuvlesky, Jr. (2005). North American grassland birds: an unfolding conservation crisis? *The Journal of Wildlife Management* 69(1):1–13.
- Browne, M., S.P. Turbek, C. Pasian, y A.S. Di Giacomo (2021). Low reproductive success of the endangered Iberá Seedeater in its only known breeding site, the Iberá Wetlands, Argentina. *Ornithological Applications* 123(2):duab008.
- Burkart, R., N. Barbaro, R. Sánchez, y D. Gomez (1999). *Eco-regiones de la Argentina*. Administración de Parques Nacionales, Programa de Desarrollo Institucional Ambiental, Buenos Aires, Argentina.
- Burnham, K.P., y D.R. Anderson (2002). *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*, 2nd edition. Springer-Verlag, New York, NY, USA.

- Calvi, M. (2015). Sistemas de producción ganadera en campos de malezal. Estudios socioeconómicos de la sustentabilidad de los sistemas de producción y recursos naturales. Nº 19, ISSN 1851-6955. Ed. INTA EEA Mercedes.
- Campagna, L., P. Rodriguez, y J.C. Mazzulla (2018). Transgressive phenotypes and evidence of weak postzygotic isolation in F1 hybrids between closely related capuchino seedeaters. *PloS one* 13(6):e0199113.
- Campagna, L., P. Benites, S.C. Loughheed, D.A. Lijtmaer, A.S. Di Giacomo, M.D. Eaton, y P.L. Tubaro (2012). Rapid phenotypic evolution during incipient speciation in a continental avian radiation. *Proceedings Royal Society London B: Biology* 279:1847–1856.
- Cardoni, D.A., J.P. Isacch, y O. Iribarne (2012). Effects of cattle grazing and fire on the abundance, habitat selection, and nesting success of the Bay-capped Wren-Spinetail (*Spartonoica maluroides*) in coastal saltmarshes of the Pampas region. *The Condor* 114(4):803–811.
- Carnevali, R. (1994). Fitogeografía de la Provincia de Corrientes. Gobierno de la Provincia de Corrientes-INTA, Corrientes, Argentina.
- Carrete, M., J.A. Sánchez-Zapata, J.L. Tella, J.M. Gil-Sánchez, y M. Moleón (2006). Components of breeding performance in two competing species: habitat heterogeneity, individual quality and density-dependence. *Oikos* 112(3):680–690.
- Castle, G., D. Smith, L.R. Allen, y B.L. Allen (2021). Terrestrial mesopredators did not increase after top-predator removal in a large-scale experimental test of mesopredator release theory. *Scientific Reports* 11(1):1–18.
- Chebez, J.C. (1994). Los que se van. Especies argentinas que se extinguen. Ed. Albatros, Buenos Aires, Argentina.
- Chiaradia, N.M., J.P. Isacch, M.G. Pretelli, y D.A. Cardoni (2019). Multiple factors associated with nest-site selection in a wetland-specialist, the Wren-like Rushbird (*Phleocryptes melanops*). *Emu-Austral Ornithology* 119(4):355–363.
- Churchwell, R.T., C.A. Davis, S.D. Fuhlendorf, y D.M. Engle (2008). Effects of patch-burn management on dickcissel nest success in a tallgrass prairie. *The Journal of Wildlife Management* 72(7):1596–1604.
- Cooch, E.G., y G.C. White (2002). Program MARK: a gentle introduction (software manual).

- Coppedge, B.R., S.D. Fuhlendorf, W.C. Harrell, y D.M. Engle (2008). Avian community response to vegetation and structural features in grasslands managed with fire and grazing. *Biological Conservation* 141(5):1196–1203.
- Cossa, N., L. Fasola, I. Roesler, y J. Rebores (2020). Impacts of traditional livestock farming on threatened sheldgeese (*Chloephaga* spp.) in Patagonia. *Avian Conservation and Ecology* 15(2):1.
- Crooks, K.R., y M.E. Soulé (1999). Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature* 400:563–566.
- Da Silva, J.M.C. (1999). Seasonal movements and conservation of seedeaters of the genus *Sporophila* in South America. *Studies in Avian Biology* 19:272–280.
- Dale, S. (2001). Female-biased dispersal, low female recruitment, unpaired males, and the extinction of small and isolated bird populations. *Oikos* 92(2):344–356.
- Davis, S.K. (2005). Nest-site selection patterns and the influence of vegetation on nest survival of mixed-grass prairie passerines. *The Condor* 107:605–616.
- Davis, S.K., S.M. Ludlow, y D.G. McMaster (2016). Reproductive success of songbirds and waterfowl in native mixed-grass pasture and planted grasslands used for pasture and hay. *The Condor: Ornithological Applications* 118(4):815–834.
- De Angelo, C., A. Paviolo, y M.S. Di Bitetti (2011). Differential impact of landscape transformation on pumas (*Puma concolor*) and jaguars (*Panthera onca*) in the Upper Paraná Atlantic Forest. *Diversity and Distributions* 17(3):422–436.
- DeBano, S. (2006). Effects of livestock grazing on aboveground insect communities in semi-arid grasslands of southeastern Arizona. *Biodiversity and Conservation* 15:2547–2564.
- DeGregorio, B.A., S.J. Chiavacci, P.J. Weatherhead, J.D. Willson, T.J. Benson, y J.H. Sperry (2014). Snake predation on North American bird nests: culprits, patterns and future directions. *Journal of Avian Biology* 45(4):325–333.
- Devenish, C., D.F. Díaz Fernández, R.P. Clay, I. Davidson, y I. Yépez Zabala (2009). Important Bird Areas Americas – Priority Sites for Biodiversity Conservation. BirdLife International, Quito, Ecuador.
- Di Bitetti, M.S., C.D. De Angelo, V. Quiroga, M. Altrichter, A. Paviolo, E. Cuyckens, y P. Perovic (2016). Estado de conservación del jaguar en la Argentina. En *El jaguar en el siglo XXI. La perspectiva continental* (Medellín, R.A., J.T. Antonio, Z. Heliot, C. Chávez y G.

- Ceballos, Editores). Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo de Cultura Económica, México.
- Di Bitetti, M.S., M.E. Iezzi, P. Cruz, S. Cirignoli, D. Varela y C. De Angelo (2022). Enemies or good neighbors? No indication of spatial or temporal avoidance between two sympatric South American canids. *Journal of Zoology* 0952–8369.
- Di Bitetti, M.S., Y.E. Di Blanco, J.A. Pereira, A. Paviolo, y I. Jiménez Pérez (2009). Time partitioning favors the coexistence of sympatric Crab-eating Foxes (*Cerdocyon thous*) and Pampas Foxes (*Lycalopex gymnocercus*). *Journal of Mammalogy* 90(2):479–490.
- Di Giacomo, A.S. ed. (2005). Áreas Importantes para la Conservación de las Aves en la Argentina. Sitios Prioritarios para la Conservación de la Biodiversidad. Aves Argentinas / Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Di Giacomo A.G., y S.F. Krapovickas (2005). Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual, Provincia de Formosa, Argentina. Inventario de la fauna de vertebrados y de la flora vascular de un área protegida del Chaco Húmedo. Temas de Naturaleza y Conservación 4. Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Di Giacomo, A.S., y A.G. Di Giacomo (2004). Extinción, historia natural y conservación de las poblaciones del Yetapá de Collar (*Alectrurus risora*) en la Argentina. *Ornitología Neotropical* 15(Suppl):145–157.
- Di Giacomo, A.S. (2010). Ecología y conservación del Yetapá de Collar (*Alectrurus risora*, Tyrannidae). Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.
- Di Giacomo, A.S., y C. Kopuchian (2016). Una nueva especie de capuchino (*Sporophila*: Thraupidae) de los Esteros del Iberá, Corrientes, Argentina. *Nuestras Aves* 61:3–5.
- Di Giacomo, A.G., A.S. Di Giacomo, y J.C. Reboreda (2011a). Effects of grassland burning on reproductive success of globally threatened Strange-tailed Tyrants *Alectrurus risora*. *Bird Conservation International* 21:411–422.
- Di Giacomo, A.S., A.G. Di Giacomo, y J.C. Reboreda (2011b). Male and female reproductive success in a threatened polygynous species: the Strange-tailed Tyrant, *Alectrurus risora*. *The Condor* 113:619–628.
- Di Giacomo, A.S., P.D. Vickery, H. Casanas, O.A. Spitznagel, C. Ostrosky, S. Krapovickas, y A.J. Bosso (2010). Landscape associations of globally threatened grassland birds in the

- Aguapey river Important Bird Area, Corrientes, Argentina. Bird Conservation International 20(1):62–73.
- Dillon, K.G., y C.J. Conway (2018). Nest predation risk explains variation in avian clutch size. Behavioral Ecology 29(2):301–311.
- Dinsmore, S.J., y J.J. Dinsmore (2007). Modeling avian nest survival in program MARK. Studies in Avian Biology 34:73.
- Donadio, E., Di Martino, S. y S. Heinonen (2022). Rewilding Argentina: lessons for the 2030 biodiversity targets. Nature 603:225–227
- Donald, P.F., F.J. Sanderson, I.J. Burfield, y F.P. van Bommel (2006). Further evidence of continent-wide impacts of agricultural intensification on European farmland birds, 1990–2000. Agriculture, Ecosystems & Environment 116(3-4):189–196.
- Duncan, A.R., L. Zanette, y M. Clinchy (2006). Food availability affects diurnal nest predation and adult antipredator behaviour in song sparrows, *Melospiza melodia*. Animal Behaviour 72(4):933–940.
- Estes, J.A., J. Terborgh, J.S. Brashares, M.E. Power, J. Berger, W.J. Bond, S.R. Carpenter, T.E. Essington, R.D. Holt, J.B.C. Jackson, R.J. Marquis, L. Oksanen, T. Oksanen, R.T. Paine, E.K. Pikitch, W.J. Ripple, S.A. Sandin, M. Scheffer, T.W. Schoener, J.B. Shurin, A.R.E. Sincalir, M.E. Soulé, R. Virtanen, y D.A. Wardle (2011). Trophic downgrading of planet Earth. Science 333 (6040):301–306.
- Evans, D.M., N. Villar, N.A. Littlewood, R.J. Pakeman, S.A. Evans, P. Dennis, J. Skartveit, y S.M. Redpath (2015). The cascading impacts of livestock grazing in upland ecosystems: a 10-year experiment. Ecosphere 6(3):1–15.
- Evans, D.M., S.M. Redpath, S.A. Evans, D.A. Elston, y P. Dennis (2005). Livestock grazing affects the egg size of an insectivorous passerine. Biological Letters 1:322–325.
- Facchinetti C., A.G. Di Giacomo, y J.C. Reboresda (2008) Parental care in Tawny-bellied (*Sporophila hypoxantha*) and Rusty-collared (*S. collaris*) Seedeaters. Wilson Journal of Ornithology 120:879–883.
- Fleischner, T.L. (1994). Ecological costs of livestock grazing in western North America. Conservation biology 8(3):629–644.
- Foley, J.A., R. DeFries, G.P. Asner, C. Barford, G. Bonan, S.R. Carpenter, F.S. Chapin, M.T. Coe, G.C. Daily, H.K. Gibbs, J.H. Helkowski, T. Holloway, E.A. Howard, C.J. Kucharik, C.

- Monfreda, J.A. Patz, I.C. Prentice, N. Ramankutty, y P.K. Snyder (2005). Global consequences of land use. *Science* 309(5734):570–574.
- Fondell, T.F., y I.J. Ball (2004). Density and success of bird nests relative to grazing on western Montana grasslands. *Biological conservation* 117(2):203–213.
- Fontaine, J.J., y T.E. Martin (2006). Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. *Ecology letters* 9(4):428–434.
- Fontana, J.L. (2017). Guía de la Vegetación de los Esteros del Iberá, Corrientes, Argentina. Serie "Publicaciones Didácticas de la Cátedra de Ecología Vegetal" Vol. 2. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina.
- Fontana, J.L. (2018). Una introducción al tapiz verde del Noroeste de Corrientes y del Chaco. En La vegetación del nordeste argentino: las comunidades vegetales del Noroeste de Corrientes y del este de Chaco (Fontana, J.L. Editor). Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina.
- Fontana, J.L., P. Barraqueta, R. Gomes César, y L.A. Avila-R. (2017). Cap.15. Sucesión y regeneración en restauración ecológica. En SIACRE Aportes y Conclusiones. Tomando decisiones para revertir la degradación ambiental (G. Zuleta, A. Rovere y F. Mollard, Editores). Vázquez Mazzini Editores, Buenos Aires, Argentina.
- Fraga, R.M. (1998). Natural history and conservation of the endangered Saffron-cowled Blackbird *Xanthopsar flavus* in Argentina. *Bird Conservation International* 8(3):255–267
- Fraga, R.M. (2003). Distribution, natural history and conservation of the black-and-white monjita (*Heteroxolmis dominicana*) in Argentina, a species vulnerable to extinction. *Ornitología Neotropical* 14:145–156.
- Fraga, R.M. (2001). The avifauna of Estancia San Juan Poriahú, Iberá Marshes, Argentina: checklist and some natural history notes. *Cotinga* 16:81–86.
- Frankham, R. (1995). Effective population size/adult population size ratios in wildlife: a review. *Genetic Research* 66(2):95–107.
- Franz, I. (2012). História natural de *Sporophila hypoxantha* Cabanis, 1851 (Aves: Emberizidae) em campos de altitude no sul do Brasil. Tesis de Maestría, Pontificia Universidade Catolica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil.

- Franz, I., y C.S. Fontana (2013). Breeding biology of the Tawny-bellied Seedeater (*Sporophila hypoxantha*) in Southern Brazilian upland grasslands. *The Wilson Journal of Ornithology* 125:280–292.
- Fromberger, M., A. Campomizzi, Z. Lebrun-Southcott, A. Pintaric, N. MacDonald, y E. Nol (2020). Factors affecting Bobolink nest survival across grassland types. *Avian Conservation and Ecology* 15(2):13.
- Galluppi-Selich, T., H. Cabral, y R. Clay (2018). Status of the Ibera Seedeater *Sporophila iberaensis*. *Ornithology Research* 26:234–239.
- Gibson, D. (2009). *Grasses and grassland ecology*. Oxford University Press.
- Gibson, D., E.J. Blomberg, y J.S. Sedinger (2016). Evaluating vegetation effects on animal demographics: the role of plant phenology and sampling bias. *Ecology and Evolution* 6(11):3621–3631.
- Gill, F.B. (2007). *Ornithology*. 3era Edición. Macmillan, New York, USA.
- Giraud, A.R., y H. Povedano (2003). Threats of extinction to flagship species in the Interior Atlantic Forest. En *Atlantic Forest of South America: Biodiversity Status, Threats and Outlook* (C. Galindo-Leal y I. de Gusmão Câmara, Editores). Island Press, Washington, DC, USA.
- Goguen, C.B., y N.E. Mathews (2000). Local gradients of cowbird abundance and parasitism relative to livestock grazing in a western landscape. *Conservation Biology* 14(6):1862–1869.
- Gonnet, J.M. (2001). Influence of cattle grazing on population density and species richness of granivorous birds (*Emberizidae*) in the arid plain of the Monte, Argentina. *Journal of Arid Environments* 48(4):569–579.
- Graham, K., A.P. Beckerman, y S. Thirgood (2005). Human–predator–prey conflicts: ecological correlates, prey losses and patterns of management. *Biological conservation* 122(2):159–171.
- Grant, T.A., T.L. Shaffer, E.M. Madden, y P.J. Pietz (2005). Time-specific variation in passerine nest survival: new insights into old questions. *The Auk* 122:661–672.
- Greenwood, P.J., y P.H. Harvey (1982). The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:1–21.

- Grüebler, M.U., H. Schuler, M. Müller, R. Spaar, P. Horch, y B. Naef-Daenzer (2008). Female biased mortality caused by anthropogenic nest loss contributes to population decline and adult sex ratio of a meadow bird. *Biological Conservation* 141(12):3040–3049.
- Gulson-Castillo, E.R., H.F. Greeney, y B.G. Freeman (2018). Coordinated misdirection: a probable anti-nest predation behavior widespread in Neotropical birds. *The Wilson Journal of Ornithology* 130(3):583–590.
- Hartway, C., y L.S. Mills (2012). A meta-analysis of the effects of common management actions on the nest success of North American birds. *Conservation Biology* 26(4):657–666.
- Hart, J.D., T.P. Milsom, A. Baxter, P.F. Kelly, y W.K. Parkin (2002). The impact of livestock on Lapwing *Vanellus vanellus* breeding densities and performance on coastal grazing marsh. *Bird Study* 49(1):67–78.
- Hensler, G.L., y J.D. Nichols (1981). The Mayfield Method of Estimating Nesting Success: A Model, Estimators and Simulation Results. *The Wilson Bulletin* 93(1):42–53.
- Henwood, W.D. (2010). Toward a strategy for the conservation and protection of the world's temperate grasslands. *Great Plains Research* 20:121–134.
- Hoekstra, J.M., T.M. Boucher, T.H. Ricketts, y C. Roberts (2005). Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. *Ecology letters* 8(1):23–29.
- Hovick, T.J., y J.R. Miller (2016). Patch-burn grazing moderates eastern meadowlark nest survival in midwestern grasslands. *The American Midland Naturalist* 176(1):72–80.
- Hovick, T.J., J.R. Miller, S.J. Dinsmore, D.M. Engle, D.M. Debinski, y S.D. Fuhlendorf (2012). Effects of fire and grazing on grasshopper sparrow nest survival. *The Journal of Wildlife Management* 76(1):19–27.
- Hilty, S., y A. Bonan (2019). Tanagers (Thraupidae). En *Handbook of the Birds of the World Alive* (J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D.A. Christie, y E. de Juana, Editores). Lynx Edicions, Barcelona, Spain.
- Irisarri, J.G.N., y M. Oesterheld (2020). Temporal variation of stocking rate and primary production in the face of drought and land use change. *Agricultural Systems* 178:102750.
- Isacch, J.P., M.S. Bo, N.O. Maceira, M.R. Demaría, y S. Peluc (2003). Composition and seasonal changes of the bird community in the west pampa grasslands of Argentina. *Journal of Field Ornithology* 74(1):59–65.

- Jefferies, M.M., P.S.G. Coria, y P.E. Llambías (2021). Nest predator identity and nest predation rates of three songbirds in the central Andes of south temperate Argentina. *The Wilson Journal of Ornithology*. 133(1):117–124.
- Jiménez, J., J.C. Nuñez-Arjona, F. Mougeot, P. Ferreras, L.M. González, F. García-Domínguez, J. Muñoz-Igualada, M.J. Palacios, S. Pla, C. Ruela, F. Villaespesa, F. Nájera, F. Palomares, y J.V. López-Bao (2019). Restoring apex predators can reduce mesopredator abundances. *Biological Conservation* 238:108234.
- Johnson, T.N., P.L. Kennedy, y M.A. Etterson (2012). Nest success and cause-specific nest failure of grassland passerines breeding in prairie grazed by livestock. *The Journal of Wildlife Management* 76(8):1607–1616.
- Kerns, C.K., M.R. Ryan, R.K. Murphy, F.R. Thompson, y C.S. Rubin (2010). Factors affecting songbird nest survival in northern mixed-grass prairie. *The Journal of Wildlife Management* 74(2):257–264.
- Klink, C.A., y R.B. Machado (2005). Conservation of the Brazilian cerrado. *Conservation Biology* 19(3):707–713.
- Klute, D.S., R.J. Robel, y K.E. Kemp (1997). Will conversion of Conservation Reserve Program (CRP) lands to pasture be detrimental for grassland birds in Kansas? *American Midland Naturalist* 206—212.
- Kunst, C. (2011). Ecología y uso del fuego en la región chaqueña Argentina. *Boletín informativo CIDEU* 10:81–105.
- Lijtmaer, D.A., N.M. Sharpe, P.L. Tubaro, y S.C. Loughheed (2004). Molecular phylogenetics and diversification of the genus *Sporophila* (Aves: Passeriformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33:562–579.
- Liker, A., y T. Székely (2005). Mortality costs of sexual selection and parental care in natural populations of birds. *Evolution* 59(4):890–897.
- Little, I.T., P.A. Hockey, y R. Jansen (2013). A burning issue: fire overrides grazing as a disturbance driver for South African grassland bird and arthropod assemblage structure and diversity. *Biological Conservation* 158:258–270.
- Little, I.T., P.A. Hockey, y R. Jansen (2015). Predation drives nesting success in moist highland grasslands: the importance of maintaining vegetation cover for bird conservation. *Ostrich* 86(1-2):97–111.

- Leynaud, G.C., y E.H. Bucher (2005). Restoration of degraded Chaco woodlands: effects on reptile assemblages. *Forest Ecology and Management* 213(1–3):384–390.
- Lloyd, P. (2007). Predator control, mesopredator release, and impacts on bird nesting success: a field test. *African Zoology* 42(2):180–186.
- Lloyd, J.D., y T.E. Martin (2005). Reproductive success of Chestnut-collared Longspurs in native and exotic grassland. *The Condor* 107:363–374.
- Lusk, J.S., y N. Koper (2013). Grazing and songbird nest survival in southwestern Saskatchewan. *Rangeland Ecology & Management* 66(4):401–409.
- Martin, T.E. (1993). Nest predation and nest sites: New perspectives on old patterns. *BioScience* 43:523–532.
- Martin, T.E. (1995). Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecological monographs* 65(1):101–127.
- Martin, T.E., y G.R. Geupel (1993). Nest-monitoring plots: Methods for locating nests and monitoring success. *Journal of Field Ornithology* 64:507–519.
- Martin T.E., y J.J. Roper (1988). Nest predation and nest-site selection of a western population of the Hermit Thrush. *The Condor* 90:51–57.
- Martin, T.E., P.R. Martin, C.R. Olson, B.J. Heidinger, y J.J. Fontaine (2000). Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science* 287(5457):1482–1485.
- Mason, N.A., y K.J. Burns (2013). Molecular phylogenetics of the Neotropical seedeaters and seed-finches (*Sporophila*, *Oryzoborus*, *Dolospingus*). *Ornitología Neotropical* 24:139–155.
- Menezes, J.C., y M.Â. Marini (2017). Predators of bird nests in the Neotropics: a review. *Journal of Field Ornithology* 88(2):99–114.
- Misenhelter, M.D., y J.T. Rotenberry (2000). Choices and consequences of habitat occupancy and nest site selection in Sage Sparrows. *Ecology* 81:2892–2901.
- Nalwanga, D., P. Lloyd, M.A. du Plessis, y T.E. Martin (2004). Nest-site partitioning in a strandveld shrubland bird community. *Ostrich* 75:250–258.
- Newton, I. (2008). *The Migration Ecology of Birds*. Academic Press, London, UK.
- Newsome, T.M., A.C. Greenville, D. Ćirović, C.R. Dickman, C.N. Johnson, M. Krofel, M. Letnic, W.J. Ripple, E.G. Ritchie, S. Stoyanov, y A.J. Wirsing (2017). Top predators constrain mesopredator distributions. *Nature communications* 8(1):1–7.

- Ortega, S., C. Rodríguez, B. Mendoza-Hernández, y H. Drummond (2021). How removal of cats and rats from an island allowed a native predator to threaten a native bird. *Biological Invasions* 1–13.
- Oyarzabal, M., J.R. Clavijo, L.J. Oakley, F. Biganzoli, P.M. Tognetti, I.M. Barberis, H.M. Maturo, R. Aragón, P.I. Campanello, D. Prado, M. Oesterheld, y R.J.C. León (2018). Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral* 28:040–063.
- Palmer, W.E., J.P. Carroll, D.C. Sisson, S.D. Wellendorf, T.M. Terhune, S.N. Ellis-Felege, y J.A. Martin (2019). Reduction in meso-mammal nest predators improves northern bobwhite demographics. *The Journal of Wildlife Management* 83(3):646–656.
- Pavel, V. (2004). The impact of grazing animals on nesting success of grassland passerines in farmland and natural habitats: A field experiment. *Folia Zoologica* 53(2):171–178.
- Penalba, O.C., y J.A. Rivera (2013). Future changes in drought characteristics over southern South America projected by a CMIP5 multi-model ensemble. *American Journal of Climate Change* 2:173–182.
- Pereyra, M.E., y M.L. Morton (2010). Flight songs of Dusky Flycatchers: a response to bird-hunting raptors? *Journal of Field Ornithology* 81(1):42–48.
- Petry, M.V., y L. Krüger (2010). Frequent use of burned grasslands by the vulnerable Saffron-cowled Blackbird *Xanthopsar flavus*: implications for the conservation of the species. *Journal of Ornithology* 151:599–605.
- Pipher, E.N., C.M. Curry, y N. Koper (2016). Cattle grazing intensity and duration have varied effects on songbird nest survival in mixed-grass prairies. *Rangeland ecology & management* 69(6):437–443.
- Pretelli, M.G., J.P. Isacch, y D.A. Cardoni (2015). Effects of fragmentation and landscape matrix on the nesting success of grassland birds in the Pampas grasslands of Argentina. *Ibis* 157(4):688–699.
- Prugh, L.R., C.J. Stoner, C.W. Epps, W.T. Bean, W.J. Ripple, A.S. Laliberte, y J.S. Brashares (2009). The rise of the mesopredator. *Bioscience* 59(9):779–791.
- Pulliam, H.R. (1988). Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist* 132(5):652–661.
- Quiroga, V.A., A.J. Noss, A. Paviolo, G.I. Boaglio, y M.S. Di Bitetti (2016). Puma density, habitat use and conflict with humans in the Argentine Chaco. *Journal for Nature Conservation* 31:9–15.

- Quiroga, V.A., G.I. Boaglio, A.J. Noss, y M.S. Di Bitetti (2014). Critical population status of the jaguar in the Argentine Chaco: Camera trap surveys suggest recent collapse and imminent regional extinction. *Oryx* 48(1):141–148.
- R Core Team (2019) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Rahmig, C.J., W.E. Jensen, y K.A. With (2009). Grassland bird responses to land management in the largest remaining tallgrass prairie. *Conservation Biology* 23(2):420—432.
- Ralph, C.J., G.R. Geupel, P. Pyle, T.E. Martin, y D.F. DeSante (1993). Handbook of field methods for monitoring landbirds. US Forest Service, Pacific Southwest Research Station General Technical Report PSW-144, Albany, CA, USA.
- Randa, L.A., D.M. Cooper, P.L. Meserve, y J.A. Yunker (2009). Prey switching of sympatric canids in response to variable prey abundance. *Journal of Mammalogy* 90(3):594–603.
- Rees J.D., R.T. Kingsford, y M. Letnic (2019). Changes in desert avifauna associated with the functional extinction of a terrestrial top predator. *Ecography* 42(1):67–76.
- Remeš, V. (2005). Birds and rodents destroy different nests: a study of Blackcap *Sylvia atricapilla* using the removal of nest concealment. *Ibis* 147(1):213–216.
- Repenning, M., y C.S. Fontana (2016). Breeding biology of the Tropeiro Seedeater (*Sporophila beltoni*). *The Auk: Ornithological Advances* 133:484–496.
- Rewilding Argentina (2021). El Yaguareté vive libre en el Parque Iberá. https://rewildingargentina.org/yaguaretetes_libres_ibera/
- Ribeiro-Silva, L., D.F. Perrella, C.H. Biagolini-Jr, P.V. Zima, A.J. Piratelli, M.N. Schlindwein, P.M. Galetti Junior, y M.R. Francisco (2018). Testing camera traps as a potential tool for detecting nest predation of birds in a tropical rainforest environment. *Zoologia (Curitiba)* 35:e14678.
- Ricklefs, R.E. (1969). An analysis of nesting mortality in birds. Smithsonian contributions to zoology, Washington, D.C., USA.
- Ridgely, R.S., y G. Tudor (1989). The Birds of South America, Volume 1. The oscine passerines. University of Texas Press, Austin, TX, USA.
- Ridgely, R.S., y G. Tudor (1994). The birds of South America. Volume II. The suboscine passerines. University of Texas Press.
- Ritchie, E.G., y C.N. Johnson (2009). Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology letters* 12(9):982–998.

- Ripple, W.J., J.A. Estes, R.L. Beschta, C.C. Wilmers, E.G. Ritchie, M. Hebblewhite, J. Berger, B. Elmhagen, M. Letnic, M.P. Nelson, O.J. Schmitz, D.W. Smith, A.D. Wallach, y A.J. Wirsing (2014). Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science* 343(6167).
- Ripple, W.J., G. Chapron, J.V. López-Bao, S.M. Durant, D.W. Macdonald, P.A. Lindsey, E.L. Bennett, R.L. Beschta, J.T. Bruskotter, A. Campos-Arceiz, R.T. Corlett, C.T. Darimont, A.J. Dickman, R. Dirzo, H.T. Dublin, J.A. Estes, K.T. Everatt, M. Galetti, V.R. Goswami, M.W. Hayward, S. Hedges, M. Hoffmann, L.T.B. Hunter, G.I.H. Kerley, M. Letnic, T. Levi, F. Maisels, J.C. Morrison, M.P. Nelson, T.M. Newsome, L. Painter, R.M. Pringle, C.J. Sandom, J. Terborgh, A. Treves, B. van Valkenburgh, J.A. Vucetich, A.J. Wirsing, A.D. Wallach, C. Wolf, R. Woodroffe, H. Young, y L. Zhang (2016). Saving the world's terrestrial megafauna. *Bioscience* 66(10):807–812.
- Rodewald, A.D., D.P. Shustack, y L.E. Hitchcock (2010). Exotic shrubs as ephemeral ecological traps for nesting birds. *Biological Invasions* 12:33–39.
- Rogers, C.M., y M.J. Caro (1998). Song sparrows, top carnivores and nest predation: a test of the mesopredator release hypothesis. *Oecologia* 116(1):227–233.
- Roos, S. (2002). Functional response, seasonal decline and landscape differences in nest predation risk. *Oecologia* 133(4):608–615.
- Roos, S., J. Smart, D.W. Gibbons, y J.D. Wilson (2018). A review of predation as a limiting factor for bird populations in mesopredator-rich landscapes: a case study of the UK. *Biological Reviews* 93(4):1915–1937.
- Roper, J.J., K.A. Sullivan, y R.E. Ricklefs (2010). Avoid nest predation when predation rates are low, and other lessons: testing the tropical–temperate nest predation paradigm. *Oikos* 119(4):719–729.
- Rosenberg, K.V., A.M. Dokter, P.J. Blancher, J.R. Sauer, A.C. Smith, P.A. Smith, J.C. Stanton, A. Panjabi, L. Helft, M. Parr, y P.P. Marra (2019). Decline of the North American avifauna. *Science* 366(6461):120–124.
- Rosoni, J.R.R., M.M. Krügel, C.S. Fontana, y E.R. Behr (2019). Breeding biology of Rusty-collared Seedeater (*Sporophila collaris*) in the grasslands in southern Brazil. *The Wilson Journal of Ornithology* 131(2):296–309.

- Rovedder, C.E. (2011). História natural de *Sporophila melanogaster* (Pelzeln 1870)(Aves: Emberizidae) com ênfase em sua biologia reprodutiva. Tesis de Maestría, Pontificia Universidade Catolica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil.
- Saggiomo, L., V. Bar, y B. Esattore (2021). The fox who cried wolf: A keywords and literature trend analysis on the phenomenon of mesopredator release. *Ecological Complexity* 48: 100963.
- Salo, P., E. Korpimäki, P.B. Banks, M. Nordström, y C.R. Dickman (2007). Alien predators are more dangerous than native predators to prey populations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274(1615):1237–1243.
- Sampedro, D. (2018). Cría vacuna en el NEA. INTA Ediciones, Buenos Aires, Argentina.
- Sandercock, B.K., M. Alfaro-Barrios, A.E. Casey, T.N. Johnson, T.W. Mong, K.J. Odom, K.M. Strum, y V.L. Winder (2015). Effects of grazing and prescribed fire on resource selection and nest survival of upland sandpipers in an experimental landscape. *Landscape Ecology* 30(2):325–337.
- Sætre, G.P., E. Post, y M. Král (1999). Can environmental fluctuation prevent competitive exclusion in sympatric flycatchers? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 266(1425):1247–1251.
- Scheiman, D.M., E.K. Bollinger, y D.H. Johnson (2003). Effects of leafy spurge infestation on grassland birds. *Journal of Wildlife Management* 67:115–121.
- Schieltz, J.M., y D.I. Rubenstein (2016). Evidence based review: positive versus negative effects of livestock grazing on wildlife. What do we really know? *Environmental Research Letters* 11(11):113003.
- Schmidt, K.A. (2003). Nest predation and population declines in Illinois songbirds: a case for mesopredator effects. *Conservation Biology* 17(4):1141–1150.
- Schmidt, K.A., y C.J. Whelan (1999). Effects of exotic *Lonicera* and *Rhamnus* on songbird nest predation. *Conservation Biology* 13:1502–1506.
- Schroeder, V.M., W.D. Robinson, D.D. Johnson, D.W. Bohnert, y J.B. Dinkins (2022). Weather Explains Differences in Sagebrush-Obligate Songbird Nest Success Under Various Grazing Regimes. *Global Ecology and Conservation*: e02010.
- Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable. (2018). Informe del estado del ambiente. Presidencia de la Nación. <https://informe.ambiente.gob.ar/>

- Segura, A., y P. Acevedo (2021). Influence of Habitat and Food Resource Availability on Common Raven Nest Site Selection and Reproductive Success in Mediterranean Forests. *Birds* 2:302–313.
- Sharps, E., J. Smart, M.W. Skov, A. Garbutt, y J.G. Hiddink (2015). Light grazing of saltmarshes is a direct and indirect cause of nest failure in Common Redshank *Tringa totanus*. *Ibis* 157(2):239–249.
- Shake, C.S., C.E. Moorman, y M.R. Burchell (2011). Cropland edge, forest succession, and landscape affect shrubland bird nest predation. *The Journal of Wildlife Management*, 75(4):825–835.
- Sica, Y.V., G.I. Gavier-Pizarro, A.M. Pidgeon, A. Travaini, J. Bustamante, V.C. Radeloff, y R.D. Quintana (2018). Changes in bird assemblages in a wetland ecosystem after 14 years of intensified cattle farming. *Austral Ecology* 43(7):786–797.
- Skutch, A.F. (1949). Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91(3):430–455.
- Smith, R.J., y F.R. Moore (2005). Arrival timing and seasonal reproductive performance in a long-distance migratory landbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57(3):231–239.
- Soulé, M.E., D.T. Bolger, A.C. Alberts, J. Wrights, M. Sorice, y S. Hill (1988). Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. *Conservation Biology* 2(1):75–92.
- Stantial, M.L., J.B. Cohen, A.J. Darrah, S.L. Farrell, y B. Maslo (2021). The effect of top predator removal on the distribution of a mesocarnivore and nest survival of an endangered shorebird. *Avian Conservation Ecology* 16(1):8.
- Stattersfield, A.J., M.J. Crosby, A.J. Long, y D.C. Wege (1998). *Endemic Bird Areas of the World*. Birdlife International. Cambridge, UK.
- Steinfeld, H., P. Gerber, T.D. Wassenaar, V. Castel, M. Rosales, M. Rosales, y C. de Haan (2006). *Livestock's long shadow: environmental issues and options*. Food & Agriculture Org.
- Stotz, D.F., J.W. Fitzpatrick, T.A. Parker, y D.K. Moskovits (1996). *Neotropical Birds: Ecology and Conservation*. University of Chicago Press, Chicago.
- Suraci, J.P., M. Clinchy, L.M. Dill, D. Roberts, y L.Y. Zanette (2016). Fear of large carnivores causes a trophic cascade. *Nature communications* 7(1):1–7.
- Sutherland, W.J., I. Newton, y R. Green (2004). *Bird ecology and conservation: a handbook of techniques*, Volume I. OUP Oxford, Oxford, UK.

- Sutter, B., y Ritchison, G. (2005). Effects of grazing on vegetation structure, prey availability, and reproductive success of Grasshopper Sparrows. *Journal of Field Ornithology* 76(4):345–351.
- Taylor, B.L., y T. Gerrodette. (1993). The Uses of Statistical Power in Conservation Biology: The Vaquita and Northern Spotted Owl. *Conservation Biology* 7(3):489–500.
- Temple, S.A., B.M. Fevold, L.K. Paine, D.J. Undersander, y D.W. Sample (1999). Nesting birds and grazing cattle: accommodating both on midwestern pastures. *Studies in Avian Biology* 19:196–202.
- Thomas, W.W. (1992). A synopsis of *Rhynchospora* (Cyperaceae) in Mesoamerica. *Brittonia* 44:14–44.
- Tubaro, P.L., y F.M. Gabelli (1999). The decline of the Pampas Meadowlark: difficulties of applying the IUCN criteria to Neotropical grassland birds. *Studies in Avian Biology* 19:250–257.
- Turbek, S.P., M. Browne, C. Pasian, y A.S. Di Giacomo (2019). First nest description of the Iberá Seedeater (*Sporophila iberaensis*). *The Wilson Journal of Ornithology* 131:156–160.
- Valenzuela de Mari, C.O. (2002). Ganadería vacuna en el espacio chaco-formoseño argentino. Una síntesis geográfica de su desarrollo en el siglo XX. *Revista Geográfica*: 91–122.
- Van Horne, B. (1983). Density as a misleading indicator of habitat quality. *The Journal of Wildlife Management* 893–901.
- Verhulst, S., y J.Å. Nilsson (2008). The timing of birds' breeding seasons: a review of experiments that manipulated timing of breeding. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363(1490):399–410.
- Vickery J.A., J.R. Tallowin, R.E. Feber, E.J. Asteraki, P.W. Atkinson, R.J. Fuller, y V.K. Brown (2001). The management of lowland neutral grasslands in Britain: effects of agricultural practices on birds and their food resources. *Journal of Applied Ecology* 38:647–664.
- Vickery, P.D., M.L. Hunter Jr, y J.V. Wells (1992). Is density an indicator of breeding success? *The Auk* 109(4):706–710.
- Vickery, P.D., P.L. Tubaro, J.M.C. da Silva, B.G. Peterjohn, J.R. Herkert, y R.B. Cavalcanti. (1999). Conservation of grassland birds in the Western Hemisphere. En *Ecology and Conservation of Grassland Birds in the Western Hemisphere* (P.D. Vickery y J.R. Herkert, Editores). *Studies in Avian Biology*, no. 19.

- Vickery, P.D., y J.R. Herkert (2001). Recent advances in grassland bird research: where do we go from here? *The Auk* 118(1):11–15.
- Viglizzo, E.F., F.C. Frank, L.V. Carreño, E.G. Jobbagy, H. Pereyra, J. Clatt, D. Pincen, y M.F. Ricard (2011). Ecological and environmental footprint of 50 years of agricultural expansion in Argentina. *Global Change Biology* 17:959–973.
- Vizentin-Bugoni J., J.I. Areta, A.G. Di Giacomo, A.S. Di Giacomo, F. Jacobs, M.A.A. Coimbra, y R.A. Dias (2013). Breeding biology and conservation of the Marsh Seedeater *Sporophila palustris*. *Bird Conservation International* 23:147–158.
- Watson, J.E., K.R. Jones, R.A. Fuller, M.D. Marco, D.B. Segan, S.H. Butchart, J.R. Allan, E. McDonald-Madden, y O. Venter (2016). Persistent disparities between recent rates of habitat conversion and protection and implications for future global conservation targets. *Conservation Letters* 9:413–421.
- Whelan, R.J. (1995). *The ecology of fire*. Cambridge University Press, Cambridge.
- White, G.C., y K.P. Burnham (1999). Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46:120–138.
- White, R.P., S. Murray, M. Rohweder, S.D. Prince, y K.M. Thompson (2000). *Grassland ecosystems* (p. 81). Washington, DC, USA: World Resources Institute.
- Widman, M., y K. Elofsson (2018). Costs of livestock depredation by large carnivores in Sweden 2001 to 2013. *Ecological Economics* 143:188–198.
- Williams, A., A.A. Dayer, J.N. Hernandez-Aguilera, T.B. Phillips, H. Faulkner-Grant, M.I Gómez, y A.D. Rodewald (2021). Tapping birdwatchers to promote bird-friendly coffee consumption and conserve birds. *People and Nature* 3(2):312–324.
- Winter, M., S.E. Hawks, J.A. Shaffer, y D.H. Johnson (2003). Guidelines for finding nests of passerine birds in tallgrass prairie. USGS Northern Prairie Wildlife Research Center, 160.
- With, K.A., y D.R. Webb (1993). Microclimate of ground nests: the relative importance of radiative cover and wind breaks for three grassland species. *The Condor* 95(2):401–413.
- Zanette, L., P. Doyle, y S.M. Trémont (2000). Food shortage in small fragments: evidence from an area-sensitive passerine. *Ecology* 81(6):1654–1666.
- Zanette, L.Y., A.F. White, M.C. Allen, y M. Clinchy (2011). Perceived predation risk reduces the number of offspring songbirds produce per year. *Science* 334(6061):1398–1401.

- Zermoglio, P.F., A.S. Di Giacomo, A.G. Di Giacomo, y M.K. Castelo (2016). Arthropod prey availability and breeding of the threatened Strange-tailed tyrant (*Alectrurus risora*). *Ornitología Neotropical* 27:259–266.
- Zuleta, G.A., A.E. Rovere, y F.P.O. Mollard (2017) SIACRE-2015: Aportes y Conclusiones. Tomando decisiones para revertir la degradación ambiental. Vázquez Mazzini Editores, Buenos Aires, Argentina.
- Zuloaga, F.O., y O. Morrone (2005). Revisión de las especies de *Paspalum* para América Del Sur Austral (Argentina, Bolivia, Sur del Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay). *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 102:1–297.
- Zuur, A.F., Hilbe, J.M., y E.N. Ieno (2013). *A Beginner's Guide to GLM and GLMM with R*. Highland Statistic Ltd. Newburgh, UK.

Apéndices

Apéndice A. Artículo publicado en Ornithological Applications

Ornithological
Applications

AmericanOrnithology.org

Volume 123, 2021, pp. 1–12
DOI: 10.1093/ornithapp/duab008

RESEARCH ARTICLE

Low reproductive success of the endangered Iberá Seedeater in its only known breeding site, the Iberá Wetlands, Argentina**Melanie Browne,^{1,*} Sheela P. Turbek,² Constanza Pasian,¹ and Adrián S. Di Giacomo¹**¹ Laboratorio de Biología de la Conservación, Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL-CONICET), Corrientes, Argentina² Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Colorado, Boulder, Colorado, USA*Corresponding author: melaniebrowne.mb@gmail.com

Submission Date: September 16, 2020; Editorial Acceptance Date: February 14, 2021; Published April 17, 2021

ABSTRACT

Subtropical grasslands are highly susceptible to habitat conversion and number among South America's most threatened ecosystems. The grasslands of northeastern Argentina have been identified as a priority conservation area for threatened capuchino seedeaters because they constitute the main breeding area of these migratory birds. The Iberá Seedeater (*Sporophila iberensis*) is a newly described species in the Iberá Wetlands in Argentina whose biology is still poorly understood. The endangered species inhabits grasslands but has only been reported to breed in the Iberá Wetlands ecoregion of northeastern Argentina. To explore the species' association with grassland vegetation, we studied the breeding biology (clutch size, hatching success, and fledgling production) of the Iberá Seedeater and the main parameters that influence nest survival and nest-site selection. We conducted nest searches and banded adults and nestlings in Iberá National Park during the breeding seasons of 2016–2018. The breeding season of the Iberá Seedeater was highly synchronous and the cumulative probability of nest survival was 0.16. The daily nest survival rate decreased as the breeding season advanced, survival was lower for nests supported by *Rhynchospora corymbosa* than *Paspalum durifolium*, the two main nest substrates, and the main causes of nest failure were nest predation and strong winds. Additionally, the population exhibited male-biased site fidelity and a low female return rate. In contrast to other capuchinos, whose breeding biology is associated with upland grasslands, the Iberá Seedeater nested exclusively in flooded lowland grasslands on marsh plants. Thus, effective lowland grassland management is key to maintain the vegetation structure required for reproduction in the Iberá Seedeater.

Keywords: breeding biology, daily survival rate, flooded lowland grasslands, grassland management, nest substrate, site fidelity

LAY SUMMARY

- Capuchino seedeaters are austral migrants strongly associated with subtropical grasslands, which are among the ecosystems that suffer the highest rates of habitat conversion.
- The Iberá Seedeater is a recently described, endangered species that has a poorly understood biology, restricted breeding range, and faces unknown threats.
- We located and monitored nests, banded adults and nestlings, and took vegetation measurements to assess nest-site selection between 2016 and 2018 in Iberá National Park.
- Breeding site fidelity was male-biased, and nest survival was relatively low, decreased as time of breeding advanced, and differed among nest substrates.
- Breeding occurred exclusively in flooded lowland grasslands, suggesting that the species could be sensitive to changes in vegetation structure and water levels.

Bajo éxito reproductivo de la especie amenazada *Sporophila iberensis* en su único sitio reproductivo conocido, los Esteros del Iberá, Argentina**RESUMEN**

Los pastizales subtropicales se encuentran entre los ecosistemas más amenazados de Sudamérica por su elevada tasa de pérdida de ambiente. Los pastizales del noreste argentino han sido identificados como área prioritaria para la conservación de los capuchinos debido a ser la zona reproductiva principal de estos passeriformes migratorios. *Sporophila iberensis* es una especie recientemente descrita en los Esteros del Iberá en Argentina cuya biología es aún muy poco conocida. Esta especie amenazada habita pastizales y el único sitio reproductivo reportado son los humedales del noreste argentino. Para conocer el grado de asociación entre la biología reproductiva de *S. iberensis* y los pastizales evaluamos

Copyright © American Ornithological Society 2021. All rights reserved. For permissions, e-mail: journals.permissions@oup.com.

los principales parámetros reproductivos (tamaño de puesta, éxito de eclosión y productividad de volantones), los factores que influyen en la supervivencia de los nidos, la selección del sitio de nido y la fidelidad al sitio de reproducción. Entre los años 2016 y 2018 realizamos búsquedas de nidos y anillamos adultos y pichones en el Parque Nacional Iberá. El periodo reproductivo de *S. iberaensis* es altamente sincrónico y la probabilidad acumulada de supervivencia de los nidos fue de 0.16. La tasa de supervivencia diaria disminuyó con el avance de la temporada reproductiva y fue menor para los nidos construidos sobre *Rhynchospora corymbosa* que sobre *Paspalum durifolium*, los dos sustratos principales de los nidos, siendo principalmente afectada por la depredación y por los vientos fuertes. La población muestra una fidelidad al sitio reproductivo sesgada en los machos y una baja tasa de retorno de las hembras. En contraste con otros capuchinos, cuya biología reproductiva está asociada a pastizales de lomadas arenosas, encontramos que *S. iberaensis* nidifica exclusivamente en pastizales inundados. Por lo tanto, un manejo eficiente de los pastizales inundables resulta clave para la conservación de esta especie amenazada.

Palabras clave: biología reproductiva, especies sustrato, fidelidad de sitio, manejo de pastizales, pastizales inundables, tasa de supervivencia diaria

INTRODUCTION

The genus *Sporophila* comprises ~43 species of small (8–10 g), sexually dimorphic, Neotropical finches (Mason and Burns 2013). Capuchino seedeaters are a group of 10–12 highly sympatric species that exhibit low levels of genetic and ecological divergence, yet are phenotypically differentiated (Lijtmaer et al. 2004, Campagna et al. 2012, 2018). Most capuchinos are austral migrants that winter in central Brazil, breed in southern subtropical grasslands, and are notable in that they feed on small grass seeds and are thus strongly associated with natural grasslands (Da Silva 1999).

Subtropical grasslands are among the ecosystems that suffer the highest rates of habitat conversion (Watson et al. 2016). Accordingly, 7 capuchino species are globally threatened or near-threatened as a result of habitat loss and the illegal pet trade (Hilty and Bonan 2019). The restricted breeding range of capuchinos and their susceptibility to changes in land use make them useful indicator species for the identification of important conservation sites, such as Endemic Bird Areas (Stattersfield et al. 1998) and Important Bird Areas (Di Giacomo 2005b, Devenish et al. 2009). The grasslands of northeastern Argentina have been identified as one of the priority conservation areas of *Sporophila* seedeaters, given the high diversity of species of the genus present in this region (Da Silva 1999). Nonetheless, these grasslands are under great anthropogenic pressure due to a massive increase in afforestation and an increase in grazing pressure and the associated annual fires used to improve forage quality (Di Giacomo et al. 2010, Viglizzo et al. 2011, Azpiroz et al. 2012).

The Iberá Seedeater (*Sporophila iberaensis*) is a recently described capuchino species that have been categorized as Endangered by the IUCN (Di Giacomo and Kopuchian 2016, BirdLife International 2020). This classification is based on its small population size and extremely limited breeding range (BirdLife International 2020). Records of the Iberá Seedeater are limited to northeastern Argentina and southeastern Paraguay, with two recent sightings in southern Brazil (Di Giacomo and Kopuchian 2016, Galluppi-Selich et al. 2018).

However, the only known breeding site of the species is the Iberá Wetlands, a vast network of swamps, shallow lakes, and grasslands located in northeastern Argentina (Turbek et al. 2019; Figure 1). Given the species' recent discovery, the biology of the Iberá Seedeater is still poorly understood and its breeding requirements, migratory status, and threats remain unknown.

The reproductive period is a key determinant of the growth or decline of avian populations (Gill 1995). Thus, an understanding of breeding biology is necessary to identify possible threats. Many choices are made during the reproductive period that have a direct impact on an individual's fitness (Gill 1995). In selecting nest sites, for example, birds attempt to maximize the probability of nest survival by providing a safe site concealed from potential predators (Martin and Roper 1988, Misenhelter and Rotenberry 2000). Previous studies have found that some nest substrates have negative effects on fitness components (Schmidt and Whelan 1999, Scheiman et al. 2003, Lloyd and Martin 2005, Rodewald et al. 2010), potentially due to differences in the physiognomy of substrate species that facilitate predation (Schmidt and Whelan 1999). Also, the rate of breeding site fidelity and natal philopatry in migratory birds are key ecological and genetic determinants of population trajectories (Newton 2008).

The main goal of this study was to examine the breeding biology of the Iberá Seedeater and the species' dependence on grassland vegetation. We analyzed the species' main breeding parameters and assessed whether the use of different nest substrates affects nesting success. We also evaluated nest-site selection in the species and the breeding site fidelity of banded individuals. Increased understanding of the breeding biology of the Iberá Seedeater is necessary to provide conservation recommendations based on scientific evidence.

METHODS

Study Area

This study was conducted in Portal San Nicolás (28.1282°S, 57.4346°W) in Iberá National Park, located in the ecoregion

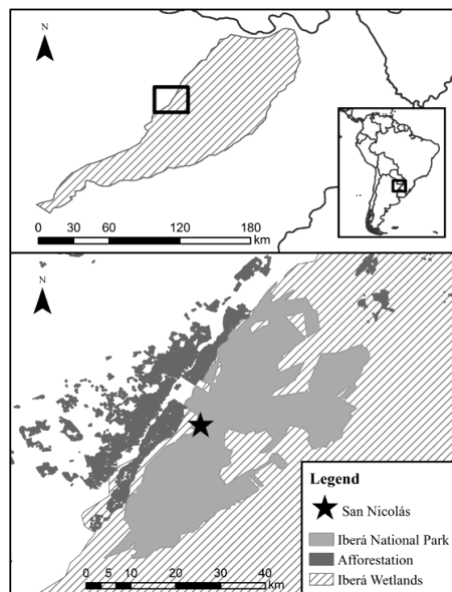


FIGURE 1. Location of the study site, San Nicolás (Iberá National Park), in the Iberá Wetlands region located in the province of Corrientes, northeastern Argentina. Afforestation adjacent to Iberá National Park is shown.

of the Iberá Wetlands (Figure 1). The ecoregion is located in the center of the province of Corrientes, Argentina, and has an extent of 13,000 km² (Figure 1). The Iberá Wetlands is composed of a mosaic of different habitats, such as marshes, lagoons, streams, rivers, savannas, grasslands, and thorny and humid forests (Burkart et al. 1999). The landscape of the study site consists of an open savanna with a gradual slope that results in seasonally flooded grasslands, dominated by *Paspalum durifolium*, in the lowlands and drained grasslands, dominated by *Andropogon lateralis*, in the uplands, where *Elionurus muticus* is also locally abundant (Carnevali 1994). San Nicolás was dedicated to livestock production until its acquisition by the Conservation Land Trust in 2002 when it was designated as a private protected area. Livestock was entirely removed in 2009 and the property was donated to the National Parks Administration in 2017 to create Iberá National Park. Beyond the park's boundaries, grasslands are used for grazing and are experiencing afforestation.

Nest Searches and Monitoring

We conducted extensive nest searches of the Iberá Seedeater during the breeding season (October to

December) from 2016 to 2018 in both flooded lowland and upland grasslands. We identified territories by following territorial males that possessed the characteristic plumage patterning and song of the Iberá Seedeater (Di Giacomo and Kopuchian 2016). Given that only females construct the nest, nest searches focused primarily on female behavioral cues (Martin and Geupel 1993).

We georeferenced each nest with a GPS device and marked the nest with a small piece (i.e. ≤5 cm) of flagging tape placed at a minimum distance of 1 m from the nest (Winter et al. 2003). The flagging tape aided in nest identification in tall grasslands during subsequent visits and reduced the amount of time spent near the nest area. We visited nests every 2–4 days until the chicks fledged or the nest failed. The number of eggs and nestlings was recorded on each visit. We considered a nest abandoned if the eggs were cold to the touch for two consecutive visits and we no longer observed the female attending the nest and depredated if all of the eggs or nestlings disappeared between two consecutive visits (Di Giacomo et al. 2011b). In contrast, we considered a nest successful if the fledglings were observed directly in the field or through the use of parental behavioral cues, such as alarm calling following fledging. For six nests, we also set Reconyx HyperFire HC500 camera traps, during both incubation and brooding, at a minimum distance of 1 m from the nest to detect potential predators (Reconyx, Holmen, Wisconsin, USA). Camera traps were programmed to take 3 pictures per trigger, with a picture interval of 1 s, and no quiet period.

Adult and Nestling Banding and Resighting

In the breeding seasons of 2016 and 2018, we banded adults and nestlings. We attracted males to a mist net using playback and captured females near the nest once the nestlings were born. Chicks were banded 6–8 days after hatching. We banded all individuals with a numbered metal band and a unique combination of three colored bands for subsequent identification in the field. We searched for banded individuals in our study site throughout the breeding seasons of 2017–2019. However, we did not conduct nest searches in 2019. For each resighted bird, we recorded the location with a Garmin GPS device, the band combination and sex of the individual, and the associated nest ID when applicable (Garmin International, Olathe, Kansas, USA). The resighting distance was measured as the distance between the last and first nests of subsequent breeding seasons, or resighting location if an individual was not associated with a nest, using Garmin BaseCamp, version 4.6.3 (Di Giacomo et al. 2011b).

Vegetation Structure Measurements

Once a nest was no longer active, we took a series of vegetation measurements to assess nest-site selection. Nest-site

variables included (1) the nest substrate species, (2) the nest substrate height, (3) the nest height (i.e. distance from the ground to the top of the nest), and (4) the degree of nest concealment. All measurements were taken in centimeters (cm). In 2017 and 2018, we determined nest concealment by photographing 7 cm wide disks (i.e. the maximum outer diameter of the nests) with a grid of 1 cm² squares placed both above the nest (i.e. overhead concealment) and in the nest (i.e. lateral concealment). Photographs were taken at a distance of 1 m from the nest in both orientations. We counted the number of exposed squares (i.e. squares not covered by vegetation) and calculated nest concealment as 1 minus the proportion of exposed squares, such that well-concealed nests received a higher score than more visible ones (Davis 2005).

In 2018, we assessed vegetation structure at (1) the nest site and (2) a randomly selected site, located at a minimum distance of 5 m and a maximum of 30 m from the nest and determined from a set of random orientations and distances from the nest substrate, avoiding unused habitat by the species (i.e. dominated by *Cyperus* spp.). We used two vertical rods attached by a 5 m string to take vegetation measurements. We placed one rod either on the nest substrate (for nesting sites) or an unused central point (for randomly selected sites) and placed the other rod on each cardinal point (Nalwanga et al. 2004). We recorded the central plant species and grass height at each 1-m interval and noted the percentage cover of grass, forb, and water in each of the four cardinal directions (Nalwanga et al. 2004).

We were unable to take measurements of nest substrate and height when nests were still active when we left the field, nest substrate identification was uncertain (i.e. the nest fell from the substrate), or nest height was altered (either by predators or storms that blew them off the nest substrate).

Data Analysis

Breeding parameters. We defined clutch size as the maximum number of eggs laid in the nest and included nests in the analysis only when the number of eggs remained constant for at least two consecutive days (i.e. when the female completed laying). We assessed hatching success only for nests that were found during incubation, survived until the nestling phase, and hatching was considered complete (i.e. when the number of chicks remained constant on two consecutive visits). We used nonparametric tests given that the data were not normally distributed.

Nest survival. We generated daily survival rates (DSR) with the nest survival model in program MARK (White and Burnham 1999). Nests that were found

during construction and were either abandoned or fell off the substrate species before egg-laying began, as well as nests for which the final fate was undetermined, were not included in the analysis. We calculated nest survival as DSR^{*t*}, where *t* was 23 days corresponding to the length of the nest cycle, which comprised 1 day for egg-laying, 12 days for incubation, and 10 days for the nestling period (Turbek et al. 2019).

We used program MARK to examine several factors that could have affected nest survival. We built candidate models with different combinations of 7 nest variables: (1) year, (2) a linear trend for the time of breeding (days elapsed since the start of the breeding season, determined to be October 14), (3) a quadratic trend for the time of breeding, (4) nest substrate (i.e. plant species), (5) nest substrate height, (6) nest height, and (7) nest age (days elapsed since the laying of the first egg on day 0). We included year and a linear trend for the time of breeding to account for interannual and within-year changes in weather patterns and predator communities (Dinsmore and Dinsmore 2007). We also included a quadratic trend for the time of breeding to consider a mid-season dip or peak in survival (Repenning and Fontana 2016). Nest substrate, substrate height, and nest height were incorporated into the models because phenotypic features of the substrate and height of the nest could either facilitate or limit predation (Schmidt and Whelan 1999, Rodewald et al. 2010). Finally, we considered nest age to account for the expected increase in predation risk following hatching (Skutch 1949). We imputed missing values using the mean value of each variable and constructed models by combining the variables that had more support than the null-hypothesis model of constant survival, *S*(.) in MARK notation (Burnham and Anderson 2002). We checked for nest fate independence in successive nesting attempts with a chi-square goodness-of-fit test (Di Giacomo et al. 2011b).

Nest concealment. Nest concealment was modeled separately, rather than included in the general nest survival analysis, to avoid reducing the power of the test (Cooch & White 2017) as only a subset of the nests had data on nest concealment (*n* = 27). We evaluated the effect of nest concealment on nest survival in program MARK using the nests that had concealment data and including the variables that performed better than the null model in the general analysis. Also, we performed parametric and nonparametric tests to evaluate the relationship between nest substrate and nest concealment.

Vegetation structure. We used the following procedure to assess differences between the vegetation structure of nests and randomly selected sites. To evaluate the effect of grass height on nest-site selection, we implemented a generalized linear mixed model (GLMM) with a binomial

logit-link function. For the GLMM model, we included the ID of each nest site or randomly selected site as a random effect to account for the fact that grass height measurements were clustered within sites. Also, we used a generalized linear model (GLM) with a binomial error and a logit link function to examine the effect of grass, water, and forb cover on nest-site selection. In both models, the response variable was the presence/absence of the nest. To analyze whether the Iberá Seedeaters selected a particular plant species as its nest substrate or used nest substrates according to plant availability, we performed a chi-square goodness-of-fit test where we considered the nest substrate species that were used and the central plant species from the randomly selected sites (Aguilar et al. 2008).

Model selection. Before initiating model building and selection, we checked for correlations between variables. We excluded one of the correlated variables from the model if Pearson's correlation coefficient was >0.7 . Because grass and water cover were correlated, we removed water cover from the vegetation structure model ($r = 0.73$, $P < 0.05$).

We built possible candidate models and used the Akaike information criterion corrected for small sample sizes (AIC_c) to select the best fit models from the suite of candidate models (Burnham and Anderson 2002). We considered models with an ΔAIC_c under 2 to be equally supported, as models with a greater value are gradually less supported by the data (Burnham and Anderson 2002). We calculated Akaike weights (w_i) to measure the relative support of the models considered.

Unless otherwise specified, we performed all analyses with R 3.6.2 (R Core Team 2019) and used the packages *lme4* and *MuMIn* for linear-mixed models (Bates et al. 2015, Barton 2019). We used Shapiro-Wilks tests to assess normality, set significance levels to $P < 0.05$, and express results as mean $\pm$ SE.

RESULTS

Breeding Parameters

We first observed individuals of the Iberá Seedeater at the study site during the last week of September, which coincides with the beginning of the wet season. The earliest nesting attempt was recorded on October 14, 2017, while the latest nest initiation date was November 2, 2016. We found and monitored a total of 69 nests during the breeding seasons of 2016–2018. Nest initiation peaked in early November, at which point 36% of the nests were initiated, and ended towards the beginning of January (Figure 2). Females engaged in nest construction and egg incubation, while both males and females provisioned nestlings. Iberá Seedeaters built their nests in flooded lowland grasslands on 93 ± 2 cm substrates ($n = 49$) at an average

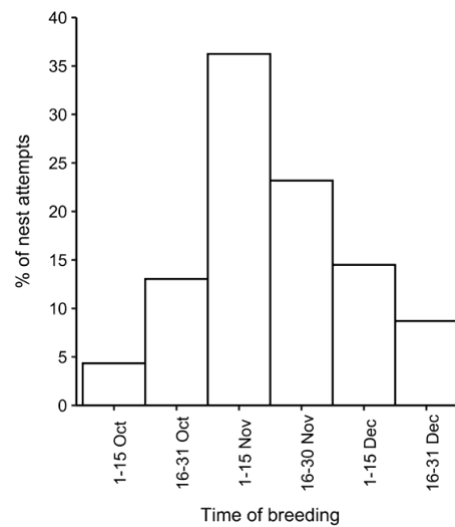


FIGURE 2. Percentage of nest attempts by female Iberá Seedeaters during the breeding seasons of 2016–2018 in Iberá National Park, Corrientes, Argentina ($n = 69$ nests).

height of 44 ± 2 cm ($n = 42$). We identified six plant species used as nest substrate: *Paspalum durifolium* ($n = 36$), *Rhynchospora corymbosa* ($n = 12$), *Andropogon* spp. ($n = 3$), *Chromolaena laevigata* ($n = 2$), *Ludwigia* spp. ($n = 2$), and *Schizachyrium* spp. ($n = 1$). For further analyses that considered nest substrate, we grouped *Andropogon* spp., *Chromolaena laevigata*, *Ludwigia* spp., and *Schizachyrium* spp. as “other”. Clutch size was 2.0 ± 0.1 (range: 1–3 eggs, $n = 40$), hatching was asynchronous (i.e. eggs hatched on consecutive days), and hatching success was 0.95 ± 0.03 ($n = 22$). We observed brood reduction in only one nest. Successful nests fledged 1.9 ± 0.2 chicks (range: 1–3, $n = 15$). However, only 22% of nests successfully fledged nestlings. Nest predation was the main cause of nest failure; 61% of nests were lost to predation, 14% were abandoned, and 25% were found on the ground after storms characterized by strong winds. Nests were blown off mainly before egg-laying began, with 9 fallen nests found during nest-building, 1 during egg-laying, and 1 during the incubation period. Four of the 6 nests that were equipped with camera traps were successful, one was abandoned three days after the camera was placed, and the final nest, which contained nestlings, was predated by a Crab-eating Fox (*Cerdocyon thous*) on November 20, 2016. The camera traps were active for a total of 38 days.

TABLE 1. Support for models predicting daily survival rates of Iberá Seedeater nests throughout three breeding seasons from 2016 to 2018 in Iberá National Park, Corrientes, Argentina ($n = 48$). T = linear term for the time of breeding; TT = quadratic term for the time of breeding; AIC_c = Akaike's information criteria corrected for small samples; ΔAIC_c = AIC_c relative to the best-fit model; k = number of parameters; w_i = model weight.

Model	ΔAIC_c	k	w_i
T + Nest substrate	0.00 ^a	4	0.50
Year + Nest height	2.21	4	0.17
T + Year	3.19	4	0.10
Year	3.76	3	0.08
Nest substrate	4.31	3	0.06
T + Nest height	5.32	3	0.03
Nest substrate + Nest height	5.79	4	0.03
T	7.40	2	0.01
Nest height	8.00	2	0.01
Null	8.93	1	0.01
TT	9.05	3	0.01
Nest Age	10.76	2	0.002
Nest substrate height	10.81	2	0.002

^a $AIC_c = 182.79$.

Field observations indicate that the species is socially monogamous. Within each breeding season, we observed one banded male and/or one banded female per breeding territory, and the social bond was always maintained during renesting attempts ($n = 2$). We considered renesting to occur when two or more nests were assigned to the same breeding pair (either the male or female was banded) within a breeding season. Renesting always occurred after a failed attempt. Seven of 42 pairs conducted more than one nesting attempt, but none of these renesting attempts were successful. The average number of nests attempted by a breeding pair in a breeding season was 1.19 ± 0.07 (range: 1–3, $n = 42$). An average of 12 ± 3 days (range: 5–27, $n = 8$) elapsed between nesting attempts, and the distance between successive nests by the same breeding pair was 60.8 ± 15.4 m (range: 5.6–130.9, $n = 8$).

We banded a total of 43 males, 20 females, and 31 nestlings in 2016 and 2018. We resighted 47% of banded males in the subsequent year after banding, while the proportion of resighted females and nestlings was only 10% and 9%, respectively. The percentage of resighted males decreased the second and third year after banding, with resighting rates of 28% and 6%, respectively. We did not resight any banded females or nestlings two or three years after banding. Adult resightings generally occurred close to the territory where they were banded (<200 m distance, range: 12–2440 m, $n = 30$), except for two males that we resighted at a distance greater than 500 m. The banded nestlings we resighted were observed at a distance of 2.4 and 4.4 km from their nest of origin.

Nest Survival

We excluded 21 nests from the original data set that did not meet the basic information required for inclusion in

TABLE 2. Parameter estimates (β), standard error (SE), and 95% confidence interval limits (CI) of the explanatory variables of the best-supported model that determined the survival rate of Iberá Seedeater nests during the breeding seasons of 2016–2018 in Iberá National Park, Corrientes, Argentina ($n = 48$). T = linear term for the time of breeding.

Explanatory variable	β	SE	95% CI	
			Lower	Upper
T	−0.03	0.01	−0.06	−0.01
<i>P. durifolium</i>	1.73	0.49	0.78	2.69
<i>R. corymbosa</i>	1.20	0.53	0.16	2.23
Other	2.59	0.65	1.32	3.85

the nest survival analysis. Nine nests were blown off the substrate during nest building by storms, two were abandoned during nest construction, and the fate of 10 nests was unknown, as the nests were still active when fieldwork was concluded. As nest survival was independent of nesting attempt order ($\chi^2 = 3.0$, $P = 0.16$), we included renesting attempts in the nest survival analysis. The average DSR was 0.92 ± 0.01 , and the estimated cumulative probability of nest survival during the nesting cycle was 0.16 ($n = 48$). Models that included nest substrate, linear time of breeding, nest height, and year performed better than the null model, which assumed constant survival (Table 1). On the other hand, models that incorporated a quadratic term for the time of breeding, substrate height, and nest age performed worse than the null model (Table 1). The most parsimonious model, and the only model with a ΔAIC_c under 2, included the variables time of breeding and nest substrate (Table 1). The selected model had an Akaike weight of 0.50, and DSR was higher for nests supported by *P. durifolium* (0.95 ± 0.01) than those constructed on *R. corymbosa* (0.92 ± 0.03) or other species (0.81 ± 0.06 , Table 2, Figure 3). Accordingly, the cumulative probability of nest survival was higher for nests constructed on *P. durifolium* (0.28) than those built on *R. corymbosa* (0.15) or other substrate species (0.01). DSR decreased as the breeding season advanced, implying that survival probabilities were highest at the beginning of the season (Table 2, Figure 3).

Nest Concealment

The quadratic term for the time of breeding, substrate height, and nest age were not included in the analysis which included the nest concealment variables, as they performed worse than the null model in the general analysis (Table 1). The variables nest substrate, time of breeding, lateral concealment, and year performed better than the null model in the second analysis, while the variables overhead concealment and nest height performed worse (Table 3, $n = 27$). Two model had a ΔAIC_c under 2; the model with the highest Akaike weight ($w_i = 0.55$) was the same model as the one selected by

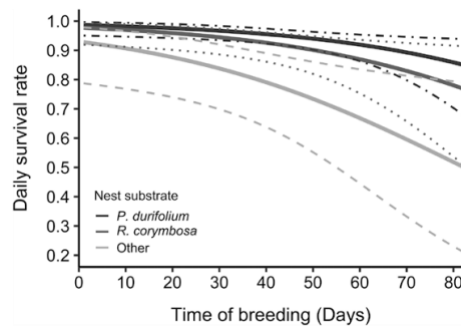


FIGURE 3. Graphical representation of the variation in the daily survival rate of Iberá Seedeater nests through the breeding season on three different nest substrates: *Paspalum durifolium* (black), and *Rhynchospora corymbosa* (dark grey) and other nest substrates (light grey), during the breeding seasons of 2016–2018 in Iberá National Park, Corrientes, Argentina ($n = 48$ nests). Standard errors (SE) are represented with dot-dash, dotted, and dashed lines for *P. durifolium*, *R. corymbosa*, and other nest substrates, respectively.

TABLE 3. Support for models predicting daily survival rates of Iberá Seedeater nests throughout two breeding seasons from 2017 to 2018 in Iberá National Park, Corrientes, Argentina ($n = 27$). T = linear term for time of breeding; AIC_c = Akaike's information criteria corrected for small samples; ΔAIC_c = AIC_c relative to the best-fit model; k = number of parameters; w_i = model weight.

Model	ΔAIC_c	k	w_i
T + Nest substrate	0.00 ^a	4	0.55
T + Lateral Concealment	1.47	2	0.26
Year + Lateral Concealment	3.69	2	0.09
T	5.36	2	0.04
T + Year	5.61	3	0.03
Nest Substrate + Lateral concealment	7.79	4	0.01
Year	7.97	3	0.01
Lateral concealment	8.97	2	0.01
Nest substrate	9.37	3	0.01
Null	11.53	1	0.002
Nest height	12.42	2	0.001
Overhead concealment	13.32	2	0.001

^a $AIC_c = 101.6$.

the general analysis and included the variables time of breeding and nest substrate. Lateral nest concealment and time of breeding were also selected as important predictors of nest fate (Table 3). DSR decreased as lateral concealment decreased ($\beta = 1.69$; 95% CI: -0.55 , 3.94) and as the breeding season advanced ($\beta = -0.05$; 95% CI: -0.09 , -0.01). Predated nests had an average lateral concealment value of 0.62 ± 0.05 ($n = 20$), while successful nests averaged 0.89 ± 0.02 ($n = 7$). Overhead nest concealment averaged 0.67 ± 0.05 for predated

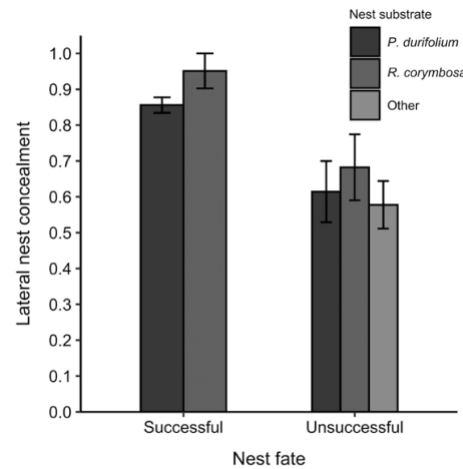


FIGURE 4. Relationship between lateral nest concealment, nest substrate, and nest fate for 27 Iberá Seedeater nests found during the 2017 and 2018 breeding seasons in Iberá National Park, Corrientes, Argentina. Error bars are standard errors (SE).

nests ($n = 20$) and 0.70 ± 0.03 for successful nests ($n = 7$). Neither lateral ($F = 1.42$, $P = 0.26$) nor overhead concealment ($H = 2.03$, $P = 0.36$) differed among nest substrate species (Figure 4). Lateral concealment averaged 0.71 ± 0.06 ($n = 13$), 0.76 ± 0.08 ($n = 7$), and 0.58 ± 0.07 ($n = 7$) on nests supported by *P. durifolium*, *R. corymbosa*, and other nest substrates, respectively (Figure 4). Overhead concealment averaged 0.72 ± 0.07 ($n = 13$), 0.53 ± 0.12 ($n = 7$), and 0.72 ± 0.05 ($n = 7$) on nests supported by *P. durifolium*, *R. corymbosa*, and other nest substrates, respectively.

Vegetation Structure

The null model was selected both in the GLMM that examined the effect of grass height and the GLM that analyzed the effect of grass cover (with correlated water cover) and forb cover on nest-site selection, indicating that nest sites and randomly selected sites were similar in their vegetation structure (Burnham et al. 2011; Tables 4 and 5). Grass averaged 52.6 ± 1.0 cm in height and covered the largest area, with $78 \pm 2\%$ cover, while water and forb cover averaged $8 \pm 2\%$ and $15 \pm 2\%$ ($n = 66$), respectively in nest sites and randomly selected sites.

Also, the availability of *R. corymbosa* (18%), *P. durifolium* (76%), and other plant species (6%) did not differ from their frequency of use as nest substrates (21%, 58% and 21% respectively, $\chi^2 = 3.7$, $df = 2$, $P = 0.16$), suggesting that female Iberá Seedeaters do not exhibit a preference for either plant species.

TABLE 4. Support for the generalized linear mixed model (GLMM) predicting grass height of Iberá Seedeater nesting sites and randomly selected sites throughout the 2018 breeding season in Iberá National Park, Corrientes, Argentina ($n = 66$). AIC_c = Akaike's information criteria corrected for small samples; ΔAIC_c = AIC_c relative to the best-fit model; k = number of parameters; w_i = model weight.

Model	ΔAIC_c	k	w_i
Null	0.0 ^a	2	0.73
Grass height	2.0	3	0.27

^a $AIC_c = 114.1$.

DISCUSSION

This study provides the first complete account of the breeding behavior of the Iberá Seedeater in the Iberá Wetlands, the only reported breeding site of the newly discovered and endangered species. Unlike other capuchinos, which nest in upland grasslands, we found that the Iberá Seedeater is strongly tied to flooded lowland grassland vegetation for reproduction. However, similar to other capuchinos, this species has a socially monogamous mating system, and females provide most of the parental care, building the nest, incubating the eggs, and feeding the chicks with the male's assistance (Facchinetti et al. 2008, Vizentin-Bugoni et al. 2013, Repenning and Fontana 2016). The breeding season of the Iberá Seedeater was highly synchronous, with around 60% of nesting attempts taking place in a single month (November). This concentrated pattern of nest initiation is expected for migratory species, like capuchinos, which generally possess shorter breeding periods than resident species (Franz and Fontana 2013, Repenning and Fontana 2016). We found that overall nest survival was low and breeding success decreased as the time of breeding advanced and differed among nest substrates. Also, female return rates to the breeding site in consecutive years were extremely low for a migrant passerine.

The cumulative probability of nest survival during the nesting cycle was 0.16. While other *Sporophila* species have higher nest survival rates of around 0.24–0.29 (Rovedder 2011, Franz 2012, Rosoni et al. 2019), another endangered seedeater, *S. beltoni*, reportedly has a similarly low nest survival probability (0.20, Repenning and Fontana 2016). As is the case for many Neotropical passerines, the main cause of nest failure for the Iberá Seedeater was nest predation (Martin 1993). A previous study reported a higher abundance of mesopredators (i.e. Pampas Fox [*Lycalopex gymnocercus*] and Crab-eating Fox) in our study region relative to other grassland areas (Di Bitetti et al. 2009). The mesopredator release hypothesis, which states that the local extinction of apex predators triggers an increase in mesopredator abundance (Davis et al. 2018), is

TABLE 5. Support for generalized linear models (GLMs) predicting vegetation cover of Iberá Seedeater nesting sites and randomly selected sites throughout the 2018 breeding season in Iberá National Park, Corrientes, Argentina ($n = 66$). AIC_c = Akaike's information criteria corrected for small samples; ΔAIC_c = AIC_c relative to the best-fit model; k = number of parameters; w_i = model weight.

Model	ΔAIC_c	k	w_i
Forb cover	0.0 ^a	2	0.49
Grass + Forb cover	1.57	3	0.22
Null	1.76	1	0.20
Grass cover	3.34	2	0.09

^a $AIC_c = 91.8$.

a possible explanation for the higher mesopredator abundance observed in the study region, as apex predators were eradicated from the northern region of Corrientes over 50 years ago (Giraud and Povedano 2003). High mesopredator abundance has been associated with increased nest mortality, negative population trends, and decreased species diversity in birds (Crooks and Soulé 1999, Schmidt 2003). Given that mesopredators are confirmed nest predators of the Iberá Seedeater, the predation rate in our study site could be greater than expected due to the high mesopredator abundance in the region. We recommend the use of camera traps for nest predator identification to gain a better understanding of the main cause of nest failure. We identified strong winds as the second most important cause of nest failure. While the nests of the sympatric Tawny-bellied Seedeater (*S. hypoxantha*), which are often constructed on shrubs, are described as seemingly fragile, yet resistant to strong gusts of winds (Di Giacomo 2005a, Franz 2012), Iberá Seedeater nests were supported primarily on grass tussocks. This difference in nest substrate could make Iberá Seedeater nests more susceptible to being blown over by strong winds. Extreme climatic events are predicted to increase in frequency as temperatures rise in subtropical Argentina, posing an even greater threat to the Iberá Seedeater (Barros et al. 2015). The combination of an abundant mesopredator population and greater vulnerability to storms could explain the Iberá Seedeater's relatively low nest success.

The daily survival rate decreased as the breeding season advanced. A similar negative temporal pattern for daily survival rate has been observed in some grassland passerines (Grant et al. 2005, Di Giacomo et al. 2011b, Franz 2012, Fromberger et al. 2020). These trends are usually explained by an increase in predator abundance or activity as the season advances or by changes in the vegetation structure that facilitate predation through decreased nest concealment (Grant et al. 2005, Di Giacomo et al. 2011b, Little et al. 2015). Also, individuals of migratory species that arrive on the breeding grounds early in the season often

Downloaded from https://academic.oup.com/condor/advance-article/doi/10.1093/ornithapp/duab008/6232325 by guest on 21 April 2021

acquire better territories and mates (Smith and Moore 2005). Thus, the observed decrease in nest success could also be explained by the poorer quality of late-arriving individuals. We were unable to test these hypotheses, as we did not assess predator abundance, seasonal variation in vegetation cover, or adult body condition in this study.

Nest substrate influenced nest success, and nests built on the most frequently used nest substrate, *P. durifolium*, had a higher probability of fledging than those built on *R. corymbosa*. Nonetheless, Iberá Seedeater females used nest substrates according to their availability. The use of different nest substrates has been found to influence nest survival in other passerines (Schmidt and Whelan 1999, Rodewald et al. 2010). Variation in nest survival is usually explained by vegetation characteristics of different substrate species that decrease nest protection or concealment and thus facilitate nest predation (Schmidt and Whelan 1999, Rodewald et al. 2010). We found that nests with greater lateral concealment had a higher probability of success, as is the case in another seed-eater species (Repenning and Fontana 2016). However, the observed positive relationship between lateral nest concealment and nest survival could be an effect of the temporal variation in plant phenology (Gibson et al. 2016). We did not identify any relationship between nest concealment and substrate species. Given that well-concealed nests were more successful, the relationship between nest concealment and nest substrate should be further studied to gain a better understanding of the underlying mechanisms driving nest predation in the Iberá Seedeater.

While the Iberá Seedeater did not select a specific vegetation structure for its nest sites, nests were found exclusively in flooded lowland grasslands. The most frequently used nest substrates (i.e. *P. durifolium* and *R. corymbosa*) grow in open, flooded areas and form similar landscape assemblages (Thomas 1992, Zuloaga and Morrone 2005). No nests were found on the adjacent upland grasslands, which are dominated by tall grasses, such as *A. lateralis* and *E. muticus*. The Iberá Seedeater's strong dependency on flooded lowland grasslands was especially apparent in the 2017 breeding season, which ended abruptly when the grasslands dried up, i.e. we found the last active nest on the 30th of November (INTA 2020). These results demonstrate the strong reliance of the Iberá Seedeater on flooded lowland grassland vegetation.

Our resighting records of the Iberá Seedeater indicated sex-biased breeding site fidelity. Adult passerine migrants that display breeding site fidelity have reported return rates of around 30–60% (Newton 2008), implying that the resighting rates we observed for males (47%) are within the expected range, while female return rates (10%) are extremely low. Also, we resighted banded males, but not females, two years after banding. The low female return rate could be a consequence of either sex-biased site fidelity, sex-biased mortality, or the

fact that males are conspicuous and vocalize while females are dull-colored (Greenwood and Harvey 1982, Liker and Székely 2005, Newton 2008). Male-biased site fidelity is often explained by sex differences in territory acquisition and defense, while parental care theory predicts higher mortality for the sex that provides greater parental care (i.e. females) (Liker and Székely 2005, Newton 2008). The sex-biased return rate could indicate that the energetic cost of breeding and migration has a higher toll for females and thus causes female-biased mortality. The yearling return rate (9%), which is usually lower than adult return rates and ranges from 0.9 to 12% (Newton 2008), was within the range reported for other migrant passerine species. The resighted yearlings only dispersed 2.4–4.4 km from their natal nest after migration. These observations highlight the need to conserve the Iberá Wetlands, the only reported breeding site of the Iberá Seedeater, and further study on the apparent female-biased mortality to understand the species' underlying population dynamics.

Conservation Implications

Our results show that the breeding biology of the endangered Iberá Seedeater is strongly tied to flooded lowland grasslands and suggest that the species could be sensitive to changes in breeding habitat, particularly vegetation structure and water levels. These changes could either result from natural causes (e.g., increases in the frequency of storms or droughts), or anthropogenic sources (e.g., afforestation, grazing, associated grassland drainage, and fire). Annual burning, a common grassland management practice used in northeastern Argentina's protected and grazing areas, has been found to negatively impact the breeding success of grassland birds (Di Giacomo 2011a, Azpiroz et al. 2012, Cardoni et al. 2012). Yet, threatened grassland birds have been reported to use burned patches for breeding purposes three years after a fire has taken place (Petty and Krüger 2010, Di Giacomo et al. 2011a). Although the fire was not a factor addressed in this study, we recommend that future analyses consider its effect on the breeding biology of the Iberá Seedeater.

We found low reproductive success in the Iberá Seedeater and identified predation as the main cause of nest failure. The reintroduction of the locally extinct jaguar to Iberá National Park by the Iberá Rewilding Program could cause mesopredator abundance to decrease (Zamboni et al. 2017). The continued study of this breeding population of Iberá Seedeaters is necessary to understand the impact of apex predator reintroduction on the breeding biology of threatened grassland passerines.

Finally, the low female return rate should be studied in further detail given its potential implications for population dynamics. Female-biased mortality could contribute to population declines in the only reported breeding site

of this species (Grüebler et al. 2008), while female-biased dispersal may increase the vulnerability of small or isolated populations to extinction (Dale 2001). A greater understanding of the species' biology throughout the annual cycle is necessary to identify the cause of the low female return rate. For instance, seedeaters are reported to winter in central Brazil and eastern Bolivia (Ridgely and Tudor 1989), where habitat conversion and the burning of grasslands occur at high rates (Klink and Machado 2005). Nonetheless, the wintering sites and migration routes of the Iberá Seedeater remain unknown and are key to identifying the threats the endangered species faces outside the breeding period.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank A.C. Giese for her help in data analysis, M.G. López for assistance in plant identification and D.G. Barcos, B. Rodríguez-Quintana, and B. Rodrigues do Amaral for their assistance in the field.

Funding statement: This study was supported by grants from the Neotropical Grassland Conservancy, Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT 2014–3397, PICT 2018–3407, PICTO-UNNE-2019-00012), CONICET (PUE 229 20180100001 CO), the University of Colorado Boulder, the Neotropical Bird Club, the Association of Field Ornithologists, the National Geographic Society, the British Ornithologists' Union, the American Ornithological Society, and the American Philosophical Society. These are non-profit organizations which had no input in the content of the manuscript. Approval of the manuscript was not required by the funders before submission.

Ethics statement: This research was conducted with the authorization of the Dirección de Recursos Naturales, Dirección de Parques y Reservas, and Administración de Parques Nacionales (permit numbers: IF-2018-53280705-APN-DRNEA#APNAC and IF-2019-100965820-APN-DRNEA#APNAC).

Author contributions: A.S.D.G. and M.B. formulated the questions; M.B., S.P.T., and C.P. collected data; M.B. analyzed the data; A.S.D.G. supervised research; M.B. and A.S.D.G. wrote the paper with edits of all authors.

Data availability: Analyses reported in this article can be reproduced using the data provided by [Browne et al. \(2021\)](#).

LITERATURE CITED

- Aguilar, T. M., R. I. Dias, A. C. Oliveira, and R. H. Macedo (2008). Nest-site selection by Blue-black Grassquits in a Neotropical savanna: Do choices influence nest success? *Journal of Field Ornithology* 79:24–31.
- Azpiroz, A. B., J. P. Isacch, R. A. Dias, A. S. Di Giacomo, C. S. Fontana, and C. M. Palarea (2012). Ecology and conservation of grass-land birds in southeastern South America: A review. *Journal of Field Ornithology* 83:217–246.

- Barros, V. R., J. A. Boninsegna, I. A. Camilloni, M. Chidiak, G. O. Magrín, and M. Rusticucci (2015). Climate change in Argentina: Trends, projections, impacts and adaptation. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change* 6:151–169.
- Barton, K. (2019). MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.43.15. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Bates, D., M. Mächler, B. Bolker, and S. Walker (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67:1–48.
- BirdLife International. (2020). *Sporophila iberaensis* (amended version of 2017 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T103818544A119483041. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-3.RLTS.T103818544A119483041.en>
- Browne, M., S. P. Turbek, C. Pasian, and A. S. Di Giacomo (2021). Data from: Low reproductive success of the endangered Iberá Seedeater in its only known breeding site, the Iberá Wetlands, Argentina. *Ornithological Applications* 123:1–12. <https://doi.org/10.5061/dryad.8cz8w9gpp>
- Burkart, R., N. Barbaro, R. Sánchez, and D. Gomez (1999). Ecoregiones de la Argentina. Administración de Parques Nacionales, Programa de Desarrollo Institucional Ambiental, Buenos Aires, Argentina.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson (2002). Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach, 2nd edition. Springer-Verlag, New York, NY, USA.
- Burnham, K. P., D. R. Anderson, and K. P. Huyvaert (2011). AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: Some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65:23–35.
- Campagna, L., P. Benites, S. C. Loughheed, D. A. Lijtmaer, A. S. Di Giacomo, M. D. Eaton, and P. L. Tubaro (2012). Rapid phenotypic evolution during incipient speciation in a continental avian radiation. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 279:1847–1856.
- Campagna, L., P. Rodriguez, and J. C. Mazzulla (2018). Transgressive phenotypes and evidence of weak postzygotic isolation in F1 hybrids between closely related capuchino seedeaters. *PLoS One* 13:e0199113.
- Cardoni, D. A., J. P. Isacch, and O. Iribarne (2012). Effects of cattle grazing and fire on the abundance, habitat selection, and nesting success of the Bay-capped Wren-Spintail (*Spartonicoa maluroides*) in coastal saltmarshes of the Pampas region. *The Condor* 114:803–811.
- Carnevali, R. (1994). Fitogeografía de la Provincia de Corrientes. Gobierno de la Provincia de Corrientes-INTA, Corrientes, Argentina.
- Cooch, E. G., and G. C. White (2017). Program MARK: a gentle introduction (software manual). <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/>
- Crooks, K. R., and M. E. Soulé (1999). Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature* 400:563–566.
- Da Silva, J. M. C. (1999). Seasonal movements and conservation of seedeaters of the genus *Sporophila* in South America. In *Ecology and Conservation of Grassland Birds of the Western Hemisphere* (P. D. Vickery and J. R. Herkert, Editors). *Studies in Avian Biology* 19:272–280.
- Dale, S. (2001). Female-biased dispersal, low female recruitment, unpaired males, and the extinction of small and isolated bird populations. *Oikos* 92:344–356.

- Davis, S. K. (2005). Nest-site selection patterns and the influence of vegetation on nest survival of mixed-grass prairie passerines. *The Condor* 107:605–616.
- Davis, C. L., L. N. Rich, Z. J. Farris, M. J. Kelly, M. S. Di Bitetti, Y. D. Blanco, S. Albanesi, M. S. Farhadinia, N. Gholikhani, S. Hamel, et al. (2018). Ecological correlates of the spatial co-occurrence of sympatric mammalian carnivores worldwide. *Ecology Letters* 21:1401–1412.
- Devenish, C., D. F. Díaz Fernández, R. P. Clay, I. Davidson, and I. Yépez Zabala (2009). Important Bird Areas Americas – Priority Sites for Biodiversity Conservation. BirdLife International, Quito, Ecuador.
- Di Bitetti, M. S., Y. E. Di Blanco, J. A. Pereira, A. Paviolo, and I. Jiménez Pérez (2009). Time partitioning favors the coexistence of sympatric Crab-eating Foxes (*Cerdocyon thous*) and Pampas Foxes (*Lycalopex gymnocercus*). *Journal of Mammalogy* 90:479–490.
- Di Giacomo, A. G. (2005a). Aves de la Reserva El Bagual. In *Historia Natural y Paisaje de la Reserva El Bagual*, Provincia de Formosa, Argentina. *Inventario de la Fauna de Vertebrados y de la Flora Vascular de un Área Protegida del Chaco Húmedo* (A. G. Di Giacomo and S. F. Krapovickas, Editors). Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires, Argentina. pp. 201–465.
- Di Giacomo, A. S. (editor) (2005b). Áreas Importantes para la Conservación de las Aves en la Argentina. Sitios Prioritarios para la Conservación de la Biodiversidad. Aves Argentinas / Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Di Giacomo, A. S., and C. Kopuchian (2016). Una nueva especie de capuchino (*Sporophila*: Thraupidae) de los Esteros del Iberá, Corrientes, Argentina. *Nuestras Aves* 61:3–5.
- Di Giacomo, A. S., P. D. Vickery, H. Casañas, O. A. Spitznagel, C. Ostrosky, S. Krapovickas, and A. J. Bosso (2010). Landscape associations of globally threatened grassland birds in the Aguapey river Important Bird Area, Corrientes, Argentina. *Bird Conservation International* 20:62–73.
- Di Giacomo, A. G., A. S. Di Giacomo, and J. C. Rebores (2011a). Effects of grassland burning on reproductive success of globally threatened Strange-tailed Tyrants *Alectrurus risora*. *Bird Conservation International* 21:411–422.
- Di Giacomo, A. S., A. G. Di Giacomo, and J. C. Rebores (2011b). Male and female reproductive success in a threatened polygynous species: The Strange-tailed Tyrant, *Alectrurus risora*. *The Condor* 113:619–628.
- Dinsmore, S. J., and J. J. Dinsmore (2007). Modeling avian nest survival in program MARK. In *Beyond Mayfield: Measurement of Nest-Survival Data* (S. L. Jones and G. R. Geupel, Editors). *Studies in Avian Biology* 34:73–83.
- Facchinetti C., A. G. Di Giacomo, and J. C. Rebores (2008). Parental care in Tawny-bellied (*Sporophila hypoxantha*) and Rusty-collared (*S. collaris*) Seedeaters. *The Wilson Journal of Ornithology* 120:879–883.
- Franz, I. (2012). História natural de *Sporophila hypoxantha* Cabanis, 1851 (Aves: Emberizidae) em campos de altitude no sul do Brasil. MSc. dissertation, Pontificia Universidade Catolica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil.
- Franz, I., and C. S. Fontana (2013). Breeding biology of the Tawny-bellied Seedeater (*Sporophila hypoxantha*) in Southern Brazilian upland grasslands. *The Wilson Journal of Ornithology* 125:280–292.
- Fromberger, M., A. Campomizzi, Z. Lebrun-Southcott, A. Pintaric, N. MacDonald, and E. Nol (2020). Factors affecting Bobolink nest survival across grassland types. *Avian Conservation and Ecology* 15:13.
- Galluppi-Selich, T., H. Cabral, and R. Clay (2018). Status of the Iberá Seedeater *Sporophila iberaensis*. *Ornithology Research* 26:234–239.
- Gibson, D., E. J. Blomberg, and J. S. Sedinger (2016). Evaluating vegetation effects on animal demographics: The role of plant phenology and sampling bias. *Ecology and Evolution* 6:3621–3631.
- Gill, F. B. (1995). *Ornithology*. Macmillan, New York, USA.
- Giraud, A. R., and H. Povedano (2003). Threats of extinction to flagship species in the Interior Atlantic Forest. In *Atlantic Forest of South America: Biodiversity Status, Threats and Outlook* (C. Galindo-Leal and I. de Gusmão Câmara, Editors). Island Press, Washington, D.C., USA. pp. 191–193.
- Grant, T. A., T. L. Shaffer, E. M. Madden, and P. J. Pietz (2005). Time-specific variation in passerine nest survival: New insights into old questions. *The Auk* 122:661–672.
- Greenwood, P. J., and P. H. Harvey (1982). The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:1–21.
- Gruebler, M. U., H. Schuler, M. Müller, R. Spaar, P. Horsch, and B. Naef-Daenzer (2008). Female biased mortality caused by anthropogenic nest loss contributes to population decline and adult sex ratio of a meadow bird. *Biological Conservation* 141:3040–3049.
- Hilty, S., and A. Bonan (2019). Tanagers (Thraupidae). In *Handbook of the Birds of the World Alive* (J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, and E. de Juana, Editors). Lynx Edicions, Barcelona, Spain. <https://www.hbw.com/node/52380>
- INTA (2020). Sistema de Información y Gestión Agrometeorológica. Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca, Presidencia de la Nación. <http://siga2.inta.gov.ar/#/>
- Klink, C. A., and R. B. Machado (2005). Conservation of the Brazilian cerrado. *Conservation Biology* 19:707–713.
- Lijtmaer, D. A., N. M. Sharpe, P. L. Tubaro, and S. C. Loughheed (2004). Molecular phylogenetics and diversification of the genus *Sporophila* (Aves: Passeriformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33:562–579.
- Liker, A., and T. Székely (2005). Mortality costs of sexual selection and parental care in natural populations of birds. *Evolution* 59:890–897.
- Little, I. T., P. A. Hockey, and R. Jansen (2015). Predation drives nesting success in moist highland grasslands: The importance of maintaining vegetation cover for bird conservation. *Ostrich* 86:97–111.
- Lloyd, J. D., and T. E. Martin (2005). Reproductive success of Chestnut-collared Longspurs in native and exotic grassland. *The Condor* 107:363–374.
- Martin, T. E. (1993). Nest predation and nest sites: New perspectives on old patterns. *BioScience* 43:523–532.
- Martin, T. E., and G. R. Geupel (1993). Nest-monitoring plots: Methods for locating nests and monitoring success. *Journal of Field Ornithology* 64:507–519.
- Martin, T. E., and J. J. Roper (1988). Nest predation and nest-site selection of a western population of the Hermit Thrush. *The Condor* 90:51–57.

- Mason, N. A., and K. J. Burns (2013). Molecular phylogenetics of the Neotropical seedeaters and seed-finches (*Sporophila*, *Oryzoborus*, *Dolospingus*). *Ornitología Neotropical* 24:139–155.
- Misenhelter, M. D., and J. T. Rotenberry (2000). Choices and consequences of habitat occupancy and nest site selection in Sage Sparrows. *Ecology* 81:2892–2901.
- Nalwanga, D., P. Lloyd, M. A. du Plessis, and T. E. Martin (2004). Nest-site partitioning in a strandveld shrubland bird community. *Ostrich* 75:250–258.
- Newton, I. (2008). *The Migration Ecology of Birds*. Academic Press, London, UK.
- Petry, M. V., and L. Krüger (2010). Frequent use of burned grasslands by the vulnerable Saffron-cowbird Blackbird *Xanthopsar flavus*: Implications for the conservation of the species. *Journal of Ornithology* 151:599–605.
- R Core Team (2019). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Repenning, M., and C. S. Fontana (2016). Breeding biology of the Tropeiro Seedeater (*Sporophila beltoni*). *The Auk: Ornithological Advances* 133:484–496.
- Ridgely, R. S., and G. Tudor (1989). *The Birds of South America*, volume 1. University of Texas Press, Austin, TX, USA.
- Rodewald, A. D., D. P. Shustack, and L. E. Hitchcock (2010). Exotic shrubs as ephemeral ecological traps for nesting birds. *Biological Invasions* 12:33–39.
- Rosoni, J. R. R., M. M. Krügel, C. S. Fontana, and E. R. Behr (2019). Breeding biology of Rusty-collared Seedeater (*Sporophila collaris*) in the grasslands in southern Brazil. *The Wilson Journal of Ornithology* 131:296–309.
- Rovedder, C. E. (2011). *História natural de Sporophila melanogaster* (Pelzeln 1870) (Aves: Emberizidae) com ênfase em sua biologia reprodutiva. MSc. dissertation, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil.
- Scheiman, D. M., E. K. Bollinger, and D. H. Johnson (2003). Effects of leafy spurge infestation on grassland birds. *Journal of Wildlife Management* 67:115–121.
- Schmidt, K. A. (2003). Nest predation and population declines in Illinois songbirds: A case for mesopredator effects. *Conservation Biology* 17:1141–1150.
- Schmidt, K. A., and C. J. Whelan (1999). Effects of exotic *Lonicera* and *Rhamnus* on songbird nest predation. *Conservation Biology* 13:1502–1506.
- Skutch, A. F. (1949). Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91:430–455.
- Smith, R. J., and F. R. Moore (2005). Arrival timing and seasonal reproductive performance in a long-distance migratory landbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57:231–239.
- Stattersfield, A. J., M. J. Crosby, A. J. Long, and D. C. Wege (1998). *Endemic Bird Areas of the World*. Birdlife International, Cambridge, UK.
- Thomas, W. W. (1992). A synopsis of *Rhynchospora* (Cyperaceae) in Mesoamerica. *Brittonia* 44:14–44.
- Turbek, S. P., M. Browne, C. Pasian, and A. S. Di Giacomo (2019). First nest description of the Iberá Seedeater (*Sporophila iberensis*). *The Wilson Journal of Ornithology* 131:156–160.
- Viglizzo, E. F., F. C. Frank, L. V. Carreño, E. G. Jobbagy, H. Pereyra, J. Clatt, D. Pincen, and M. F. Ricard (2011). Ecological and environmental footprint of 50 years of agricultural expansion in Argentina. *Global Change Biology* 17:959–973.
- Vizentin-Bugoni J., J. I. Areta, A. G. Di Giacomo, A. S. Di Giacomo, F. Jacobs, M. A. A. Coimbra, and R. A. Dias (2013). Breeding biology and conservation of the Marsh Seedeater *Sporophila palustris*. *Bird Conservation International* 23:147–158.
- Watson, J. E., K. R. Jones, R. A. Fuller, M. D. Marco, D. B. Segán, S. H. Butchart, J. R. Allan, E. McDonald-Madden, and O. Venter (2016). Persistent disparities between recent rates of habitat conversion and protection and implications for future global conservation targets. *Conservation Letters* 9:413–421.
- White, G. C., and K. P. Burnham (1999). Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46 (Supplement):S120–S138.
- Winter, M., S. E. Hawks, J. A. Shaffer, and D. H. Johnson (2003). Guidelines for finding nests of passerine birds in tallgrass prairie. USGS Northern Prairie Wildlife Research Center, 160. <https://digitalcommons.unl.edu/usgsnpwrc/160>
- Zamboni, T., S. Di Martino, and I. Jiménez-Pérez (2017). A review of a multispecies reintroduction to restore a large ecosystem: The Iberá Rewilding Program (Argentina). *Perspectives in Ecology and Conservation* 15:248–256.
- Zuloaga, F. O., and O. Morrone (2005). *Revisión de las especies de Paspalum para América Del Sur Austral (Argentina, Bolivia, Sur del Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay)*. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 102:1–297.

Apéndice B. Artículo publicado en Science

RESEARCH

RESEARCH ARTICLE SUMMARY

SPECIATION

Rapid speciation via the evolution of pre-mating isolation in the Iberá Seed-eater

Sheela P. Turbek*, Melanie Browne, Adrián S. Di Giacomo, Cecilia Kopuchian, Wesley M. Hochachka, Cecilia Estalles, Darío A. Lijtmaer, Pablo L. Tubaro, Luís Fábio Silveira, Irby J. Lovette, Rebecca J. Safran, Scott A. Taylor, Leonardo Campagna*

INTRODUCTION: Organisms in the early stages of speciation provide an opportunity to understand the processes that govern reproductive isolation between taxa. Ecological or behavioral mechanisms can serve as powerful barriers to the interbreeding of co-occurring species at the onset of their divergence. Tracking mating decisions within wild populations early in speciation can improve our understanding of how behavioral isolation promotes divergence.

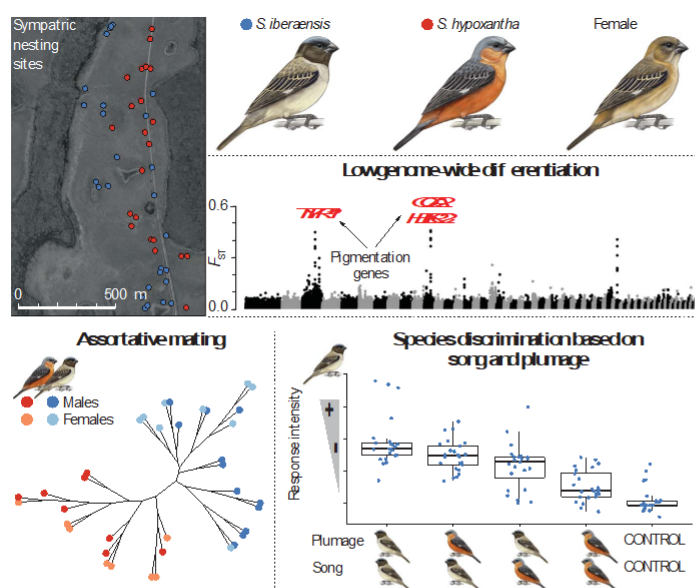
RATIONALE: The southern capuchino seed-eaters (*Sporophila*) are one of the most rapid avian radiations, showing remarkably low ecological and genomic divergence. We took advantage

of the recent discovery of a capuchino species, the Iberá Seed-eater (*S. iberaensis*), to study the origin and importance of pre-mating barriers early in speciation. By combining genomic and behavioral analyses, we examined (i) the role of assortative mating in the maintenance of species boundaries, (ii) the phenotypic traits underlying species recognition, (iii) the genomic basis of such traits, and (iv) the origin of these genomic variants.

RESULTS: *Sporophila iberaensis* was first observed in 2001 and co-occurs with *S. hypoxantha* throughout its main breeding location in the northern portion of the Iberá wetlands of

Argentina. Across two breeding seasons, we located nests and collected genomic samples from both species. We found extremely low genome-wide differentiation, with the exception of three narrow regions located on different chromosomes. These regions contained 12 genes, three of which are involved in plumage coloration (*TYRP1*, *OCA2*, and *HERC2*). *Sporophila hypoxantha* and *S. iberaensis* males differ in coloration and song, but females are indistinguishable in coloration across the avian visual spectrum. We therefore used genomic data to quantify assortative mating. Each female's species-specific genotype always matched the genotype of her mate, demonstrating strong assortative mating despite these two species holding neighboring breeding territories, breeding synchronously, and foraging together on the same grasses. We tested the importance of divergent plumage patterning and song in species recognition and pre-mating isolation through playback experiments in the field. We presented territorial males with combinations of conspecific and heterospecific song and plumage, and assessed their aggressive behavioral responses. Each species responded most aggressively to conspecific song and plumage, confirming that both traits are used to recognize sexual competitors. Finally, we investigated the origin of the novel *S. iberaensis* plumage phenotype by examining genomic differentiation across the broader capuchino radiation. Although multiple species shared variants with *S. iberaensis* in the areas of elevated differentiation, the specific combination of these variants across the divergent regions distinguished *S. iberaensis* from all other capuchinos.

CONCLUSION: Our findings point to pre-mating isolation through assortative mate choice, based on both plumage coloration and song, as a primary mechanism promoting divergence between these co-occurring capuchino species. Although the ultimate fate of the incipient *S. iberaensis* species remains uncertain, our findings illustrate how lineages can form and quickly become reproductively isolated from co-occurring, syntopic species. Our results further suggest that the reshuffling of existing genetic variation can generate novel phenotypes that are then targeted by sexual selection. Assortative mating based on these traits may maintain species boundaries early in speciation while subsequent reproductive barriers accumulate. ■



Novel mating signals restrict gene flow between co-occurring bird species. *Sporophila iberaensis* was first observed in 2001 and has a breeding range contained entirely within that of *S. hypoxantha*. Despite extremely low genomic differentiation, both species mate assortatively. Genetic differentiation is concentrated near genes known to be involved in plumage coloration. Field experiments show that both song and plumage are used to recognize sexual competitors.

The list of author affiliations is available in the full article online.
*Corresponding author. Email: sheelaturbek@utoronto.edu (S.P.T.); lc736@omel.edu (L.C.)
Cite this article as S. P. Turbek et al., Science 371, eabc0256 (2021). DOI: 10.1126/science.abc0256

S READ THE FULL ARTICLE AT
<https://doi.org/10.1126/science.abc0256>

RESEARCH

RESEARCH ARTICLE

SPECIATION

Rapid speciation via the evolution of pre-mating isolation in the Iberá Seed-eater

Sheela P. Turbek^{1*}, Melanie Browne², Adrián S. Di Giacomo², Cecilia Kopuchian², Wesley M. Hochachka³, Cecilia Estalés⁴, Dario A. Lijtmaer⁴, Pablo L. Tubaro⁴, Luis Fábio Silveira⁵, Irby J. Lovette^{6,7}, Rebecca J. Safran¹, Scott A. Taylor¹, Leonardo Campagna^{6,7*}

Behavioral isolation can catalyze speciation and permit the slow accumulation of additional reproductive barriers between co-occurring organisms. We illustrate how this process occurs by examining the genomic and behavioral bases of pre-mating isolation between two bird species (*Sporophila hypoxantha* and the recently discovered *S. iberensis*) that belong to the southern capuchino seed-eaters, a recent, rapid radiation characterized by variation in male plumage coloration and song. Although these two species co-occur without obvious ecological barriers to reproduction, we document behaviors indicating species recognition by song and plumage traits and strong assortative mating associated with genomic regions underlying male plumage patterning. Plumage differentiation likely originated through the reassembly of standing genetic variation, indicating how novel sexual signals may quickly arise and maintain species boundaries.

Organisms in the early stages of speciation provide an opportunity to understand the processes that govern reproductive isolation between taxa (1). Pre-mating isolation (e.g., ecological or behavioral mechanisms that prevent individuals from interbreeding) is a powerful barrier that can separate sympatric species early in divergence (2–4). Whereas post-mating barriers, such as genetic incompatibilities, take longer to accumulate than the time to speciation of many taxa (5, 6), learned or genetic preferences can diverge over shorter time scales and generate assortative mating (7–9), fueling rapid speciation and paving the way for the accumulation of additional reproductive barriers (3, 6, 10). Tracking mating decisions among wild populations early in speciation can improve our understanding of how behavioral isolation promotes divergence.

Southern capuchino seed-eaters (*Sporophila*) are one of the most rapid avian radiations, showing remarkably low levels of ecological and genomic divergence (11, 12). Like Lake Victoria cichlids, where differences in male coloration promoted rapid diversification (13), the Neotropical southern capuchinos radiated within the past million years to form 10 predominantly sympatric species that differ pri-

marily in male plumage coloration and song (11, 12). Field experiments suggest that divergent male traits govern conspecific recognition and territorial defense (14). Nonetheless, viable hybrids between capuchino species are readily produced in the field (15) and in captivity (16), suggesting a lack of genetic incompatibilities.

Here, we take advantage of the identification of *S. iberensis* (the Iberá Seed-eater), a newly described species from Iberá National Park, Argentina, where six other southern capuchinos co-occur during the breeding season (17), to study the importance of pre-mating barriers early in speciation. *Sporophila iberensis* was first observed in October 2001 (18), has a breeding range contained entirely within that of *S. hypoxantha* (Fig. 1, A and B, and fig. S1), and breeds primarily in the northern portion of the Iberá wetlands (in the 111,000-ha San Nicolás Reserve), where both species hold neighboring territories. Unlike its congeners, *S. iberensis* is increasing in local abundance (Fig. 1C and fig. S1C). The species' breeding range is small, and until two decades ago this region was unexplored from an ornithological perspective because of a lack of public roads; these facts suggest that *S. iberensis* likely already existed in the area and went undescribed (see supplementary text). This is consistent with other southern capuchino species that have small and restricted breeding ranges [e.g., *S. melanogaster* and *S. nigrorufa* (fig. S1A) (17)] and another more distantly related species in this taxonomically challenging genus (*S. beltoni*), which has a limited breeding range and was only recently identified in South America (19).

Throughout two breeding seasons, we located and monitored 128 nests of *S. hypoxantha* and *S. iberensis*, the only two southern capuchinos observed successfully breeding in the San

Nicolás Reserve in Iberá National Park during the study (Fig. 1, D and E, and table S1). We collected samples for genomic analyses from 80 nestlings and 126 adults and performed behavioral experiments with these two species to examine (i) the role of assortative mating in the maintenance of species boundaries, (ii) the phenotypic traits underlying species recognition, (iii) the genomic basis of such traits, and (iv) the origin of these genomic variants.

S. hypoxantha and *S. iberensis* show low genomic differentiation

We examined the degree of genomic divergence between these species using shotgun short-read whole-genome sequences from 16 individuals of *S. hypoxantha* and 21 individuals of *S. iberensis* (20 males and 17 females; table S2), identifying ~13.3 million single-nucleotide polymorphisms (SNPs). The 42 SNPs showing the highest differentiation [fixation index (F_{ST}) > 0.85, $\max = 0.94$] were concentrated in three relatively narrow (30 to 50 kb) divergence peaks, which were located on separate chromosomes (1, 11, and sex chromosome Z; Fig. 1F) and exhibited increased absolute sequence divergence (D_{XY} ; fig. S2). As among other capuchinos (11), *S. hypoxantha* and *S. iberensis* are characterized by extremely low genomic differentiation (mean $F_{ST} = 0.006 \pm 0.059$ SD) and no mitochondrial divergence (fig. S3). However, individuals clustered by species in a genome-wide principal components analysis (PCA; fig. S4). Individuals also clustered by species in separate PCAs performed with the SNPs from each peak (Fig. 1, G to I), but only one peak completely differentiated the two species (scaffold 430; Fig. 1H). Despite being located on different chromosomes, the three regions showed high values of linkage disequilibrium within and among the peaks (fig. S5), indicating their co-inheritance.

The lack of fixed differences (i.e., $F_{ST} = 1$) between *S. iberensis* and *S. hypoxantha* among the 42 highly differentiated SNPs identified in our genome-wide F_{ST} analysis motivated us to search for the extent of shared variants between the species in the divergence peaks. We used polymerase chain reaction amplification to enable Sanger sequencing of a ~700-base pair (bp) region that included 15 of the 64 SNPs with F_{ST} greater than 0.79 within the peak on scaffold 430 (mean $F_{ST} = 0.872 \pm 0.028$ SD); this allowed us to assess the genetic variation in this region for a sample of 202 individuals. We observed 21 of 200 *S. iberensis* haplotypes that grouped with those of *S. hypoxantha* (Fig. 2). Although each species had a common haplotype, a few *S. iberensis* individuals carried the *S. hypoxantha* haplotype, and a small proportion of haplotypes appeared to be intermediate. Some of the intermediate haplotypes belonged to *S. iberensis* individuals and clustered with *S. hypoxantha*, yet

¹Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Colorado, Boulder, CO, USA. ²Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CEODAL, CONICET), Corrientes, Argentina.

³Center for Avian Population Studies, Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. ⁴Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia (MACN, CONICET), Buenos Aires, Argentina. ⁵Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil. ⁶Department of Ecology and Evolutionary Biology, Cornell University, Ithaca, NY, USA.

⁷Fueller Evolutionary Biology Program, Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.

*Corresponding author. Email: sheela.turbek@colorado.edu (S.P.T.); lc736@cornell.edu (L.C.)

RESEARCH | RESEARCH ARTICLE

we also observed intermediate haplotypes in *S. hypoxantha* that did not cluster with *S. iberaensis* (Fig. 2). We obtained similar results when conducting this haplotype-based analysis on the 37 individuals with whole-genome sequencing data for all the variants

found in the peak on scaffold 430 (fig. S6) and the SNPs showing the highest level of differentiation within the peaks on scaffolds 430 (fig. S7) and 257 (fig. S8 and supplementary text). Taken together, these findings are consistent with *S. hypoxantha* variants seg-

regating within *S. iberaensis* at the sites showing the highest differentiation between the two species (and to a lesser extent in the reverse direction), which we attribute to either incomplete lineage sorting or past events of hybridization.

Fig. 1. Geographic context and genomic characterization of the study species. (A) Plumage phenotypes. (B) Breeding distribution of *S. hypoxantha* (red) and *S. iberaensis* (blue circles are observations in the eBird database). The arrow indicates the study site location. (C) Increase in reporting rate probability for *S. iberaensis* in the eBird database (dotted lines are 95% prediction intervals for the estimated probabilities). (D) Typical breeding habitat. (E) Spatial distribution of 49 of the 128 nests of *S. hypoxantha* and *S. iberaensis* found during the study. (F) Pattern of genomic differentiation between individuals of *S. hypoxantha* ($N = 16$) and *S. iberaensis* ($N = 21$). Divergence peaks are labeled according to their scaffold and corresponding chromosome in the zebra finch assembly. The plot contains the 733 largest scaffolds. (G to I) Genomic locations of individual SNPs with $F_{ST} > 0.85$ on scaffolds 257, 430, and 762, respectively. Genes within 50 kb of these SNPs are depicted with arrows drawn with their length proportional to the size of the gene, with genes involved in coloration highlighted in red. The insets show PCAs of the SNPs under the peaks.

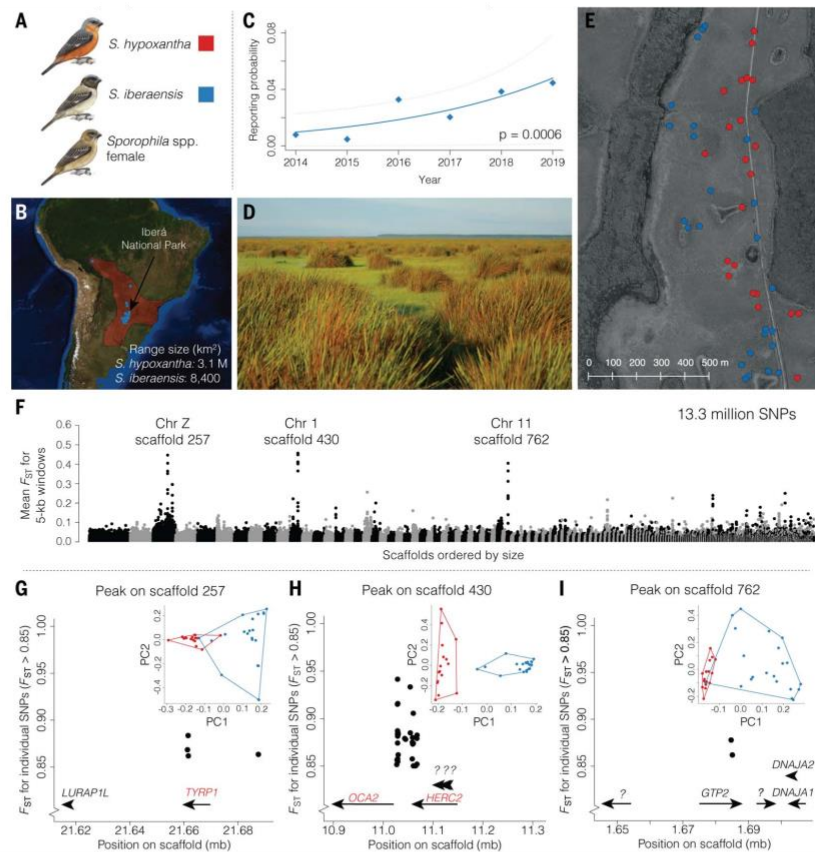


Table 1. Regions of elevated genomic differentiation between the two species.

Scaffold	Chr.	Peak size (kb)	Highest F_{ST} (over 5-kb window)	Number of SNPs with $F_{ST} > 0.85$	Number of genes (known function)	Coloration genes	Coloration gene function
257	Z	50	0.533	4	2 (2)	TYRP1	Encodes an enzyme involved in the production of melanin (89–92)
430	1	45	0.485	36	5 (2)	OCA2, HERC2	OCA2 encodes a melanosomal transmembrane protein (93–95); HERC2 contains a regulatory sequence that controls OCA2 expression (96)
762	11	30	0.435	2	5 (3)	—	—

Divergence peaks contain plumage coloration genes

We identified 12 genes within the divergence peaks (Fig. 1, G to I, and Table 1). Two peaks (scaffolds 257 and 430) contained genes known to be involved in melanin coloration (TYRP1, OCA2, and HERC2; Fig. 1, G to I, and Table 1) (20). Most highly differentiated SNPs (98%) were located in noncoding regions (table S3), which may contain cis-regulatory elements that generate phenotypic variation (11). Although genes of small effect located outside of the divergence peaks could contribute to phenotypic differentiation, only 1.4% of SNPs in the genome had moderate F_{ST} values ($F_{ST} > 0.2$; fig. S9), which suggests that high differentiation is largely confined to the F_{ST} peaks.

S. hypoxantha and *S. iberaensis* mate assortatively in sympatry

S. hypoxantha and *S. iberaensis* females do not show clear morphological characters that allow their identification to one species or the other. However, given that birds can detect wavelengths in the ultraviolet range (300 to 400 nm) that are not perceived by humans (21), we examined the extent to which females of *S. hypoxantha* and *S. iberaensis* overlap in plumage coloration from an avian visual perspective. Benites et al. (22) detected coloration differences among females of four capuchino species that could be perceived by birds; however, we found that a large percentage of the convex hulls encompassing females of *S. iberaensis* in tetrahedral color space (a model of avian vision) were contained within those of *S. hypoxantha*, and the species largely overlapped in coloration across the avian visual spectrum (Fig. 3). Therefore, we used the divergent genomic regions to identify females to species and quantify assortative mating. Paired males and females ($N = 17$ pairs) clustered together in a tree derived from whole-genome data (Fig. 4A) and shared the same F_{ST} peaks (fig. S10), indicating a lack of hybrid pairs. We expanded this analysis to pairs for which we lacked whole-genome data ($N = 23$) by using double-digest restriction site-associated DNA (ddRAD) sequencing to genotype all sampled males, females, and nestlings ($N = 206$) at ~61,500 SNPs. Despite the extremely shallow genomic differentiation between these species, individuals clustered into two groups in a PCA, matching the phenotype of the male attending each nest (Fig. 4B). This signal was derived mainly from the cumulative effect of SNPs with low F_{ST} values, as the ddRAD data only contained 28 SNPs that fell within the F_{ST} peaks identified from the whole-genome data (fig. S11A) and showed the same pattern when those SNPs were excluded from the PCA (fig. S11B).

Because mating outside of the social pair bond is common in birds (23), we also used

281 highly informative ddRAD loci to evaluate patterns of paternity. Although the rate of extra-pair mating was very high (>52%; 35/67 offspring with known social fathers), all extra-pair offspring that matched candidate fathers in the dataset were sired by males of the same species as their social father ($N = 18$; table S4). In addition, both social ($N = 40$) and genetic pairs ($N = 27$) clustered by species according to their genomic PC1 score (Fig. 4C), indicating that assortative mating is maintained via both social and extra-pair mating.

Species discrimination is based on plumage and song traits

Sporophila hypoxantha and *S. iberaensis* mate assortatively despite holding neighboring territories during the breeding season (Fig. 1E), breeding synchronously (fig. S12), and foraging together on the same grasses (24). In addition to male plumage patterning, capuchinos

differ in song (fig. S13), a culturally transmitted trait acquired primarily through social learning in songbirds, although there is a genetic component of early song discrimination (25). Therefore, differences in male plumage patterning and song, rather than temporal or spatial barriers to reproduction, likely mediate mate choice and prevent interbreeding through genetic and/or imprinting mechanisms (4, 9, 14).

To test the roles of divergent plumage patterning and song in species recognition and pre-mating isolation, we presented territorial males of *S. hypoxantha* ($N = 40$) and *S. iberaensis* ($N = 36$) with all combinations of conspecific and heterospecific capuchino song and plumage (using song playback and artificial mounts; see Fig. 5, A to C, and fig. S14), as well as song playback and artificial mounts of a sympatric and ecologically similar heterospecific control (*S. collaris*), and

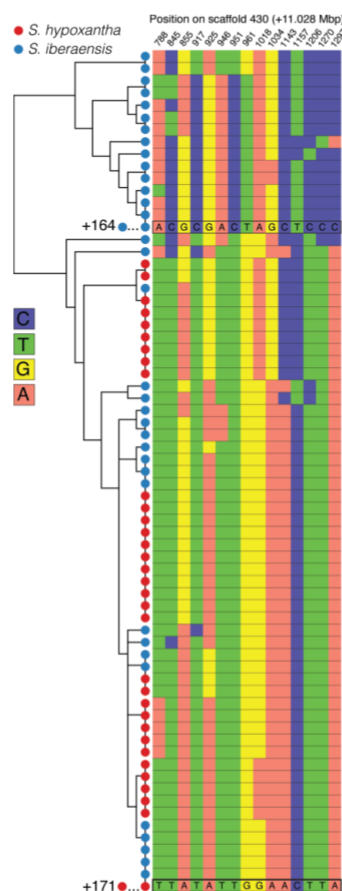


Fig. 2. Clustering of haplotypes obtained from the region of highest differentiation on scaffold 430. Phased genotypes of males, females, and nestlings of *S. hypoxantha* and *S. iberaensis* ($N = 202$) for 15 highly divergent SNPs located in the peak on scaffold 430 were generated from either whole-genome or Sanger sequence data (~700 bp). Each row represents a single chromosome, and each individual is represented twice in the tree. The four nucleotides are color-coded as indicated at left. *S. hypoxantha* individuals and the majority of *S. iberaensis* birds have species-specific haplotypes. However, 17/100 (17%) *S. iberaensis* birds possessed one haplotype that clustered with *S. hypoxantha*, and two *S. iberaensis* individuals (2%) clustered with *S. hypoxantha* on the basis of both haplotypes. The most common haplotype for each species is indicated at the bottom of the two main clusters. For graphical clarity, identical copies of each of these common haplotypes were omitted from the tree.

RESEARCH | RESEARCH ARTICLE

Fig. 3. Females of *S. hypoxantha* and *S. iberensis* overlap in plumage coloration. (A to D) Phenotype, degree of overlap, and reflectance patterns across the avian visual spectrum for the crown (A), throat (B), belly (C), and rump (D) of *S. hypoxantha* ($N = 22$) and *S. iberensis* ($N = 20$) females. Lines and shaded areas indicate mean reflectance $\pm$ SD for each group. The gray polygons in the insets show the extent of overlap in tetrahedral color space between the two species for the crown (43%), throat (72%), belly (58%), and rump (83%).

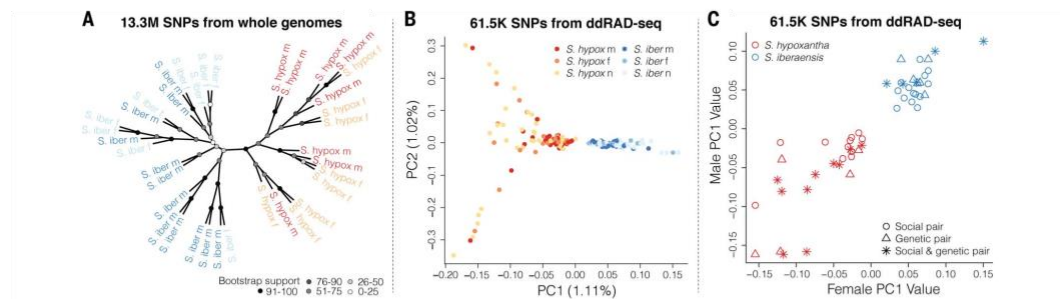
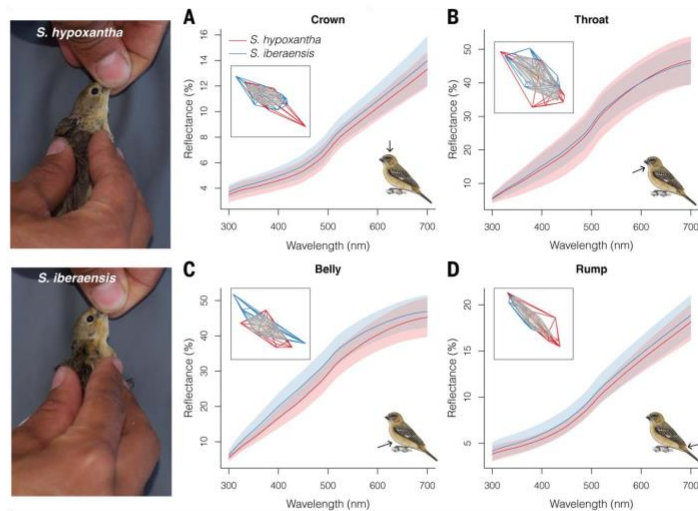


Fig. 4. No evidence of hybridization through social or extra-pair mating. (A) Whole-genome coalescent tree showing the relationship between males and females of *S. hypoxantha* and *S. iberensis* ($N = 37$). (B) PCA from ddRAD sequencing data depicting genomic differentiation in males, females, and nestlings of *S. hypoxantha* and *S. iberensis* ($N = 206$). (C) Genomic PC1 scores of males and females of *S. hypoxantha* and *S. iberensis* for social ($N = 40$) and genetic pairs ($N = 27$; i.e., pairs that fertilized within-pair or extra-pair offspring). For all plots, females were classified according to the phenotype of their social mate.

assessed their behavioral responses. Across 240 trials (24 per treatment for each species), we recorded aggressive behaviors and generated a response intensity score using PCA (fig. S16). Each species responded most aggressively to the combination of conspecific song and plumage, exhibited intermediate responses to the treatments with mismatched traits, and largely ignored the heterospecific capuchino traits and those of the control species (Fig. 5, D and E, fig. S16, and table S5). Generalized linear mixed models confirmed that both song and plumage are used to recognize sexual competitors, with significant effects on the intensity of the males' response (song, $P < 0.0001$; plumage, $P < 0.0001$) and attack behavior (song, $P = 0.005$; plumage, $P = 0.012$) in both species (Table 2).

Existing mutations in novel combinations underlie the plumage phenotype of *S. iberensis*

To investigate the origin of the novel *S. iberensis* plumage phenotype, we examined genomic differentiation across the broader capuchino radiation (~282 million SNPs across 127 individuals from 12 species). We generated phylogenies using maximum likelihood for the entire genome and the regions containing divergence peaks. The whole-genome tree showed patterns consistent with recent speciation (Fig. 6A and fig. S17), such as a lack of species-level monophyly possibly due to hybridization and incomplete lineage sorting; this result was further supported by demographic modeling (fig. S18 and supplementary text). Despite this phylogenetic uncertainty, *S. iberensis* formed

a clade, as did most individuals from other species with restricted ranges (see *S. melanogaster* (green) and *S. nigrorufa* (yellow), Fig. 6A and fig. S17). In contrast, *S. iberensis* did not form a species-specific clade in the phylogenies derived from the regions containing divergence peaks (arrows in Fig. 6, B and C, and fig. S19), unlike most individuals of *S. melanogaster* (indicated with a circle in Fig. 6B) and *S. ruficollis* (indicated with a circle in Fig. 6C). Although multiple species shared variants with *S. iberensis* at the individual divergence peaks (e.g., *S. ruficollis* in peak 257 and five other species in peak 430; Fig. 6, B and C, and fig. S19), the particular combination found only in *S. iberensis* distinguished it from other capuchinos (note that no other capuchino shares variants with *S. iberensis* at both divergence peaks; Fig. 6, B

RESEARCH | RESEARCH ARTICLE

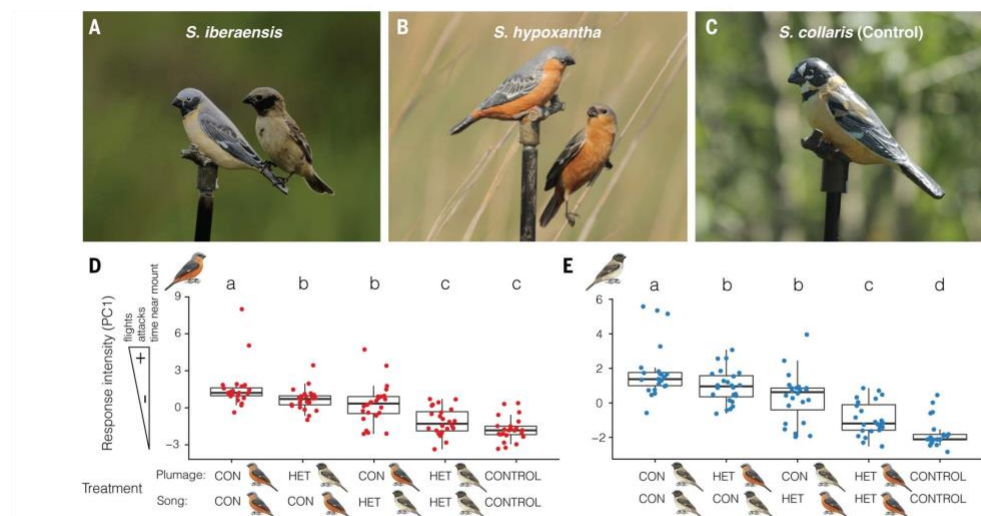


Fig. 5. Territorial males of both species respond most aggressively to conspecific song and plumage. (A to C) Artificial mounts of *S. iberensis* (A), *S. hypoxantha* (B), and *S. collaris* (the control) (C) alongside breeding males of the two capuchino species. Two mounts were created per species for use in the behavioral experiment. (D and E) Behavioral response intensity (PC1) of territorial males of *S. hypoxantha* and *S. iberensis*, respectively, to combinations of conspecific (CON), heterospecific capuchino (HET), and control (CONTROL) song and plumage. Different letters indicate statistical significance between treatment groups (adjusted $P < 0.05$, $N = 120$ per species; Tukey's HSD test).

and C, and fig. S20). This result implies that the *S. iberensis* phenotype likely arose through the reshuffling of standing genetic variation that already existed within the other southern capuchinos, providing a mechanism for rapid speciation without the long period required for relevant mutations to arise de novo (26, 27).

Discussion

Our findings point to pre-mating isolation through assortative mate choice, based on genetically inherited (plumage color) and culturally inherited traits [song, but see (25)], as a primary mechanism promoting divergence between these co-occurring capuchino species. Although we never observed hybrid pairs during this study, selection against intermediate traits (plumage patterns or songs) or mismatched plumage and song traits in hybrids could further strengthen assortative mating through reinforcement (28). Most divergence peaks in capuchinos (11) and one of the three peaks between *S. iberensis* and *S. hypoxantha* are located on the sex chromosome Z. Loci on sex chromosomes are thought to have a disproportionate effect on hybrid fitness [large Z effect (29)] and may have played a predominant role in the evolution of the southern capuchino radiation. Functional studies of specific variants in these divergent genomic regions will help to clarify how novel allele associations could lead to different plumage

phenotypes. Although the ultimate fate of the incipient *S. iberensis* species remains uncertain, our findings illustrate how phenotypically differentiated lineages can form and rapidly become reproductively isolated from co-occurring, syntopic species (30, 31). Our results suggest that the reshuffling of standing genetic variation can generate novel phenotypes that are targeted by sexual selection. Assortative mating based on these traits may maintain species boundaries early in speciation while subsequent reproductive barriers accumulate.

Materials and methods

Field methods

We have carried out extensive field work in Iberá National Park (Argentina) since 2007, encountering individuals of all seven southern capuchino seedeaters that breed in the region. In the San Nicolás Reserve (28°07' 41.4" S, 57°26'04.7" W), where this study took place, our group has conducted studies on the breeding ecology of capuchinos since 2014. During the study, *S. hypoxantha* and *S. iberensis* were the only two southern capuchino species observed successfully breeding in San Nicolás. From November 2016 to January 2017 and from October to December 2018, we located and monitored 128 nests of the two species (*S. hypoxantha*, $N = 65$; *S. iberensis*, $N = 63$). We collected blood sam-

ples from the brachial veins of 126 adults and 77 nestlings (*S. hypoxantha*, $N = 40$ adult males, 23 adult females, 40 nestlings; *S. iberensis*, 42 adult males, 21 adult females, 37 nestlings), as well as tissue samples from two unhatched eggs of *S. hypoxantha* and one unhatched egg of *S. iberensis* (table S1). In addition, we collected feather samples from four plumage patches across the body (crown, throat, belly, and rump) of individuals of *S. hypoxantha* ($N = 46$ males, 22 females) and *S. iberensis* ($N = 41$ males, 20 females) to examine plumage coloration (described below). Males were attracted with playback and captured with mist nets during the nest construction, egg laying, and nestling provisioning stages; females were captured at the nest during nestling provisioning. We measured and banded each individual with a numbered aluminum band and specific combination of colored leg bands prior to release. Blood samples were stored in lysis buffer and DNA was extracted with DNeasy blood and tissue kits (Qiagen) for all subsequent genomic analyses. From October to December 2019, we carried out an additional behavioral experiment in the San Nicolás Reserve (described below) to test the importance of song and plumage coloration in species recognition and pre-mating isolation between *S. hypoxantha* and *S. iberensis*.

Capuchino seedeaters are austral migrants that breed in the Iberá wetlands and migrate

RESEARCH | RESEARCH ARTICLE

Table 2. Species discrimination is based on both plumage and song. Data are generalized linear mixed model results examining the behavioral responses of territorial males of *S. hypoxantha* and *S. iberaensis* to mount presentations and song playbacks when the heterospecific control (*S. collaris*) trials were excluded. Significant results ($P < 0.05$) are in boldface. Plumage (conspecific versus heterospecific) and Song (conspecific versus heterospecific) had a significant effect on response intensity, regardless of whether outliers (observations outside $1.5 \times$ interquartile range) in each treatment group were included ($N = 192$) or excluded ($N = 179$; Plumage, $P < 0.0001$; Song, $P < 0.0001$), whereas the species of the focal male did not affect behavioral response. We detected an additional significant interaction between Song and Plumage on response intensity ($P = 0.03$) when outliers were removed, which could indicate a synergistic effect when both traits belong to the same species. For response intensity, the model included male ID ($SD = 0.89$; 95% CI of $SD = 0.70$ to 1.12) and female presence ($SD = 0.26$; 95% CI of $SD = 0.03$ to 1.21) as random effects. For attack behavior, the model included male ID ($SD = 2.90$; 95% CI of $SD = 1.34$ to 6.28) as a random effect.

Response intensity (PC1)	Estimate	SE	t value	P value
Intercept	-1.63	0.29	-5.70	0.0007
Species	-0.16	0.26	-0.62	0.535
Plumage	0.93	0.18	5.04	<0.0001
Song	1.41	0.19	7.58	<0.0001
Plumage $\times$ Song	0.24	0.26	0.92	0.360
Attack behavior	Estimate	SE	z value	P value
Intercept	0.11	0.78	0.14	0.889
Species	1.19	1.00	1.20	0.232
Plumage	-2.76	1.10	-2.52	0.012
Song	-3.19	1.14	-2.79	0.005
Plumage $\times$ Song	-20.38	12.802	-0.002	0.999

northward during the nonbreeding season (32). Over the course of the breeding season in 2018, we resighted nine individuals (16%) of *S. hypoxantha* ($N = 4$) and *S. iberaensis* ($N = 5$) of the 56 adults that were banded in 2016, two breeding seasons prior. In addition, in 2019, we resighted 22 banded males (26%) of *S. hypoxantha* ($N = 12$) and *S. iberaensis* ($N = 10$) of the 86 males banded during 2016–2018. Almost all of the resighted males were holding territories in the same geographic area of the study site as in previous breeding seasons. This relatively low recapture rate, but high philopatry, may be attributed to low interannual survival and demonstrates high turnover in the individuals that are present at the breeding site across different years. The combination of a low recapture rate and the fact that females are indistinguishable to the human eye makes it difficult to quantify assortative mating by directly tracking the mating decisions of banded individuals across years (see below).

Whole-genome resequencing and variant discovery

We generated shotgun short-read whole-genome sequences for 37 individuals of *S. hypoxantha* ($N = 8$ males, 8 females) and *S. iberaensis* ($N = 12$ males, 9 females). Whole-genome resequencing generated more than 860 million paired-end reads with a length of 151 bp, producing an expected per-individual

coverage ranging between $3.9\times$ and $10.7\times$ (median, $5.4\times$; table S2).

We evaluated the sequencing quality of individual libraries with FastQC (version 0.11.7) and used AdapterRemoval (version 2.1.7) to trim adapter sequences, filter by quality, and merge overlapping paired-end reads (33, 34). The filtered data were aligned to a previously assembled reference genome of *S. hypoxantha* (11) using the “very-sensitive-local” option in Bowtie2 (version 2.3.4), and alignment statistics were subsequently obtained using Qualimap (version 2.2.1) (35, 36). A high percentage of reads aligned to the reference genome (*S. hypoxantha*, mean = $98.6 \pm 0.2\%$ SD; *S. iberaensis*, mean = $98.6 \pm 0.1\%$ SD), and the average depth of coverage after filtering and alignment was $5.6\times$ per sample (range, $3.8\times$ to $10.3\times$; table S2).

We used SAMtools (version 1.7) to convert SAM to BAM files and sort and index the data (37). We then marked PCR duplicates with Picard Tools (version 2.17.10) and used HaplotypeCaller in GATK (version 3.8.0) to perform SNP variant discovery and genotyping (38, 39). The following hard filtering parameters were used to exclude variants in GATK: $QD < 2.0$, $FS > 60.0$, $MQ < 20.0$, and $ReadPosRankSum < -8.0$. We additionally used VCFtools (version 0.1.13) to filter out variants that had a minor allele frequency of less than 8% (retaining alleles present in at least three homozygous individuals), a mean depth of coverage lower than 2 or greater than 50, more

than 20% missing data, or were not biallelic (40). This pipeline produced 13,254,970 SNPs, and the average percent of missing data was 5% per individual.

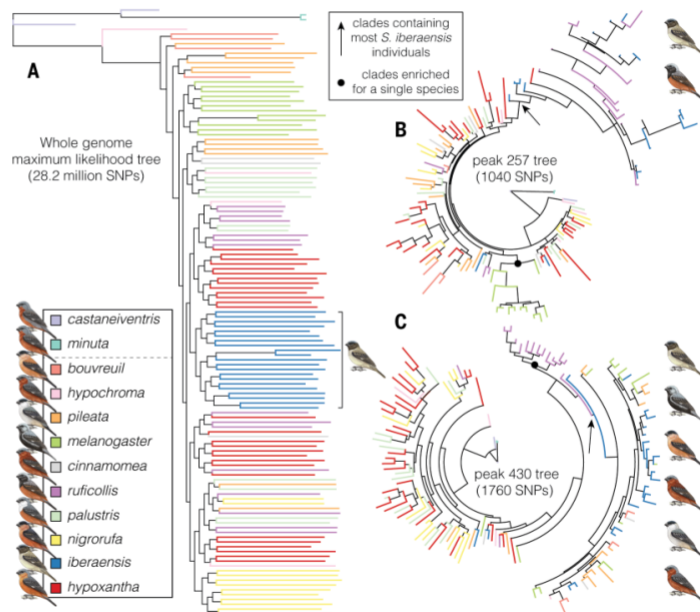
Population genomics

To search for regions of elevated differentiation between *S. hypoxantha* and *S. iberaensis*, we computed average F_{ST} values for non-overlapping 5-kb windows, as well as individual SNPs, using VCFtools. Peaks of divergence were identified as 5-kb windows with elevated genomic divergence that contained at least one individual SNP with $F_{ST} > 0.85$. This criterion focused on the strongest putative targets of divergent selection, although it may have excluded regions under selection that contained genes of small effect. We identified three peaks of divergence between the two species by building Manhattan plots and conducting PCAs of the genomic data with the packages qqman and SNPRelate in R version 3.5.2 (41–43). In addition, we estimated D_{XY} , an absolute measure of divergence, over nonoverlapping 5-kb windows for the three peaks of divergence using the custom script popgenWindows.py (https://github.com/simonhmartin/genomics_general). We explored patterns of linkage disequilibrium in these regions by calculating the r^2 statistic in plink version 1.9 (44).

The reference genome was assembled to contigs from short-read shotgun and mate-pair libraries, and subsequently assembled to scaffolds using long-read data from Pacific Biosciences sequencing (11). Although some of these scaffolds are large, they are not assembled to chromosome level. To assign scaffolds with divergence peaks to chromosomes, we aligned them to the zebra finch assembly (*Taeniopygia guttata* 3.2.4) using the Satsuma synteny model from Satsuma version 3.1 (45). We assigned each scaffold to the chromosome with the top hit and examined the results with MizBee (46). Finally, we referred to the annotated *S. hypoxantha* genome in (11) to compile a list of genes within 50 kb of each divergence peak and searched for these annotations of interest in the UniProt (www.uniprot.org/) and Human Gene databases (www.genecards.org) to identify genes in the regions of elevated differentiation. The gene OCA2 is adjacent to HERC2 in the zebra finch, yet was not annotated in the *S. hypoxantha* reference genome. We located the OCA2 coordinates in our reference genome by aligning the zebra finch mRNA (XM_032749285.1) using BLAST (47). To search for areas that could play an important role in regulating the expression of OCA2 (i.e., cis-regulatory elements), we assessed the level of conservation of the intergenic region between OCA2 and HERC2, the area of the genome showing the highest differentiation between *S. iberaensis* and *S. hypoxantha*, with respect to more distantly related birds by using

RESEARCH | RESEARCH ARTICLE

Fig. 6. *S. iberensis* is monophyletic but shares variants at divergence peaks with other capuchinos. (A to C) Capuchino phylogeny inferred using maximum likelihood based on whole-genome data (A) and SNPs from the peaks on scaffold 257 (B) and scaffold 430 (C). The black square bracket and arrows indicate clades containing all or most *S. iberensis* individuals; the black circles indicate clades of other species with species-specific variants at the peaks of differentiation. Outgroups are shown above the dashed line in the key at lower left.



the Bird PhastConstrack (48) from the University of California, Santa Cruz, genome browser (49). Bird PhastCons scores are derived from a multigenome alignment of the budgerigar (*Melopsittacus undulatus*), zebra finch (*Taeniopygia guttata*), chicken (*Gallus gallus*), and turkey (*Meleagris gallopavo*) genomes, and represent the probability that a nucleotide belongs to a conserved element (ranging from 0 to 1). Areas that are highly conserved among distantly related species may contain regulatory elements that are important for controlling gene expression. We aligned the ~37 kb of sequence to the medium ground finch (*Geospiza fortis*) reference genome (geoFor1, to which the PhastCons scores were mapped) using BLAT (50) with a 96.4% identity.

In addition, we assembled full mitochondrial genomes from the filtered whole-genome sequences belonging to *S. hypoxantha* and *S. iberensis* individuals with MITObim 19.1 (51), using the "quick" option and up to 40 iterations with the full mitochondrial genome from *Geospiza magnirostris* as a template (GenBank number NC_039770.1). We aligned the 37 individual sequences with an average length of 16,562 bp in Geneious version 10.13 (52) and subsequently constructed an unrooted statistical parsimony network using PopART 1.7 (53). In addition, we used the same methodology to generate a network from the recovered COI DNA barcodes,

which are frequently used for species identification (54–56).

To generate phylogenetic hypotheses defined by the variants within the three divergence peaks in the context of the entire capuchino radiation, and to compare these relationships to those in a whole-genome phylogeny of all capuchino species, we increased our genomic sampling to the 10 southern capuchino species plus two outgroups. We combined the 37 whole-genome sequences obtained from *S. hypoxantha* and *S. iberensis* with 72 additional individuals from nine capuchino species previously sequenced and published by Campagna et al. (11), 12 new individuals from *S. ruficollis* sequenced on a lane of Illumina NextSeq 500 (paired-end, 151 bp), and six additional individuals sequenced on a lane of Illumina NextSeq 500 (mid-output mode, paired-end, 151 bp). All additional sequencing was performed at the Cornell University Biotechnology Resource Center (BRC). We assembled a VCF file (as described above) with a total of 127 individuals (28 *S. hypoxantha*, 21 *S. iberensis*, 15 *S. ruficollis*, 12 *S. pileata*, 12 *S. palustris*, 12 *S. melanogaster*, 12 *S. nigrorufa*, four *S. bouvreuil*, four *S. hypochroma*, three *S. cinnamomea*, and two individuals each of *S. minuta* and *S. castaneiventris* as outgroups). We applied the same hard filters as described above and subsequently retained variants that were present in 80% of all individuals, had a depth of coverage between 4 and 50, and had

a minor allele count of at least four. This combined dataset contained 32,993,511 SNPs after filtering. We explored the relationships among individuals and species by performing a PCA in SNPrelate and used VCFtools to create three additional files with subsets of SNPs from the regions defined by each divergence peak (1760 SNPs for the peak on scaffold 430, 1040 SNPs for the peak on scaffold 257, and 13 SNPs for the peak on scaffold 762). We used RAxML version 8.2.4 (57) to produce maximum likelihood phylogenies from the variants of each of the three divergence peaks, implementing the "ASC, GTRGAMMA" model and the Lewis correction for ascertainment bias. For the more computationally demanding whole-genome phylogeny, we used RAxML-ng version 0.9.0 (58) and the "GTR+G+ASC, LEWIS" model. RAxML-ng used the 28.2 million SNPs that had the minor allele in homozygosity in at least one individual (from the total of ~33 million variants in the dataset). This analysis ran for ~1600 clock hours on all 64 cores of a computer with 512 Gb of RAM. Despite not converging on a single best phylogeny, an inspection of trees from the final search rounds showed very little variation, with only minor changes at the tips of the tree. We therefore generated a smaller dataset by applying more stringent filtering parameters (85% of individuals present at a locus and a minimum minor allele frequency of 10%), which retained 6,283,771 SNPs. We ran RAxML-ng on this

RESEARCH | RESEARCH ARTICLE

dataset under the same conditions as described above, except that we used a parsimony tree as a starting point. This strategy converged on a single best tree, and both datasets (28.2 million and 6.3 million SNPs) produced comparable topologies.

Double-digest restriction site-associated DNA sequencing

To determine species identity for individuals without whole-genome data, assign paternity, and analyze patterns of assortative mating, we sequenced 206 individuals (126 adults, 77 nestlings, and three unhatched eggs from 23 nests of *S. hypoxantha* and 20 nests of *S. iberaensis*) in two separate sequencing runs following the double-digest restriction site-associated DNA (ddRAD) sequencing protocol detailed in (59).

We used FASTX-Toolkit (http://hannonlab.cshl.edu/fastx_toolkit/) to trim the 3' end of all reads to a length of 97 bp (FASTX Trimmer) and eliminated sequences (FASTX Quality Filter) if at least one base had a Phred score below 10 (90% call accuracy) or more than 5% of the bases had a score below 20 (99.9% call accuracy). We aligned the ddRAD data to the reference genome of *S. hypoxantha* using the 'sensitive' option in Bowtie2 (version 2.3.5) and sorted and indexed the data with SAMtools (version 1.9). We then used the gstacks and populations modules of Stacks (version 2.3) to call variants and remove loci that were present in fewer than 80% of individuals (60). The effective per-sample coverage was $318 \times \pm 15.1 \times$ (mean $\pm$ SD). This pipeline produced a VCF file containing 61,484 SNPs across the 206 individuals.

Sanger sequencing of a region within the divergence peak on scaffold 430

To investigate the genomic architecture of phenotypic differences between the species in more detail, we developed a pair of primers (forward, 5'-ATTGCTGGTGTCTCTATTGA-3'; reverse, 5'-ATGTCCCTTTGGCTGTCTG-3') to sequence a ~700-bp region on scaffold 430 (11,028,673 to 11,029,376 bp) that contained 12 highly divergent SNPs ($F_{ST} > 0.85$) and an additional three SNPs with $F_{ST} > 0.79$. We amplified the divergent region via PCR for 165 individuals ($N = 87$ adults, 77 nestlings, and one unhatched egg) with GoTaq colorless master mix (Promega) and the following thermal cycle profile: 3 min at 95°C, followed by 25 cycles of 30 s at 95°C, 30 s at 61°C, and 1 min at 72°C, and finally 5 min at 72°C. The PCR product was Sanger-sequenced in both directions with the same primers used for amplification at the Cornell University BRC.

We used Unipro UGENE version 132.0 to trim primers and edit the Sanger sequences (61) and combined the information from these sequences with variants obtained through

whole-genome sequencing to determine the genotypes of 202 individuals at 15 SNPs that showed high levels of differentiation within the peak on scaffold 430. We calculated F_{ST} values at each site using VCFtools and subsequently phased and imputed missing data (~5.2% or 158 out of 3060 genotypes, with a mean probability of 0.996 ± 0.036 SD) using BEAGLE version 3.3.2 (62). This resulted in 404 haplotypes, two per individual. We explored the relationships between individuals at these sites by calculating a distance matrix in the R package vegan (63) and plotting it with the function phytoheatmap() from the R package phytotools (64). We also compared these results to three similar plots derived from the *S. iberaensis* ($N = 21$) and *S. hypoxantha* ($N = 16$) individuals for which we had whole-genome sequencing data. We produced one plot for all SNPs found in the divergence peak on scaffold 430, one plot for the 64 SNPs with $F_{ST} > 0.79$ found in the same region, and a third plot for the 13 SNPs with $F_{ST} > 0.79$ found in the divergence peak on scaffold 257. We used an F_{ST} cutoff of 0.79, as the segment selected for PCR amplification included SNPs with this level of divergence.

Assortative mating

We analyzed patterns of social pairing from the whole-genome data ($N = 17$ social pairs) by first creating a tree of individuals using SVDquartets, implemented in PAUP*. SVDquartets is a coalescent-based method that compares possible quartet topologies for a set of four taxa, selecting the topology with the lowest score (65). In addition, we used the R package qqman to create Manhattan plots comparing the level of differentiation between species for males and females independently in each of the three divergence peaks. We evaluated whether individuals that formed a social pair grouped together on the tree, as expected if assortative mating contributes to reproductive isolation between *S. hypoxantha* and *S. iberaensis*, and showed elevated levels of differentiation in the same genomic regions.

For all social pairs ($N = 40$), including those with whole-genome data, we used the ddRAD pipeline to assign individuals to species and calculate the number of observed conspecific and heterospecific pairings. Specifically, we conducted a PCA of the genomic data using the SNPRelate package in R and evaluated whether (i) individuals clustered by species in a PCA, and (ii) socially or genetically determined male-female pairs (see below) grouped together by species on the basis of their diagnostic genomic PC1 scores.

Paternity analysis

We further filtered the VCF file from the ddRAD pipeline using the populations module of Stacks (version 2.3) to remove loci that

had a minor allele frequency of less than 0.25 or an observed heterozygosity greater than 0.7, or were present in fewer than 95% of individuals. We restricted the analysis to the first SNP per locus and used VCFtools to remove loci that were not in Hardy-Weinberg equilibrium or had a mean depth of coverage below 20. This pipeline produced a VCF file containing 281 highly informative loci across the 206 individuals that we used for paternity analysis.

After filtering, we converted the VCF file to a format compatible with CERVUS 3.0.7, which takes a likelihood approach to assign paternity from SNP data (66). CERVUS calculates the natural logarithm of the likelihood ratio (LOD score) for each potential pairing by comparing offspring genotypes to the genotypes of candidate parents and random individuals in the population. The LOD score thus estimates the relative likelihood that a sampled offspring was sired by a candidate father rather than a random male in the population. In addition, the program conducts a simulated parentage analysis using population allele frequencies and the proportion of candidate parents sampled in the dataset to calculate the critical differences in LOD scores necessary to assign paternity with either 80% or 95% confidence.

To determine critical LOD scores, we simulated paternity assignments for 100,000 offspring (the recommended number) using the following parameters: 122 candidate males, 67% of candidate males sampled, and the default of 1% of loci mistyped. We approximated the proportion of candidate males sampled by estimating the number of males of both species that held neighboring territories to the sampled males but were never caught. The proportion of typed loci for the simulation was 0.972. As known mothers (confirmed by catching females at the nest) were sampled for 88% of offspring, we included known mothers in the analysis and evaluated CERVUS assignments using trio LOD scores, which take into account potential genotyping errors and the genotypes of known mothers when assigning paternity. Our total sample included 82 candidate males. We accepted assignments if the number of mismatches between the assigned male and his offspring was less than or equal to the maximum observed number of mismatches between a mother and her known offspring [as in (59); max = 8, <3% of 281 loci; table S4]. We assigned 51 of 77 nestlings (66%) to a candidate father with 95% confidence.

Feather coloration

We collected feathers from four plumage patches across the body (crown, throat, belly, and rump) from 68 individuals of *S. hypoxantha* (46 males and 22 females) and 61 individuals of *S. iberaensis* (41 males and 20 females) to examine plumage coloration. We stacked 10 to

Downloaded from <http://science.sciencemag.org/> on March 25, 2021

15 feathers from each plumage patch on a nonreflective background surface (Flock Paper, Edmund Optics) to mimic their placement on the body of the bird. Reflectance data were generated relative to a white standard (WS-1-SL, Ocean Optics) and a dark standard (all light omitted) with an Ocean Optics Flame spectrometer connected to an Ocean Optics PX-2 pulsed xenon light source. We used the OceanView software package (version 1.6.7, Ocean Optics) to record the reflectance data, averaging 20 scans per measurement. For each plumage patch, we took three measurements per individual and averaged the measurements prior to subsequent analysis. We used the R package *pavo* to compare the reflectance curves and degree of overlap in tetrahedral color space for each plumage patch between individuals of *S. hypoxantha* and *S. iberaensis* (67).

Behavioral experiment

From October to December 2019, we located males of *S. hypoxantha* ($N = 40$) and *S. iberaensis* ($N = 36$) that were actively singing on their territories in the San Nicolás Reserve and carried out a behavioral experiment in which we presented them with the following five treatments: (i) conspecific mount and song, (ii) heterospecific capuchino mount and conspecific song, (iii) conspecific mount and heterospecific capuchino song, (iv) heterospecific capuchino mount and heterospecific capuchino song, and (v) heterospecific control mount and song. Although *S. hypoxantha* and *S. iberaensis* form social pairs during October–November, our paternity data indicate that extra-pair mating continues throughout December in the San Nicolás Reserve. Male responses to mount presentation and song playback are often used to infer the importance of pre-mating isolation between divergent taxa (68–72), as numerous studies have found that the traits used by males to recognize sexual competitors are also used in female mate choice (73–75). For the heterospecific control, we followed the methods of (14) and used *S. collaris*, which is closely related to our focal species but is not a capuchino seedeater (14, 76). *S. collaris* breeds in sympatry and occupies a very similar ecological niche to *S. hypoxantha* and *S. iberaensis* (77, 78). The heterospecific control treatment thus attempts to discriminate between aggressive responses to ecological and sexual competitors, given that all three species are grassland birds that feed on the seeds of tall grasses, such as *Paspalum durifolium* (Poaceae) and *Andropogon lateralis* (Poaceae), which dominate the landscape in the San Nicolás Reserve (24, 79). In particular, an elevated response to conspecific traits relative to the stimuli of the heterospecific capuchino and control would indicate that (i) capuchinos recognize members of their own species as sexual competitors, and (ii) the

conspecific traits that elicit an elevated response are involved in male-male competition and potentially female choice (73–75). In contrast, a similarly aggressive response to conspecific and heterospecific capuchino stimuli would suggest that capuchinos do not discriminate between *S. hypoxantha* and *S. iberaensis*, recognizing males of both species as sexual and/or ecological competitors. Finally, an aggressive response to the control *S. collaris* stimuli would suggest that this more distantly related species, which is not a sexual competitor, elicits a response because it is recognized as an ecological competitor.

We recorded the geographic coordinates of each trial and tested focal males with as many treatments as possible (up to five treatments) by returning to the same geographic location multiple times. Trials performed with the same focal males were separated by at least 1 day, and the order in which treatments were presented was randomized. In addition, we randomized the order in which stimuli were presented across trials and ensured that the mounts (two of *S. hypoxantha*, two of *S. iberaensis*, and two of *S. collaris*) and playback files (10 of *S. hypoxantha*, 10 of *S. iberaensis*, and five of *S. collaris*) were presented an equal number of times. Sixteen of the 76 focal males (21%) were color-banded from our field work in previous years. In addition, capuchino seedeaters exhibit a considerable degree of intraspecific variation in plumage coloration, which is likely associated with age, and only sing within their territories. Thus, by returning to the same location where a male was previously observed singing, and using color bands or plumage to identify individuals, we could be confident that the same individual was tested in subsequent trials.

During each trial, we located the focal male and set up the mount ~1 to 2 m off the ground <35 m from the focal male on a thin pole near vegetation suitable for perching. We hid a compact speaker (JBL Flip 5) in the vegetation under the mount and connected the speaker to a phone through Bluetooth to start the playback recordings. Each trial lasted a total of 5 min (the duration of the playback file), with the same observer (always S.P.T., for consistency in scoring behavioral responses) standing 20 m away from the mount. We generated video recordings of each trial with a DSLR camera (Canon EOS 7D) and dictated vocalizations and behaviors into the camera during the trials. We recorded the following behavioral responses: the number of flights and amount of time spent at various distances from the mount, the number of attacks and amount of time spent attacking the mount, and the amount of time spent singing by each focal male, using the 2-m pole on which the mount was placed to estimate distance from the mount. Although females do not assist

with territorial defense in capuchino seedeaters, we noted whether or not a female was observed during each trial in case female presence influences male response to territorial intrusion. Females were observed in 53 trials (22%). In total, we presented 32 males (16 *S. hypoxantha* and 16 *S. iberaensis*) with all five treatments and 44 males (24 *S. hypoxantha* and 20 *S. iberaensis*) with fewer than five treatments, for a total of 240 trials (24 trials per treatment for each species).

We ran a PCA on the correlation matrix of the behavioral response variables using the R package *vegan* to reduce the dimensionality of the behavioral data. The PCA identified three axes of variation (eigenvalues > 1) that collectively explained 79% of the variation in behavioral responses (PC1, 43%; PC2, 20%; PC3, 16%). All input variables associated with male aggression (e.g., number of flights near the mount, proportion of time spent near the mount, and number of attacks at the mount) loaded positively on PC1, whereas proportion of time spent singing and proportion of time spent >6 m from the mount loaded negatively on PC1 (fig. S5C), indicating that PC1 represented a reasonable overall summary of aggression. We therefore extracted PC1 to generate a response intensity score for each trial. In addition, we classified all trials as displaying attack behavior ("1") or not ("0"), with attack behavior defined as either swooping at or making direct contact with the mount, to examine a direct indicator of aggression. We carried out parallel analyses with response intensity (i.e., PC1) and attack behavior as dependent variables using R version 3.5.2 (43) and fit generalized linear mixed models (GLMMs) with the R packages *lme4* (for linear mixed models) and *glmmTMB* (for mixed logistic regression models) to analyze the responses of territory owners to mount presentation and song playback (80, 81).

Because territorial males typically did not respond to the heterospecific control (*S. collaris*) stimuli, we ran separate analyses with and without the control trials [as in (82)]. Excluding the control trials, we first ran GLMMs examining the effects of species, plumage, and song (fixed effects) on (i) response intensity (PC1) and (ii) attack behavior (whether or not the mount was attacked at any point during the trial). We used a mixed logistic regression model with a binomial distribution and logit link function to model attack behavior, which had a binary outcome (0 or 1). Preliminary models included treatment order, male ID, female presence (0 or 1), mount ID, and playback ID as random effects, with mount ID and playback ID nested within each plumage and song type, respectively, in order to control for repeated measures from individuals and mount/playback exemplar effects. We calculated a 95% confidence interval (CI) around

Downloaded from <http://science.sagepub.com/> on March 25, 2021

RESEARCH | RESEARCH ARTICLE

the estimated standard deviation explained by the random effects using the `confint()` function from the R stats package. We excluded random effects from the model if the lower end of the CI reached zero, indicating that the effect did not account for variation in the model (e.g., treatment order, mount ID, and playback ID), retaining male ID in the model of attack behavior and male ID and female presence in the model of response intensity.

In addition, we included the heterospecific control trials to run a GLMM for each focal species that tested the effect of treatment group on response intensity (PC1), incorporating male ID and female presence as random effects. We used the R package `emmeans` to run post hoc pairwise comparisons between treatment groups using Tukey's honestly significant difference (HSD) test (83). Again, treatment order, mount ID, playback ID, and female presence (in the case of *S. hypoxantha*) had 95% CIs that reached zero when included as random effects in the preliminary models and were therefore excluded from the final analyses. We verified the assumptions of the linear mixed models by generating Q-Q plots and plotting the residuals versus the fitted values.

Abundance estimates

To estimate whether *S. iberaensis* has increased in abundance across its breeding range since the species' first records in 2001 (18), we downloaded eBird data through January 2020 from the February 2020 release of the eBird Basic Dataset (84). The downloaded dataset contained all available data for the control used in the behavioral experiment (*S. collaris*) and the seven capuchino species (*S. iberaensis*, *S. hypoxantha*, *S. cinnamomea*, *S. palustris*, *S. pileata*, *S. ruficollis*, and *S. hypochroma*) that breed in Iberá National Park (17), as well as the sampling event data (needed to infer nondetection records). eBird is an online database where scientists, researchers, and amateur naturalists can upload avian observations (85). We filtered the data for each species using the R package `auk` (86) to exclude records from incomplete checklists (i.e., checklists in which some identified species were not reported) and observations that fell outside of a bounding box around the area encompassing all observations of *S. iberaensis* in Argentina and Paraguay (the central range of *S. iberaensis*), retaining only a single checklist from each set of non-independent ("shared") checklists. We then inferred nondetection records (i.e., "zero-filled the data") using the `auk` package to create presence/absence data for each species. To more precisely define the spatial area of interest, we converted the presence-only data from *S. iberaensis* into a spatial object and generated a convex hull polygon around the distribution of *S. iberaensis* records using the function `gbuffer()` in the R package `rgeos` (87),

adding a buffer of 1 map unit (with data in a South America Albers equal-area conic projection) outside of these locations; we only retained records of observations that fell within this polygon of interest. We then placed temporal restrictions on the remaining data, only retaining records from October to February, when capuchino seedeaters are present on the breeding grounds, and records beginning with the austral summer that spanned the years 2013–2014, the first summer for which multiple observations of *S. iberaensis* existed in the eBird database.

After processing the data, we examined whether there have been any systematic changes in the reporting rates of the seven capuchino seedeater species over the past decade in order to assess whether *S. iberaensis* has increased in prevalence relative to other capuchino species. We modeled changes in prevalence by fitting generalized additive models (GAMs) [using the R package `mgcv` (88)], in which the probability of reporting of the focal species was modeled as a function of the calendar year at the end of each austral summer. GAMs are able to identify arbitrary, continuous patterns of change through time, rather than forcing specific patterns onto the data. We used additional smoothing terms to account for variation in observation effort as described by the following variables: observation date, distance traveled, and duration of the observation period. We compared the GAM results for each capuchino species to determine whether (i) there was a significant change in the reporting probability of each species over time, and (ii) whether reporting probability consistently increased from 2014 to 2019.

REFERENCES AND NOTES

1. R. Bluffin et al., What do we need to know about speciation? *Trends Ecol. Evol.* 27, 27–39 (2012). doi: [10.1016/j.tree.2011.09.002](#); pmid: [22070464](#)
2. J. M. Stibel, M. A. Streisfeld, Strong promoting reproductive isolation drives incipient speciation in *Mimulus aurantiacus*. *Evolution* 69, 447–461 (2015). doi: [10.1111/evo.12589](#); pmid: [25545709](#)
3. A. C. R. Lacey, J. W. Boughman, Evolution of reproductive isolation in stickleback fish. *Evolution* 71, 357–372 (2017). doi: [10.1111/evo.13116](#); pmid: [27501265](#)
4. J. A. C. Uy, D. E. Iwán, M. S. Webster, Behavioral isolation and incipient speciation in birds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 49, 1–24 (2018). doi: [10.1146/annurev-ecolsys-110617-062646](#)
5. T. D. Price, M. M. Bawa, The evolution of F1 postzygotic incompatibilities in birds. *Evolution* 56, 2083–2089 (2002). doi: [10.1111/j.0014-3820.2002.tb00133.x](#); pmid: [12449494](#)
6. J. A. Coyne, H. A. Orr, Patterns of speciation in *Drosophila*. *Evolution* 43, 362–381 (1989). doi: [10.1111/j.1365-3113.1989.tb04233.x](#); pmid: [2858554](#)
7. M. Xu, K. L. Shaw, Genetic coupling of signal and preference facilitates sexual isolation during rapid speciation. *Proc. R. Soc. B* 286, 20191607 (2019). doi: [10.1098/rspb.2019.1607](#); pmid: [31540515](#)
8. O. Shehzadeh et al., Speciation through sensory drive in cichlid fish. *Nature* 455, 620–626 (2008). doi: [10.1038/nature07285](#); pmid: [18832772](#)
9. P. R. Grant, B. R. Grant, Role of sexual imprinting in assortative mating and promoting isolation in Darwin's finches. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 116, E08679–E08687 (2019). doi: [10.1073/pnas.1906621116](#); pmid: [31038158](#)
10. T. C. Mackelinn, Sexual isolation evolves faster than hybrid incompatibility in a diverse and sexually dimorphic genus of fish

- (Percidae: Elaeostomus). *Evolution* 57, 317–327 (2003). doi: [10.1111/j.0014-3820.2003.tb00266.x](#); pmid: [12635281](#)
11. L. Campagna et al., Repeated divergent selection on pigmentation genes in a rapid finch radiation. *Sci. Adv.* 3, e002404 (2017). doi: [10.1126/sciadv.002404](#); pmid: [28561331](#)
12. L. Campagna et al., Rapid phenotypic evolution during incipient speciation in a continental avian radiation. *Proc. R. Soc. B* 279, 1047–1055 (2012). doi: [10.1098/rspb.20112170](#); pmid: [22306601](#)
13. O. M. Saz, M. E. R. Flanini, M. E. Mian, C. Schmid, O. Shehzadeh, Female preference for male color is necessary and sufficient for assortative mating in 2 cichlid sister species. *Evol. Ecol.* 25, 612–626 (2010). doi: [10.1037/bheva.00124](#)
14. P. Bentes, L. Campagna, P. L. Tubaro, Song-based species discrimination in a rapid Neotropical radiation of grassland seedeaters. *J. Avian Biol.* 46, 55–62 (2015). doi: [10.1111/jar.00447](#)
15. C. A. B. Mollado, M. C. Costa, L. F. Steiner, M. R. Francisco, Hybridization between two recently diverged Neotropical passerines: The Parula-bellied Seedeater *Sporophila pileata*, and the Copper Seedeater *S. boucardi* (Aves: Passeriformes, Thraupidae). *FLOES ONE* 15, e0225714 (2020). doi: [10.1371/journal.pone.0225714](#); pmid: [32218563](#)
16. L. Campagna, P. Rodriguez, J. C. Mazzella, Transgressive phenotypes and evidence of weak postzygotic isolation in Flycatchers between closely related capuchino seedeaters. *FLOES ONE* 13, e0191818 (2018). doi: [10.1371/journal.pone.0191818](#); pmid: [2992247](#)
17. BirdLife International, IUCN Red List for Birds (2020); [www.birdlife.org](#)
18. A. S. D. Gacum, C. Kapachian, Una nueva especie de capuchino (*Sporophila*: Thraupidae) de los Eslares del Iberá, Corrientes, Argentina. *Nuestras Aves* 61, 3–5 (2016)
19. M. Rippenberg, C. S. Fontana, A New Species of Gray Seedeater (*Emberizidae*: *Sporophila*) from Upland Grasslands of Southern Brazil. *Auk* 130, 791–803 (2013). doi: [10.1525/auk.2013.1267](#)
20. M. Abadine-Abadi et al., Differential gene regulation underlies variation in melanin plumage coloration in the dark-eyed junco (*Junco hyemalis*). *Mol. Ecol.* 27, 4501–4515 (2018). doi: [10.1111/mec.14878](#); pmid: [30252477](#)
21. I. C. Oatall et al., Ultraviolet Vision in Birds. *Adv. Stud. Behav.* 29, 129–214 (2000). doi: [10.1016/S0065-3454\(00\)50195-9](#)
22. P. Bentes, M. D. Eaton, D. A. Lijmer, S. C. Loughrey, P. L. Tubaro, Analysis from avian visual perspective reveals plumage color differences among females of capuchino seedeaters (*Sporophila*). *J. Avian Biol.* 41, 587–602 (2010). doi: [10.1111/j.1365-0448.2010.02505.x](#)
23. S. C. Griffith, L. P. F. Owens, K. A. Thunen, Extra pair paternity in birds: A review of interspecific variation and adaptive function. *Mol. Ecol.* 11, 2165–2212 (2002). doi: [10.1046/j.1365-294X.2002.01610.x](#); pmid: [12046233](#)
24. S. P. Turbek, M. D. Howe, C. Páez, A. S. D. Gacum, First nest description of the Iberá Seedeater (*Sporophila iberaensis*). *Vilson J. Ornithol.* 131, 156–160 (2019). doi: [10.1676/17-35](#)
25. D. Westcott, A. Quesada, Genetic divergence of early song discrimination between two young songbird species. *Nat. Ecol. Evol.* 1, 112 (2017). doi: [10.1038/s41562-017-0112-2](#)
26. D. A. Marques, J. I. Miao, O. Shehzadeh, A Combinatorial View on Speciation and Adaptive Radiation. *Trends Ecol. Evol.* 34, 531–544 (2019). doi: [10.1016/j.tree.2019.02.008](#); pmid: [3088542](#)
27. J. I. Miao, D. A. Marques, C. E. Wiggins, L. Escallier, O. Shehzadeh, Genomics of Parallel Ecological Speciation in Lake Victoria Cichlids. *Mol. Ecol.* 35, 1689–1696 (2010). doi: [10.1093/molbev/mey051](#); pmid: [29610120](#)
28. D. J. Howard, Reinforcement: Origin, dynamics, and fate of an evolutionary process. In *Hybrid Zones and the Evolutionary Process*, R. G. Harrison, Ed. (Oxford Univ. Press, 1993), pp. 46–69.
29. H. Ellegren, Genetic evidence for a large Z effect. *Proc. R. Soc. B* 276, 361–366 (2009). doi: [10.1098/rspb.2008.1035](#); pmid: [18246331](#)
30. S. Landthamer et al., Rapid hybrid speciation in Darwin's finches. *Science* 369, 224–228 (2010). doi: [10.1126/science.1190237](#); pmid: [20702377](#)
31. E. B. Hershkov et al., Cichlid Males Santa Rosalia: An Epigenetic Speciation Model Explains Patterns of Diversification Across Time Scales. *Ecol. Evol.* 30, 255–261 (2012). doi: [10.1002/ece3.1214](#); pmid: [22707006](#)
32. J. M. C. de Silva, Seasonal movements and conservation of seedeaters of the genus *Sporophila* in South America. *Stud. Avian Biol.* 10, 272–280 (1989).
33. S. Andrews, fastq: a Quality Control Tool for High Throughput Sequencing Data (2010); [www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastq](#)

Turbek et al., Science 371, eabr0256 (2020) 26 March 2021

- 3 April 2020; accepted 21 January 2021
 10.1016/j.scienv.2021.01.005

Science

Rapid speciation via the evolution of pre-mating isolation in the Iberá Seedeater

Sheela P. Turbek, Melanie Browne, Adrián S. Di Giacomo, Cecilia Kopuchian, Wesley M. Hochachka, Cecilia Estalles, Dario A. Lijtmaer, Pablo L. Tubaro, Luis Fábio Silveira, Irby J. Lovette, Rebecca J. Safran, Scott A. Taylor and Leonardo Campagna

Science **371** (6536), eabc0256.
DOI: 10.1126/science.abc0256

Choosy females drive isolation

Rapid radiations of recently diverged species represent an excellent opportunity for exploring drivers of speciation. The capuchino seedeaters, a group of South American birds, include a number of species that, in the field, are often discernable only through male plumage and song. Turbek *et al.* used genomes and behavioral experiments to identify potential isolating factors in two members of this group and found that, though entirely sympatric, females mated only with conspecific males and that only a few genes differed between the species (see the Perspective by Jarvis). Thus, a small reshuffling of genes and reinforcement through mate choice has driven divergence in these overlapping and very similar species.

Science, this issue p. eabc0256; see also p. 1312

ARTICLE TOOLS	http://science.sciencemag.org/content/371/6536/eabc0256
SUPPLEMENTARY MATERIALS	http://science.sciencemag.org/content/suppl/2021/03/24/371.6536.eabc0256.DC1
RELATED CONTENT	http://science.sciencemag.org/content/sci/371/6536/1312.full
REFERENCES	This article cites 93 articles, 11 of which you can access for free http://science.sciencemag.org/content/371/6536/eabc0256#BIBL
PERMISSIONS	http://www.sciencemag.org/help/reprints-and-permissions

Use of this article is subject to the [Terms of Service](#)

Science (print ISSN 0036-8075; online ISSN 1095-9203) is published by the American Association for the Advancement of Science, 1200 New York Avenue NW, Washington, DC 20005. The title *Science* is a registered trademark of AAAS.

Copyright © 2021 The Authors, some rights reserved; exclusive licensee American Association for the Advancement of Science. No claim to original U.S. Government Works

Apéndice C. Artículo publicado en The Wilson Journal of Ornithology

156

The Wilson Journal of Ornithology • Vol. 131, No. 1, March 2019

The Wilson Journal of Ornithology 131(1):156–160, 2019

First nest description of the Iberá Seedeater (*Sporophila iberensis*)Sheela P. Turbek,^{1*} Melanie Browne,² Constanza Pasian,³ and Adrian S. Di Giacomo²

ABSTRACT—The southern capuchino seedeaters constitute a rapid radiation of finch-like birds that inhabit Neotropical grasslands in continental South America. While capuchinos are highly sympatric, the mechanisms allowing them to breed in sympatry, such as patterns of microhabitat use, remain largely unknown. We provide the first nesting account of the Iberá Seedeater (*Sporophila iberensis*), a recently discovered capuchino species that breeds exclusively in the Iberá wetlands of northeastern Argentina, and compare its nesting habits to those of other members of the capuchino radiation. From November 2016 to January 2017, we located and monitored 25 Iberá Seedeater nests. The Iberá Seedeater constructs open-cup nests in clumps of grass on the margins of flooded habitat and lays an average of 2 eggs per clutch. Like other capuchino species, females participate in nest construction and incubation, while both sexes provision offspring. Despite similarities in nest architecture, the Iberá Seedeater differs in nesting habitat from the Tawny-bellied Seedeater (*S. hypoxantha*), its most abundant congener, and other members of the radiation. Many capuchino species, including the Iberá Seedeater, have been classified as endangered or threatened because of habitat loss and trapping for the pet trade. Further information on the breeding biology and habitat requirements of capuchinos will provide insight into the mechanisms that maintain their coexistence in sympatry and inform conservation efforts to protect this enigmatic group. Received 28 August 2017. Accepted 30 August 2018.

Key words: breeding behavior, Iberá wetlands, Neotropical birds, nesting biology, *Sporophila*.

Primera descripción del nido del capuchino *Sporophila iberensis*

RESUMEN (Spanish)—Los capuchinos del sur constituyen una rápida radiación de aves parecidas a pinzones que habitan pastizales neotropicales en la Sudamérica continental. Aunque los capuchinos son altamente simpátricos, los mecanismos que les han permitido anidar en simpatria, como el uso del microhábitat, son en su mayoría desconocidos. Proporcionamos la primera descripción del nido del capuchino *Sporophila iberensis*, una especie de semillero recientemente descubierta que anida exclusivamente en los Esteros

del Iberá en el noreste de Argentina, y comparamos sus hábitos de anidación con los de otros miembros de la radiación de capuchinos. De noviembre de 2016 a enero de 2017, localizamos y estudiamos 25 nidos de *S. iberensis*. Este capuchino construye nidos de taza abierta en marañas de pastos en los márgenes de hábitats inundados y pone en promedio dos huevos por nidada. Como otras especies de capuchinos, las hembras participan en la construcción del nido, la incubación y ambos sexos proveen a su descendencia. Pese las similitudes en la arquitectura del nido, *S. iberensis* difiere en su hábitat de anidación de aquel del capuchino *S. hypoxantha*, su congénere más abundante, y de otros miembros de esta radiación. Muchas especies de capuchino, incluida *S. iberensis*, han sido clasificadas como amenazadas o en peligro debido a la pérdida de hábitat y la captura para el tráfico de mascotas. Mayor información de la biología reproductiva y de los requerimientos de hábitat de los capuchinos nos ayudará a entender los mecanismos que mantienen la coexistencia en simpatria de este enigmático grupo e informará los esfuerzos de conservación para protegerlos.

Palabras clave: Aves neotropicales, biología reproductiva, comportamiento reproductivo, Esteros del Iberá, *Sporophila*.

The genus *Sporophila* is composed of small, sexually dimorphic passerines specialized in seed consumption that inhabit Neotropical grasslands (Meyer de Schauensee 1952). Many *Sporophila* species undergo seasonal movements linked to grass phenology (Silva 1999) and are threatened as a result of illegal trapping for the pet trade and the conversion of native grassland for agricultural use (Azpiroz et al. 2012).

A subset of the genus, known as the southern capuchino seedeaters, is thought to have undergone a recent, rapid radiation characterized by divergence in male song and plumage patterns despite a complete lack of genomic differentiation (Campagna et al. 2012, 2017). The radiation is highly sympatric, with up to 7 species co-occurring in northeastern Argentina during the breeding season (Campagna et al. 2017). Nonetheless, the mechanisms maintaining coexistence among the ecologically similar species are poorly understood. While 9 species of capuchino seedeaters were formerly recognized (Copper Seedeater [*S. bouvreuil*], Pearly-bellied Seedeater [*S. pileata*], Chestnut Seedeater [*S. cinnamomea*], Dark-throated Seedeater [*S. ruficollis*], Black-

¹ Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Colorado, Boulder, CO, USA

² Laboratorio de Biología de la Conservación, Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL, CONICET-UNNE), Corrientes, Argentina

³ Instituto de Biología Subtropical, CONICET – UnaM, Misiones, Argentina

* Corresponding author: sheela.turbek@colorado.edu

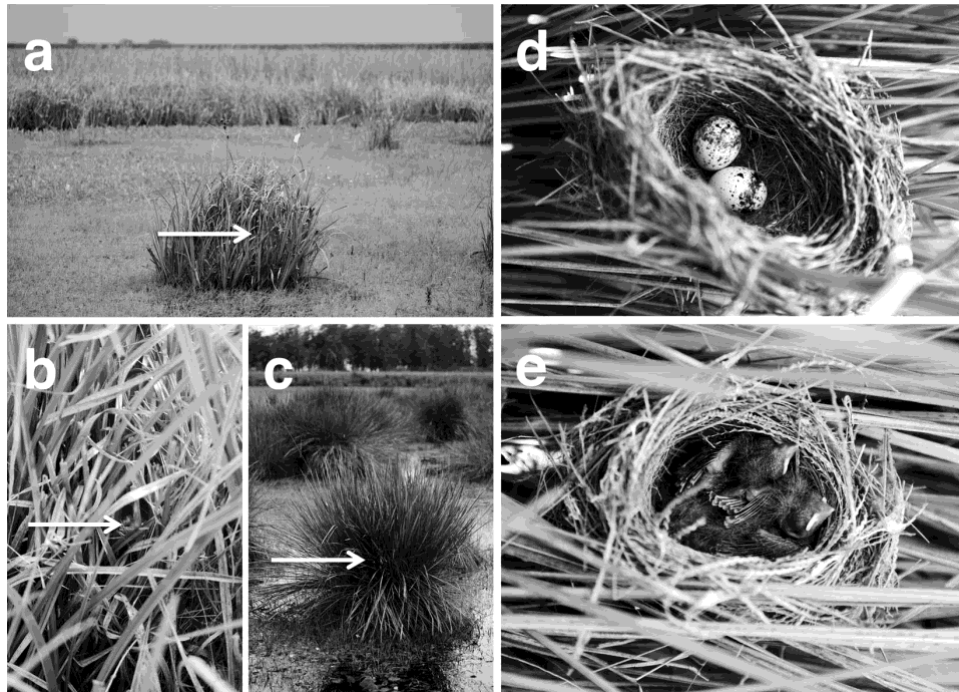


Figure 1. Nesting habitat (a–c), eggs (d), and 6 d old nestlings (e) of the Iberá Seedeater. Arrows indicate exact nest locations. The 25 nests were located in stands of *Cladium jamaicense* (a, b; “cortadera”) and *Paspalum durifolium* (c–e; “pasto azul”) in flooded grassland. (Photographs by Sheela P. Turbek)

bellied Seedeater [*S. melanogaster*], Black-and-tawny Seedeater [*S. nigrorufa*], Marsh Seedeater [*S. palustris*], Rufous-rumped Seedeater [*S. hypochroma*], and Tawny-bellied Seedeater), the Iberá Seedeater, a newly discovered species of capuchino, has recently been described on the basis of phenotypic divergence from sympatric members of the radiation (Di Giacomo and Kopuchian 2016).

Like other capuchino species, the Iberá Seedeater defends breeding territories in wet grasslands. However, its distribution is much more restricted than that of its congeners, breeding exclusively in the Iberá wetlands, a vast network of grasslands, marshes, swamps, and shallow lakes in northeastern Argentina. While locally abundant, the Iberá Seedeater has been classified as Endangered on the International Union for Conservation of Nature (IUCN) Red List as a result of its small population size and extremely limited breeding range (BirdLife International 2017). Little is known about the natural history and breeding

biology of the Iberá Seedeater, despite the importance of this information for conservation planning. Here, we describe the first nesting account of the Iberá Seedeater and compare its nest architecture, egg characteristics, and patterns of parental care to those of other members of the capuchino seedeater clade.

Methods

We studied a breeding population of Iberá Seedeaters in the San Nicolás Reserve in Iberá National Park (28°07'S, 57°26'W), located in the ecoregion of the Iberá wetlands of Corrientes, Argentina. The Iberá wetlands consist of a mixture of marshes, swamps, and shallow lakes, most of which (60%) remain permanently inundated. The Iberá Seedeater inhabits wet grasslands dominated by tall grasses, such as *Paspalum durifolium* (Poaceae) and *Andropogon lateralis* (Poaceae), which constitute the main food source of capuchi-

nos. Similar habitat is artificially created in Corrientes as a result of water retention along roads. In San Nicolás, Iberá Seed-eaters were found along drainage ditches and on the borders of vegetated marshes containing permanent water. Territories were covered in stands of *Paspalum durifolium* and dense aquatic plants in the genera *Rhynchospora* (Cyperaceae), *Thalia* (Marantaceae), *Panicum* (Poaceae), *Cyperus* (Cyperaceae), *Cladium* (Cyperaceae), and *Hymenachne* (Poaceae). Drier areas of the site were characterized by *Andropogon lateralis*, *Axonopus* grasses (Poaceae), and *Chromolaena laevigata* (Asteraceae).

From 10 November 2016 to 10 January 2017, we located 25 Iberá Seed-eater nests by following individuals with nest-building material or food for nestlings in areas defended by territorial males. Breeding individuals ($n = 20$ males, 9 females) were captured with mist-nets adjacent to the nest and color-banded prior to release. Thirteen nests (52%) were found during the nest-building period, 8 (32%) during the incubation period, and 4 (16%) during the nestling provisioning stage. Although female capuchinos are impossible to distinguish in the field, all of the males that mate-guarded and attended the nests possessed the characteristic plumage patterning and song of the Iberá Seed-eater (Di Giacomo and Kopuchian 2016). Active nests were checked every 4 d during construction and every other day following egg laying until fledging or failure. Following fledging or failure, we collected various nest measurements with a measuring tape (internal: diameter and depth; external: diameter, depth, and height above the ground), and recorded notes on the habitat surrounding each nest. Because several nests were abandoned or blown over by storms prior to completion, we were only able to measure a subset of the total number of nests found. In addition, we used calipers to measure the length and width of 6 eggs (from 3 nests). All measurements are reported as mean (SD).

Results

Nests of the Iberá Seed-eater consisted of open cups constructed from dry stems of *Andropogon* and *Axonopus* grasses that were braided horizontally and held together by spider webs and orange oothecae of spiders in the family Araneidae,

potentially to mimic the surrounding environment. Grass seeds were removed from the stems prior to construction. Although the nests lacked a distinct lining, the material inside was noticeably thinner. Iberá Seed-eaters placed their nests in isolated stands of *Paspalum durifolium* (70%), *Cladium jamaicense* (15%), or a mixture of both (15%; Fig. 1). Plants supporting the nests averaged 96.9 (SD 8.4) cm tall ($n = 9$) and were located on the margins of drainage ditches along the road or flooded grassland containing standing water. Iberá Seed-eater nests were built an average of 41.8 (6.4) cm above the ground, had an inner diameter of 4.7 (0.4) cm and depth of 3.7 (0.5) cm, and possessed an outer diameter of 6.3 (0.4) cm and depth of 4.9 (0.6) cm ($n = 10$).

The clutch size of the Iberá Seed-eater ranged from 1 to 3 eggs, with an average of 2 eggs per clutch. The oval eggs were grayish or bluish-white with light brown spots concentrated toward the wider end of the egg, and they measured 16.57 (0.30) mm by 12.28 (0.33) mm ($n = 6$; Fig. 1d). Eggs were laid on consecutive days and incubated for 11–12 d prior to hatching ($n = 4$). Females participated in nest construction and incubation, whereas both sexes assisted with nestling provisioning. Nestlings remained in the nest for 9–11 d before fledging (Fig. 1e; $n = 5$). Several color-banded breeding pairs whose first nesting attempts failed due to predation of eggs or nestlings were observed re-nesting elsewhere on the territory.

Discussion

We present the first nesting information for the recently discovered Iberá Seed-eater. Our results are largely consistent with nesting accounts of other capuchino species. Like Iberá Seed-eaters, Marsh, Rufous-rumped, Black-bellied, Dark-throated, and Tawny-bellied seed-eaters build open-cup nests in clumps of grass or herbaceous plants (Di Giacomo 2005a, Roda and López-Lanús 2008, de la Peña 2009, Rovedder and Fontana 2012, Franz and Fontana 2013, Vizentin-Bugoni et al. 2013). The nests of all 5 species are compact, composed of grass stems, and resemble Iberá Seed-eater nests in size, shape, and height above the ground. Capuchinos seem to consistently lay an average of 2 eggs per clutch (Roda and López-Lanús 2008, Rovedder and Fontana 2012, Franz

and Fontana 2013, Vizentin-Bugoni et al. 2013) and coincide in the duration of incubation and nestling provisioning periods, as well as patterns of parental care (Facchinetti et al. 2008). Although females carry out nest construction and incubation, both sexes provision offspring in various members of the genus *Sporophila* (Francisco 2006, 2009; Facchinetti et al. 2008, Medolago et al. 2016).

Additionally, the breeding seasons of capuchino species largely overlap. In San Nicolás, nesting activity for both the Tawny-bellied Seedeater and the Iberá Seedeater, the 2 most locally abundant capuchino species on the study site, peaked in November–December. Nesting rates for both species seemed to slow in early January, when San Nicolás was hit with heavy rains; however, the breeding season of the Iberá Seedeater may extend until late February or March, when many capuchinos are thought to depart from the breeding grounds on migration (Ridgely and Guy 1989, Areta and Repenning 2011). Indeed, sightings of the Iberá Seedeater have been reported in the Iberá wetlands from early October to mid-March (Di Giacomo and Kopuchian 2016), which coincides with the breeding seasons of other migratory capuchino species (de la Peña 2009, Rovedder and Fontana 2012, Franz and Fontana 2013, Vizentin-Bugoni et al. 2013).

Despite many similarities between the Iberá Seedeater and other members of the capuchino radiation, our findings reveal subtle differences in nesting habitat from some of its sympatric congeners, particularly the locally abundant Tawny-bellied Seedeater. In Formosa, Argentina, and southern Brazil, the Tawny-bellied Seedeater generally nests in small shrubs in the family Asteraceae that grow in relatively dry grasslands (Di Giacomo 2005a, Franz and Fontana 2013). Likewise, in San Nicolás, the Tawny-bellied Seedeater constructs nests in *Andropogon lateralis* (Poaceae) and *Chromolaena laevigata* (Asteraceae), 2 plant species found in drier habitat in the Iberá wetlands. While both capuchinos are often observed foraging on the same plants, the Iberá Seedeater consistently breeds in wetter areas of the landscape, with nest sites in flooded grasslands.

The habitat requirements of the Iberá Seedeater also differ from those of other capuchino species occasionally observed near San Nicolás. For example, the Dark-throated Seedeater preferentially breeds in caraguatal-cardal, a type of dry grassland

habitat characterized by large stands of sawgrass known as caraguatá (*Eryngium horridum*; Areta et al. 2011), and places its nests in a variety of broad-leaved herbaceous plants, such as clover and thistles (de la Peña 2009; A. G. Di Giacomo, Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, pers. comm.). Similarly, the Rufous-rumped Seedeater reportedly nests in *Cirsium vulgare*, an exotic species of thistle largely absent from waterlogged habitat (Roda and López-Lanús 2008). Of the overlapping capuchino species, the Marsh Seedeater, which nests on the margins of marshes in clumps of native grasses and broad-leaved herbaceous plants, seems to possess the most similar nesting habits to those of the Iberá Seedeater (Vizentin-Bugoni et al. 2013). Although habitat segregation has long been proposed as a potential isolating mechanism promoting phenotypic divergence in capuchino seedeaters (Sick 1967, Areta et al. 2011), the habitat preferences of many capuchino species remain poorly understood. Further studies are necessary to quantify and compare habitat requirements across the capuchino radiation. Nonetheless, these findings hint at a degree of microhabitat specialization that may contribute to reproductive isolation among the sympatric species.

Capuchino seedeaters and other members of the genus *Sporophila* are highly susceptible to anthropogenic disturbance because they rely on grassland habitat that is rapidly being converted for agricultural use (Azpiroz et al. 2012). In north-eastern Argentina, they generally co-occur with populations of other threatened grassland species, such as the Strange-tailed Tyrant (*Alectrurus risora*), Black-and-white Monjita (*Xolmis dominicanus*), and Saffron-cowled Blackbird (*Xanthopsar flavus*; Di Giacomo et al. 2010). As a result, capuchinos are often used as indicator species to detect conservation sites, such as Important Bird Areas (IBAs; Di Giacomo et al. 2005b). Additional information on the ecology and breeding biology of these evolutionarily enigmatic species will facilitate the development of effective conservation initiatives.

Acknowledgments

We are grateful to the Dirección de Parques y Reservas de la Provincia de Corrientes and The Conservation Land Trust for allowing us to work in the Reserva San Nicolás. We would like to thank C. Kopuchian for logistical assistance, N. Got, F. S. Gavier, and A. Moreira for their help and

company in the field, and R. Safran for her support. Funding for this project was provided by the Neotropical Grassland Conservancy, a National Science Foundation Graduate Research Fellowship to SPT, and an ANPCyT (PICT2014-3397) grant to ASDG.

Literature cited

- Areta JI, Noriega JI, Pagano L, Roesler I. 2011. Unraveling the ecological radiation of the capuchinos: Systematics of Dark-throated Seedeater *Sporophila ruficollis* and description of a new dark-collared form. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 131:4–23.
- Areta JI, Repenning M. 2011. Systematics of the Tawny-bellied Seedeater (*Sporophila hypoxantha*). I. Geographic variation, ecology, and evolution of vocalizations. *Condor* 113:664–677.
- Azpiroz AB, Isacch JP, Dias RA, Di Giacomo AS, Fontana CS, Palarea CM. 2012. Ecology and conservation of grassland birds in southeastern South America: A review. *Journal of Field Ornithology* 83:217–246.
- Birdlife International. 2017. Species factsheet: *Sporophila iberaensis*. Cambridge (UK): Birdlife International [cited 8 Jun 2017]. <http://www.birdlife.org>
- Campagna L, Benites P, Loughheed SC, Lijtmaer DA, Di Giacomo AS, et al. 2012. Rapid phenotypic evolution during incipient speciation in a continental avian radiation. *Proceedings of the Royal Society B* 279:1847–1856.
- Campagna L, Repenning M, Silveira LF, Fontana CA, Tubaro PL, Lovette IJ. 2017. Repeated divergent selection on pigmentation genes in a rapid finch radiation. *Science Advances* 3:1–12.
- de la Peña MR. 2009. Observaciones sobre la biología y situación del Capuchino Canela (*Sporophila hypoxantha*) y el Capuchino Garganta Café (*Sporophila ruficollis*) en áreas del espinal del Departamento Las Colonias, Provincia de Santa Fé, Argentina [Observations of the biology and location of the Tawny-bellied Seedeater (*Sporophila hypoxantha*) and the Dark-throated Seedeater (*Sporophila ruficollis*) in areas of espinal in the Department of Las Colonias, Santa Fé Province, Argentina]. *Biológica* 10:62–63. Spanish.
- Di Giacomo AG. 2005a. Aves de la Reserva El Bagual [Birds of the El Bagual Reserve]. In: Di Giacomo AG, Krapovickas SF, editors. *Historia Natural y Paisaje de la Reserva El Bagual*. Temas de Naturaleza y Conservación 4. Buenos Aires (Argentina): Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata; p. 203–465. Spanish.
- Di Giacomo AS. 2005b. Áreas Importantes para la conservación de las aves en Argentina: Sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad [Important Bird Areas for the conservation of birds in Argentina: Priority sites for the conservation of biodiversity]. *Temas de Naturaleza y Conservación* 5. Buenos Aires (Argentina): Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata. Spanish.
- Di Giacomo AS, Kopuchian C. 2016. Una nueva especie de capuchino (*Sporophila*: Thraupidae) de los Esteros del Iberá, Corrientes, Argentina [A new species of capuchino (*Sporophila*: Thraupidae) of the Esteros del Iberá, Corrientes, Argentina]. *Nuestras Aves* 61:3–5. Spanish.
- Di Giacomo AS, Vickery PD, Casañas H, Spitznagel OA, Ostrosky C, et al. 2010. Landscape associations of globally threatened grassland birds in the Aguapey River Important Bird Area, Corrientes, Argentina. *Bird Conservation International* 20:62–73.
- Facchinetti C, Di Giacomo AG, Reboresda JC. 2008. Parental care in Tawny-bellied (*Sporophila hypoxantha*) and Rusty-collared (*S. collaris*) seedeaters. *Wilson Journal of Ornithology* 120:879–883.
- Francisco MR. 2006. Breeding biology of the Double-collared Seedeater (*Sporophila caerulea*). *Wilson Journal of Ornithology* 118:85–90.
- Francisco MR. 2009. First description of nests and eggs of the White-bellied Seedeater (*Sporophila leucoptera*). *Wilson Journal of Ornithology* 121:628–630.
- Franz I, Fontana CS. 2013. Breeding biology of the Tawny-bellied Seedeater (*Sporophila hypoxantha*) in southern Brazilian upland grasslands. *Wilson Journal of Ornithology* 125:280–292.
- Medolago CAB, Ubaid FK, Francisco MR, Silveira LF. 2016. Description of the nest and eggs of the Great-billed Seed-Finch (*Sporophila maximiliani*). *Wilson Journal of Ornithology* 128:638–642.
- Meyer de Schauensee R. 1952. A review of the genus *Sporophila*. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 104:153–196.
- Ridgely RS, Guy T. 1989. The birds of South America: Volume 1: The oscine passerines. Austin (TX): University of Texas Press.
- Roda MÁ, López-Lanús B. 2008. The range of Rufous-rumped Seedeater *Sporophila hypochroma* extends to the Pampas region of Argentina, with the first nests of the species. *Cotinga* 30:61–62.
- Rovedder CE, Fontana CS. 2012. Nest, eggs, and nest placement of the Brazilian endemic Black-bellied Seedeater (*Sporophila melanogaster*). *Wilson Journal of Ornithology* 124:173–176.
- Sick H. 1967. “Bico de Ferro” - overlooked seedeater from Rio de Janeiro (*Sporophila*, Fringillidae, Aves). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 39:307–314.
- Silva JMC. 1999. Seasonal movements and conservation of seedeaters of the genus *Sporophila* in South America. *Studies in Avian Biology* 19:272–280.
- Vizentin-Bugoni J, Areta JI, Di Giacomo AG, Di Giacomo AS, Jacobs F, et al. 2013. Breeding biology and conservation of the Marsh Seedeater *Sporophila palustris*. *Bird Conservation International* 23:147–158.

Apéndice D. Artículo publicado en Ibis



doi: 10.1111/ibi.13202

Variation in mesopredator abundance and nest predation rate of the endangered Strange-tailed Tyrant (*Alectrurus risora*)

MELANIE BROWNE,*¹  CONSTANZA PASIAN,¹ ALEJANDRO G. DI GIACOMO,² MARIO S. DI BITETTI^{3,4,5} & ADRIÁN S. DI GIACOMO¹

¹Laboratorio de Biología de la Conservación, Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL-CONICET), Corrientes, Argentina

²Departamento de Conservación, Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Matheu 1246, Buenos Aires, C1249AAB, Argentina

³Instituto de Biología Subtropical (IBS), Universidad Nacional de Misiones (UNaM) – CONICET, Bertoní 85, Puerto Iguazú, Misiones, Argentina

⁴Asociación Civil Centro de Investigaciones del Bosque Atlántico (CelBA), Bertoní 85, Puerto Iguazú, Misiones, Argentina

⁵Facultad de Ciencias Forestales, UNaM, Bertoní 124, Eldorado, Misiones, Argentina

Nest predation is the main cause of nest failure in passerine birds and thus is a key determinant of breeding traits. Accordingly, nest predator community composition and abundance modulate nest predation rates. When top predators are absent, mesopredator populations may become unchecked, which in turn increases the predation pressure on their prey species. We evaluated whether nest predator abundance and breeding traits of an endangered grassland bird, the Strange-tailed Tyrant *Alectrurus risora*, differed between two protected areas: Iberá National Park (INP), where top predators have been extinct for 50 years, and Reserva El Bagual (REB), where Pumas *Puma concolor* still have a stable population. We measured abundances of potential nest predator species and during the 2015–2018 breeding seasons we monitored Strange-tailed Tyrant nests and set camera traps to identify nest predators. Mesopredator abundance was higher in INP, and foxes were identified as the main nest predators. Nest predation rate was also higher in INP, where the daily nest predation rate and cumulative probability of nest predation were 0.05 ± 0.006 and 0.81, whereas in REB they were 0.04 ± 0.004 and 0.70, respectively. The 10-fold higher frequency of fox records in INP could explain the higher nest predation rate observed, suggesting that the extinction of top predators may increase nest predation rates of endangered grassland birds in protected areas through release of native mesopredator species. The lower nest predation observed in REB was compensated for by a higher nest abandonment rate, which resulted in a similar fledgling production in the two study sites. Clutch size, hatching success and number of nestlings did not differ between study sites. The low breeding success recorded for this endangered species despite its populations being in protected areas of high conservation value is alarming given the global decline that grassland bird populations are facing.

Keywords: breeding biology, camera trap, mesopredator release, nest concealment, nest predators, subtropical grasslands.

*Corresponding author.
Email: melaniebrowne.mb@gmail.com

Habitat loss is one of the main drivers of biodiversity decline, and grasslands are among the most imperilled ecosystems due to their alarming loss and degradation rates (Hoekstra *et al.* 2005,

Watson *et al.* 2016). As a result, grassland birds are suffering negative population trends worldwide (Azpiroz *et al.* 2012). Subtropical grasslands are among the ecosystems suffering the highest rates of habitat conversion and, as a consequence, 22 bird species of southeastern South American grasslands are globally threatened or near-threatened with extinction (Azpiroz *et al.* 2012, Watson *et al.* 2016).

The main cause of nest failure in many passerine birds is nest predation, making it a key modulator of avian life history traits (Ricklefs 1969, Martin 1995). Birds seek to minimize the risk of nest failure by selecting both nest-sites that are concealed from potential predators and nest substrates that impede predation (Martin & Roper 1988, Schmidt & Whelan 1999, Misenhelter & Rotenberry 2000). Nest predation probability may also increase with nest age, as increasing adult and nestling activity risk betraying the nest position to potential predators (Skutch 1949). Hence, birds may respond to an increase in nest predation risk by switching their nest-site choice in favour of better concealed sites and regulating their behaviour by reducing activity at the nest (Skutch 1949, Fontaine & Martin 2006, Zanette *et al.* 2011). Breeding traits such as clutch size and fledgling production can also be reduced by an increase in nest predation risk (Zanette *et al.* 2011, Dillon & Conway 2018). The influence of nest predation on annual breeding success is conditioned by breeding season length and re-nesting intervals, which determine the number of breeding attempts (Roper *et al.* 2010). Nest predation may therefore regulate multiple breeding traits of birds.

Nest predation is also modulated by nest predator community composition and predator abundance (Schmidt 2003, Roos *et al.* 2018). Habitat fragmentation, the extinction or suppression of top predators and the introduction of exotic species may increase nest predator densities (Roos *et al.* 2018, Saggiomo *et al.* 2021). The mesopredator release hypothesis states that the decline or extinction of top predator populations may trigger an increase in mesopredator abundance (Soulé *et al.* 1988, Crooks & Soulé 1999). As mesopredator abundance increases, the predation rate on their prey is also expected to increase. For example, mesopredator release has been reported to negatively impact bird populations, sometimes even leading to local extinctions (Soulé *et al.* 1988, Crooks & Soulé 1999, Schmidt 2003,

Jiménez *et al.* 2019, Rees *et al.* 2019), through increasing nest predation rates and reducing breeding success (Rogers & Caro 1998, Ritchie & Johnson 2009, Ortega *et al.* 2021).

Northeastern Argentina's grasslands are being transformed by intensification of cattle grazing and afforestation (Viglizzo *et al.* 2011, Azpiroz *et al.* 2012). In addition, Jaguars *Panthera onca* and Pumas *Puma concolor* have been the subject of persecution due to conflict with livestock management, resulting in the extinction of the former and a population reduction of the latter in northeastern Argentina's grasslands (Graham *et al.* 2005, Quiruga *et al.* 2014, 2016, Di Bitetti *et al.* 2016). Simultaneously, the Strange-tailed Tyrant *Alectrurus risora*, an endemic grassland species that nests in tallgrass tussocks and occurs primarily in northeastern Argentina and southeastern Paraguay, has suffered an estimated 90% reduction in its range in Argentina (Di Giacomo & Di Giacomo 2004, Di Giacomo *et al.* 2011). This drastic range reduction and the threat that habitat conversion poses for its remaining natural habitat has led the species to be categorized as globally Vulnerable (BirdLife International 2016).

The main goal of this study was to evaluate if differences in the breeding biology of the Strange-tailed Tyrant in grasslands of high conservation value are associated with differences in predator abundance and predation rate. Given that one of our study sites has a stable Puma population but top predators are locally extinct in the other area, we studied the nest predator community to evaluate whether nest predator abundance increased where top predators were absent and whether this variation in nest predator abundance could be associated with differences in the Strange-tailed Tyrant's breeding biology. We first evaluated differences in the abundance of potential nest predators, including carnivorous mammals, raptors and snakes, in both study areas. Next, we compared the breeding biology of the Strange-tailed Tyrant in the two areas, to determine whether its breeding phenology, breeding parameters (i.e. clutch size, hatching success, number of nestlings and fledgling production), nest predation rate, daily nest survival rate and nest concealment differed between them. We predicted a higher abundance of mesopredators with negative effects on the breeding biology of the Strange-tailed Tyrant in the study area where top predators are extinct.

METHODS

Study area

The study was conducted in Portal San Nicolás (28.1282°S, 57.4346°W; 16 780 ha) in Iberá National Park (INP), located in the province of Corrientes, and in Reserva El Bagual (REB; 28.1869°S, 58.8550°W; 3300 ha), located in the province of Formosa, Argentina (Fig. 1). Jaguars have been extinct in Corrientes for over 50 years and Pumas are mostly absent or extremely rare whereas, in Formosa, Puma populations are still stable and Jaguars, even though rare, are also present (Di Giacomo & Krapovickas 2005, Quiroga *et al.* 2014, 2016, Di Bitetti *et al.* 2016). Both protected areas are in the humid Chaco ecoregion (Oyarzabal *et al.* 2018). The landscapes of the study areas are physiognomically similar and consist of open savannas with gradual slopes that result in seasonally flooded grasslands in the lowlands and drained grasslands in the uplands. Uplands are dominated by *Andropogon lateralis* in INP, and by *Imperata brasiliensis* and *A. lateralis* in REB (Carnevali 1994, Di Giacomo & Krapovickas 2005). Lowlands are dominated by *Paspalum durifolium* in INP and by *Paspalum intermedium* and *Sorghastrum setosum* in REB (Carnevali 1994, Di Giacomo & Krapovickas 2005). Both study sites support stable Strange-tailed Tyrant populations.

Nest predator surveys

We surveyed the occurrence of mammals, raptors and snakes in both study sites. To evaluate medium- and large-sized mammal occurrences (O'Connell *et al.* 2011), we set 27 camera-trap stations in each study area between March and July 2015, with a minimum nearest-camera distance of 800 m. The mammal abundance survey did not coincide with the Strange-tailed Tyrant breeding season because the camera traps were used during that period to detect nest predators (see below). Even though we did not conduct the mammal survey during the study species' breeding season, we considered the data likely to be representative of mammal abundance throughout the year as we used scented bait to attract predators and so eliminated possible differences in daily activity patterns. In addition, we have no evidence of strong interannual or seasonal fluctuations of

medium- and large-sized mammal populations at our study sites. We used Reconyx HyperFire HC500 cameras baited with perforated tuna cans to attract carnivorous species, as described by Di Bitetti *et al.* (2009). Cameras were set to take three pictures per trigger, with a picture interval of 1 s and a quiet period of 3 min. We replaced bait, batteries and memory cards every 10 days. Cameras were simultaneously active in both sites and sampling was divided into two stages, with half of the stations active during March–April and the other half during May–June.

We conducted raptor surveys during the 2017 Strange-tailed Tyrant breeding season by fixing six and two 1-km-long transects across internal roads in INP and REB, respectively (Ralph *et al.* 1993). Transects were separated by a minimum distance of 500 m. We visited each transect on four occasions at both sites and recorded all raptor species and the number of individuals observed within a radius of 100 m from the observer.

We sampled snakes by setting six array traps in each study site, during the 2017 breeding season. We built array traps following the design proposed by Leynaud and Bucher (2005) with 8-m-long legs. Array traps were separated by a minimum distance of 600 m. The traps were active in both sites for 42 consecutive days and we conducted daily visits to check for contents, identify captured individuals and immediately release them.

We only included in the analysis mammals of the order Carnivora (the only order with confirmed nest predators), and raptor and snake species that were confirmed to be potential nest predators either during our study (i.e. we registered a predation event) or by bibliographic references on nest predators of Neotropical grassland birds (Di Giacomo & Krapovickas 2005, Menezes & Marini 2017), hereafter referred to as mammals, raptors or snakes. Four camera-trap stations suffered technical problems and were discarded from the analyses, resulting in 26 stations in INP and 24 in REB. Sampling effort was 1686 camera-trap days in INP and 1834 camera-trap days in REB. We identified photographed mammals to species level and considered records of the same species as independent if more than 12 h elapsed between successive pictures. We computed the frequency of mammal records as the number of records per station divided by the number of days the station was active (Di Bitetti *et al.* 2009).

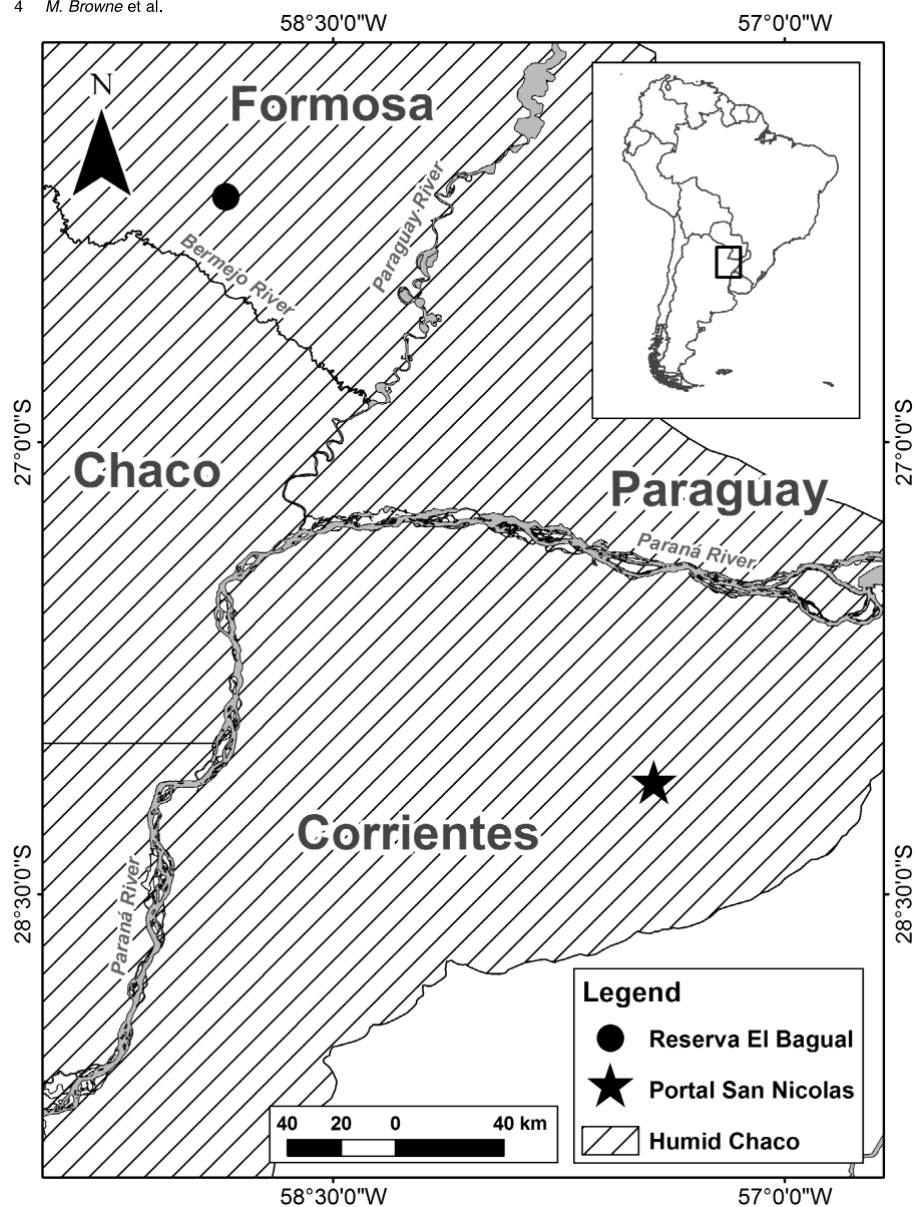


Figure 1. Location of the study sites, Portal San Nicolás (Iberá National Park, INP), located in the province of Corrientes, and Reserva El Bagual (REB), located in the province of Formosa, northeastern Argentina.

Nest searches and monitoring

We conducted searches for Strange-tailed Tyrant nests during four consecutive breeding seasons in September–December 2015–2018. In both protected areas we concentrated searches in grassland patches of ~60 ha. We found and monitored 270 nests (98 in INP, 172 in REB). The study species is sexually dimorphic and has a socially polygynous mating system (Di Giacomo *et al.* 2011). We identified territories by observing the flight displays of males and then focused on female behavioural cues for nest searches as only females construct the nest, incubate and provision nestlings (Di Giacomo *et al.* 2011). We located nests during the nest building, incubation or building stages and georeferenced them with a Garmin GPS device (Garmin International, Olathe, KS, USA). We checked nest contents every 2–4 days (i.e. we concentrated nest visits near to hatching and fledging dates) until nest fate was determined (Martin & Geupel 1993). When nest activity concluded, we identified the nest substrate species.

We set Reconyx HyperFire HC500 camera traps (Reconyx, Holmen, WI, USA), previously cleaned with alcohol to reduce human scent, during both the incubation and nestling periods, at a minimum distance of 1 m from the nest to identify nest predators. We monitored 71 nests in INP and 29 nests in REB. Camera traps were programmed to take three pictures per trigger, with a picture interval of 1 s and no quiet period.

Nest concealment

We measured nest concealment of 39 nests in INP and 29 nests in REB by photographing 13-cm-wide discs (i.e. the maximum outer diameter of nests) in 2017 and 2018. Discs consisted of a grid of 1-cm² squares and were placed above the nest and on its side to determine overhead and lateral nest concealment, respectively (Davis 2005). We took photographs of the discs at 1 m from the nest in both orientations (Supporting Information, Fig. S1). If the position of the nest was altered by the predator, we did not take photographs. We estimated nest concealment as 1–*p* (where *p* is the proportion of exposed squares) such that well-concealed nests received the highest scores (Davis 2005).

Breeding parameters

We defined clutch size as the number of eggs laid, discarding nests that were predated or abandoned before laying was completed. We assessed hatching success only for nests that were found during incubation, that survived until the nestling phase and for which the number of chicks remained constant on two consecutive visits. We estimated fledgling production as the number of chicks that successfully fledged per nest (i.e. per breeding attempt) considering both successful and unsuccessful nests.

Statistical analysis

Potential nest predator frequency of records

To compare mammal frequency of records between study sites, we used zero-inflated generalized linear models (GLMs) with γ distribution when a mammal species was recorded in both study sites. Zero-inflated models comprise a zero-inflation model that describes the probability of observing an extra zero that is not generated by the conditional model using a logit link function, and a conditional model that describes the frequency observed using a γ distribution with an inverse link function. In this way, the zero-inflated model indicates whether the species had a higher probability of being recorded in a given study site, whereas the conditional γ model accounts for differences in the frequency observed among sites considering the number of zeros that are expected according to the error distribution. The response variable for the zero-inflated GLM with γ distribution was the frequency of mammal records at each station and the explanatory variable was study site. When a mammal species was only recorded in one study site, we applied a GLM with binomial distribution and a logit link function, where the response variable was the presence/absence of the mammal predator species at each station, in order to test whether the difference in probability of occurrence was statistically significant. We also checked for differences in the frequency of raptor records between study sites with a GLM with binomial distribution and a logit link function. The response variable was the presence/absence of the raptor predator species per transect over all four visits. We could not subject the data for snakes to statistical analysis because only three captures were made.

Breeding parameters and nest initiation

We tested for differences between study sites in hatching success using a generalized linear mixed model with binomial distribution and logit link function. The response variable was the success or failure of hatching for each egg, and we included nest ID as a random effect to account for the fact that eggs were clustered within nests. As data presented under-dispersion, we analysed the influence of the study sites on clutch size, number of nestlings and number of fledglings, using linear models with a normally distributed error (McDonald & White 2010). We used a chi-squared test of homogeneity to determine if the nest initiation pattern (i.e. the percentage of nest attempts throughout the breeding season) and nest substrate use differed between study sites.

Nest survival and predation rates

We estimated daily nest survival rate (DSR) and daily nest predation rate with the nest survival model in Program MARK (White & Burnham 1999). We excluded from these analyses 24 nests that were abandoned before egg-laying began. Daily nest predation rate (DSR_p) was estimated considering successful and abandoned nests as not predated and calculating daily nest predation rate as $1 - DSR_p$. We calculated nest initiation dates by backdating to the egg-laying stage when nests were found during incubation and successfully hatched. For nests that were found and failed during incubation or nestling stages, we estimated nest age by assuming that the observed period was halfway between the end of laying and hatching or by estimating nestling age, respectively, and backdating accordingly (Dominguez et al. 2015). The egg-laying period was considered to last 3 days, the incubation period 17 days and the nestling period 12 days (Di Giacomo et al. 2011). We calculated nest survival and nest predation probabilities as DSR^t and $1 - DSR_p^t$, respectively, where t was 32 days, which is the length of the Strange-tailed Tyrant's nest cycle (Di Giacomo et al. 2011).

We used Program MARK to test the effects of several factors that could affect daily nest survival and predation rates. For analyses of both nest survival and predation rates, we built candidate models with different combinations of four nest variables: (1) year, (2) a linear trend for the time of breeding (days elapsed since the start of the breeding season, defined as the earliest egg-laying

date registered, i.e. 5 September), (3) nest age (days elapsed since the laying of the first egg at day 0) and (4) study site (i.e. INP and REB). We included year and a linear trend for time of breeding to account for interannual and within-year changes in weather patterns and predator communities (Dinsmore & Dinsmore 2007). We included nest age to account for the expected increase in predation risk following hatching (Skutch 1949). We used the Akaike information criterion corrected for small sample sizes (AIC_c) to select the best fit models from the suite of candidate models constructed by combining the variables that had more support than the null-hypothesis model of constant survival, $S(\cdot)$ in MARK notation (Burnham & Anderson 2002). If more than one model had a ΔAIC_c less than 2, we selected the one that had the lowest number of parameters and calculated Akaike weights (w_i) to measure the relative support of the models considered (Arnold 2010).

Nest concealment

We used Mann–Whitney U tests to test for differences in nest concealment between successful and predated nests from the overhead and lateral views between study sites and between successful and predated nests.

Unless otherwise specified, we performed all analyses with R 3.6.2 (R Core Team 2019) and used the package *glmmTMB* for a zero-inflated GLM with γ distribution (Brooks et al. 2017). We set significance levels at $P < 0.05$ and express results as mean $\pm$ standard deviation (sd).

RESULTS

Nest predator surveys

We did not record top predators in INP, but recorded Pumas three times at three different camera-trap stations in REB. We recorded four mammal nest predator species in INP and five in REB (Table 1). The frequency of mammal records per camera trap per day was significantly higher in INP than in REB; and INP had a higher probability of mammal presence than REB (Table 1). The nest predator with the highest number of records was the Crab-eating Fox *Cerdocyon thous*, which was more frequently recorded and had a significantly higher probability of presence in INP than in REB (Table 1). The Pampas Fox *Lycalopex gymnocercus* was the second most frequently observed

predator and was also significantly more frequently recorded in INP than in REB (Table 1). The frequency of records for both fox species taken together was 10 times higher in INP than in REB, with values of 0.30 and 0.03, respectively. The Maned Wolf *Chrysocyon brachyurus* and Geoffroy's Cat *Leopardus geoffroyi* were only recorded in REB (Table 1). The probability of presence and abundance of Crab-eating Raccoon *Procyon cancrivorus* and Lesser Grison *Galictis cuja* did not differ significantly between study sites (Table 1).

The overall frequency of raptor records was greater in REB than in INP, with two species identified in INP and seven in REB (Table 1). The frequency of records of raptor species did not significantly differ between sites, yet they tended to be less frequently recorded in INP than in REB, except for the Long-winged Harrier *Circus buffoni* and Chimango Caracara *Milvago chimango*, which were only recorded in INP (Table 1).

All snake records occurred in INP, where two Patagonia Green Racers *Philodryas patagoniensis* and one Lichtenstein's Green Racer *Philodryas olfersii* were captured. Average body mass for identified predators is given in Supporting Information Table S1.

Breeding parameters

The nest initiation pattern of Strange-tailed Tyrants differed between sites ($\chi^2 = 27.7$, $P = 0.001$). It peaked 1 month earlier in INP (in the second half of September) than in REB (in the second half of October, Fig. 2). Similarly, nest initiation ended in early December in INP but in late December in REB (Fig. 2).

Breeding parameters did not differ between study sites. Clutch size averaged 2.94 ± 0.41 (range 2–4, $n = 71$) in INP and 2.88 ± 0.42 (range 2–4, $n = 120$, $t = 1.10$, $P = 0.27$) in REB. Hatching

Table 1. Potential nest predator frequency of records in Reserva El Bagual (REB; top predators present) and Iberá National Park (INP; top predators absent), Argentina, and summary statistics.

Species	Common name	REB	INP	$z(a)$	$P(a)$	$z(b)$	$P(b)$
Mammals							
<i>Cerdocyon thous</i>	Crab-eating Fox	2.0 (47)	13.6 (354)	–2.08	0.04	–3.63	2.79e-4
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	Maned Wolf	0.7 (17)	0 (0)	–1.56	0.12		
<i>Lycalopex gymnocercus</i>	Pampas Fox	0 (0)	5.7 (147)	3.11	1.89e-3		
<i>Leopardus geoffroyi</i>	Geoffroy's Cat	0.5 (11)	0 (0)	–0.71	0.48		
<i>Galictis cuja</i>	Lesser Grison	0.1 (3)	0.2 (5)	–1.47	0.14	–0.29	0.77
<i>Procyon cancrivorus</i>	Crab-eating Raccoon	1.1 (27)	0.3 (8)	1.45	0.15	1.42	0.16
Total		4.4 (105)	19.8 (514)	–4.11	3.95e-5	–1.99	0.04
Raptors							
<i>Rupornis magnirostris</i>	Roadside Hawk	0.5 (1)	0 (0)	–0.003	0.99		
<i>Circus buffoni</i>	Long-winged Harrier	2.0 (4)	0.5 (3)	0.003	0.99		
<i>Buteo albicaudatus</i>	White-tailed Hawk	2.5 (5)	0 (0)	–0.003	0.99		
<i>Heterospizias meridionalis</i>	Savanna Hawk	1.0 (2)	0 (0)	–0.003	0.99		
<i>Milvago chimango</i>	Chimango Caracara	0 (0)	2.3 (14)	0.003	0.99		
<i>Milvago chimachima</i>	Yellow-headed Caracara	1.0 (2)	0 (0)	–0.003	0.99		
<i>Falco femoralis</i>	Aplomado Falcon	1.0 (2)	0 (0)	–0.003	0.99		
<i>Falco sparverius</i>	American Kestrel	4.0 (8)	0 (0)	–0.003	0.99		
Total		12.0 (24)	2.8 (17)	–2.14	0.03		

Mammal frequency of records is expressed as the number of records per station divided by the number of days the station was active and raptor frequency of records as the number of records per transect; total number of records are expressed in parentheses. In the models, the response variables are: mammal frequency of records expressed as the number of records per station divided by the number of days the station was active for mammals present in both sites and as presence/absence per camera station for mammal species present in one study site and presence/absence per transect for raptors. Models applied: γ zero-inflated GLM for Crab-eating Fox, Lesser Grison, Crab-eating Raccoon and overall mammal frequency of records. $z(a)$ represents z value of conditional γ model, $P(a)$ represents P value of conditional γ model, $z(b)$ represents z value of zero-inflated model, and $P(b)$ represents P value of zero-inflated model. For the remaining mammal species which occurred in only one study area and for raptors, a binomial GLM test (z , z value; P , P value) tests whether the difference in probability of occurrence between study areas is statistically significant. Highest frequencies are highlighted in bold when significant.

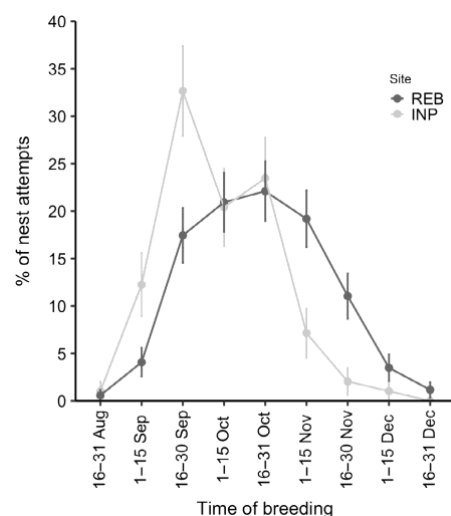


Figure 2. Percentage of nest attempts by female Strange-tailed Tyrants during the breeding seasons of 2015–2018 in Reserva El Bagual (REB) and Iberá National Park (INP, $n = 270$ nests), Argentina. Error bars are standard errors.

success averaged 0.87 ± 0.17 ($n = 39$) in INP and 0.91 ± 0.18 ($n = 59$, $z = -1.54$, $P = 0.13$) in REB. Number of nestlings averaged 2.55 ± 0.61 (range 1–4, $n = 49$) in INP and 2.66 ± 0.65 (range 1–4, $n = 73$, $t = -0.91$, $P = 0.37$) in REB. We observed brood reduction in two nests in INP and in eight nests in REB. Fledgling production was 0.52 ± 1.10 chicks per breeding attempt in INP (range 1–4, $n = 95$) and 0.64 ± 1.16 per breeding attempt in REB (range 1–4, $n = 151$, $t = 0.39$, $P = 0.39$). Only 21% and 27% of nests where egg-laying began successfully fledged nestlings in INP and REB, respectively. The causes of nest failure were predation and abandonment. Nest predation was responsible for 88% and 75% of nest failure once egg-laying began in INP and REB, respectively, whereas 12% and 25% were abandoned in INP and REB, respectively. Nest substrate use differed between study sites ($\chi^2 = 180.6$, $P = 0.0005$). The Strange-tailed Tyrant was observed to build its nests on *A. lateralis* ($n = 88$), *P. durifolium* ($n = 1$), *Schizachyrium* spp. ($n = 1$) and on an unidentified species ($n = 3$) in INP and on *A. lateralis* ($n = 27$), *P. intermedium* ($n = 37$) and *I. brasiliensis* ($n = 108$) in REB.

Nest survival and predation rates

When analysing the variables that determined nest survival, we discarded site and year from model building because they performed worse than the null-hypothesis model, and built candidate models with time of breeding and nest age variables. The most parsimonious model included only the variable nest age (Table 2). DSR decreased with nest age ($\beta = -0.05$; 95% CI -0.06 to -0.03). The average DSR was 0.95 ± 0.004 ($n = 246$) and the cumulative probability of nest survival was 0.18. The DSRs were 0.94 ± 0.006 ($n = 95$) and 0.95 ± 0.005 ($n = 151$), with cumulative probabilities of 0.15 and 0.20, in INP and REB, respectively.

When considering the factors that influenced daily nest predation rate, models that included time of breeding, nest age and site performed better than the null-hypothesis model. We discarded year from model building because it performed worse than the constant survival model. The most parsimonious model, and the only one with a ΔAIC_c less than 2, included the variables time of breeding, nest age and site (i.e. INP or REB, Table 3). Nest predation rate increased as time of breeding and nest age advanced ($\beta = -0.01$; 95% CI -0.02 to -0.003 and $\beta = -0.05$; 95% CI -0.07 to -0.03 , respectively) and was higher in INP than in REB ($\beta = -0.44$; 95% CI -0.80 to -0.08 ; Fig. 3). The daily nest predation rate was 0.05 ± 0.006 ($n = 95$) and 0.04 ± 0.004 ($n = 151$), with cumulative values of 0.81 and 0.70, in INP and REB, respectively.

Table 2. Support for models predicting daily survival rate of Strange-tailed Tyrant nests throughout four breeding seasons from 2015 to 2018 in Iberá National Park and Reserva El Bagual, Argentina ($n = 246$).

Model	ΔAIC_c	k	w_i
$S(T + \text{Nest age})$	0.0 ^a	3	0.67
$S(\text{Nest age})$	1.4	2	0.33
$S(T)$	19.2	2	0.00
$S(\cdot)$	25.5	1	0.00
$S(\text{Site})$	26.1	2	0.00
$S(\text{Year})$	29.5	4	0.00

AIC_c , Akaike's information criterion corrected for small sample size; ΔAIC_c , difference in AIC_c relative to the best model; k , number of parameters; T , linear term for time of breeding; w_i , model weight. ^a $AIC_c = 1063.7$.

Table 3. Support for models predicting daily nest predation rate of Strange-tailed Tyrant nests throughout four breeding seasons from 2015 to 2018 in Iberá National Park and Reserva El Bagual, Argentina ($n = 246$).

Model	ΔAIC_c	k	w_i
S (Nest age + T + Site)	0.0 ^a	4	0.78
S (Nest age + T)	3.6	3	0.13
S (Nest age + Site)	5.3	3	0.05
S (Nest age)	5.8	2	0.04
S (T + Site)	24.2	3	0.00
S (T)	31.9	2	0.00
S (Site)	38.8	2	0.00
S (.)	40.7	1	0.00
S (Year)	43.3	4	0.00

AIC_c , Akaike's information criterion corrected for small sample size; ΔAIC_c , difference in AIC_c relative to the best model; k , number of parameters; T , linear term for time of breeding; w_i , model weight. ^a $AIC_c = 891.2$.

Nest predators

Fifteen (21%) of the 71 nests monitored with camera traps in INP were successful, six (9%) were abandoned and 50 (70%) were predated. We were able to identify the nest predator in 27 predation events, a predator identification efficiency of 54%. In addition, a nest containing four nestlings was observed to experience a snake visit, resulting in at least one predated chick and two successfully fledging the nest. In REB, 10 (34%) of the 29 monitored nests were successful, four (14%) were abandoned and 15 (52%) were predated. We identified the nest predator on seven occasions, giving a predator identification efficiency of 47%.

The main nest predators in INP were foxes, with 11 predation events by Crab-eating Foxes and three by Pampas Foxes, accounting for 50% of predation events (Table 4). The Patagonia Green Racer predated nine nests, the Chimango Caracara predated three nests, and the Crab-eating Raccoon and an unidentified snake predated one nest each (Table 4). We observed a Geoffroy's Cat visiting a nest and, even though no apparent predation took place, we considered it as a potential nest predator. In addition, we found a predated nest with its original position altered (i.e. fallen) and another nest that was destroyed by the nest predator. Even though these nests were equipped with camera traps we were unable to identify the predator, but it was probably a mammal. The main nest predator identified in REB was the Maned Wolf, with three predation events (Table 4). The Long-winged

Harrier predated two nests and the Roadside Hawk *Rupornis magnirostris* and the Barn Owl *Tyto alba* predated one nest each (Table 4).

Nest concealment

Nest concealment did not differ between study sites, with overhead nest concealment being 0.94 ± 0.12 and 0.93 ± 0.12 ($U = 389$, $P = 0.89$, $n = 58$) and lateral nest concealment being 0.67 ± 0.22 and 0.66 ± 0.18 ($U = 399$, $P = 0.76$, $n = 58$) in INP and REB, respectively. Overhead nest concealment did not differ between successful and predated nests, with values of 0.92 ± 0.16 and 0.94 ± 0.09 , respectively ($U = 341.5$, $P = 0.91$, $n = 58$; Fig. 4a). Lateral nest concealment was greater on successful nests than on predated ones ($U = 237.5$, $P = 0.04$, $n = 58$; Fig. 4b), with values of 0.74 ± 0.19 and 0.63 ± 0.20 , respectively.

DISCUSSION

Nest predator abundances, nest predation, nest concealment and breeding phenology

In accordance with the mesopredator release hypothesis (Soulé *et al.* 1988, Crooks & Soulé 1999), we found the frequency of fox records to be 10 times higher in INP, where top predators were absent, than in REB, where Pumas were detected. We identified foxes as the main nest predators of the Strange-tailed Tyrant, as was found in other study systems (Rogers & Caro 1998, Ritchie & Johnson 2009, Ortega *et al.* 2021). Nest predation rate was high in both study areas but increased with fox abundance.

The mesopredator release hypothesis is not, however, the only possible explanation for the increase in fox abundance observed in INP. The mesopredator release hypothesis is not always supported in manipulative experiments, and climatic factors (i.e. bottom-up effects) may be more influential than top-down regulation in some study systems (Castle *et al.* 2021). Differences in food availability or habitat quality could be driving the observed differences in fox abundance. The Crab-eating Fox and the Pampas Fox differ in their habitat preferences (Di Bitetti *et al.* 2022), which may explain their different abundances between sites; and their generalized and opportunistic diets vary between study sites (Di Bitetti *et al.* 2009). These

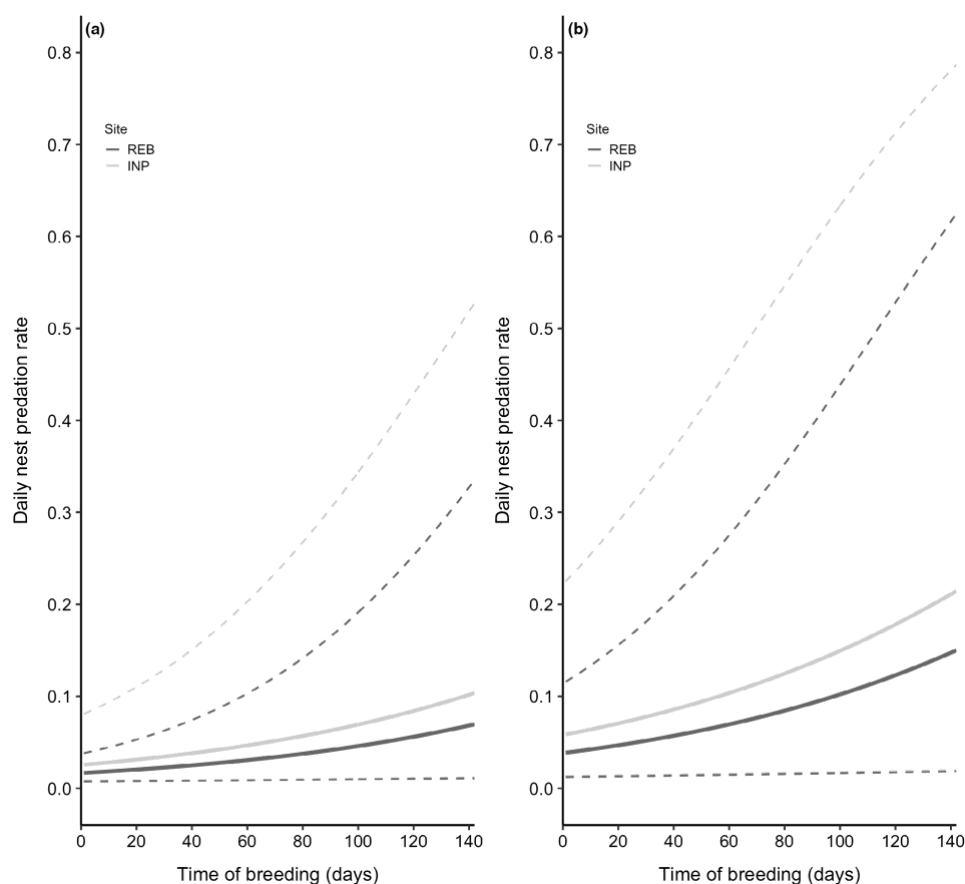


Figure 3. Variation in daily nest predation rate of Strange-tailed Tyrant nests during (a) incubation and (b) nestling stage in the presence/absence of top predators in Reserva El Bagual (REB) and Iberá National Park (INP), respectively, throughout the breeding seasons of 2015–2018 ($n = 246$ nests), Argentina. Solid lines are mean nest predation rate values; dashed lines are standard error values.

aspects, and lack of replication of study areas, preclude us from concluding that the higher abundance of foxes in INP when compared with REB directly results from the lack of apex predators in the former. However, our results are in accordance with the hypothesis that the extinction of top predators may trigger negative cascading effects on lower trophic levels, including endangered grassland birds (Ritchie & Johnson 2009, Ripple

et al. 2014, Suraci *et al.* 2016), and further studies should be conducted to test possible bottom-up effects on fox abundance.

Strange-tailed Tyrants had a more synchronized breeding pattern in INP than in REB, with an earlier peak and a shorter breeding season. The shorter breeding season could translate to fewer nesting attempts, thus decreasing the chance of producing a successful brood (Zanette

Table 4. Percentage of nest predation events in Reserva El Bagual (REB; seven predation events), where top predators are present, and Iberá National Park (INP, 28 predation events), where they are not.

Species	Common name	REB	INP
Mammals			
<i>Cerdocyon thous</i>	Crab-eating Fox	0	11
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	Maned Wolf	3	0
<i>Lycalopex gymnocercus</i>	Pampas Fox	0	3
<i>Leopardus geoffroyi</i>	Geoffroy's Cat	0	0
<i>Galictis cuja</i>	Lesser Grison	0	0
<i>Procyon cancrivorus</i>	Crab-eating Raccoon	0	1
Total		3	15
Raptors			
<i>Rupornis magnirostris</i>	Roadside Hawk	1	0
<i>Circus buffoni</i>	Long-winged Harrier	2	0
<i>Buteo albicaudatus</i>	White-tailed Hawk	0	0
<i>Heterospizias meridionalis</i>	Savanna Hawk	0	0
<i>Milvago chimango</i>	Chimango Caracara	0	3
<i>Milvago chimachima</i>	Yellow-headed Caracara	0	0
<i>Falco femoralis</i>	Aplomado Falcon	0	0
<i>Falco sparverius</i>	American Kestrel	0	0
<i>Tyto alba</i>	Barn Owl	1	0
Total		4	3
Snakes			
<i>Philodryas patagoniensis</i>	Patagonia Green Racer	0	9
<i>Philodryas olfersii</i>	Lichtenstein's Green Racer	0	0
	Unidentified snake	0	1
Total		0	10

et al. 2000). A possible explanation for the differences observed in nest initiation is a shift in arthropod availability, which was previously reported to coincide with the Strange-tailed Tyrant's breeding season (Zermoglio *et al.* 2016). In the present study we did not investigate if differences in arthropod availability between sites correlated with the differences observed in the phenology of the breeding season. As breeding synchronization has been hypothesized to result in the dilution of predation pressure (Verhulst & Nilsson 2008), the earlier peak and higher breeding synchronization observed in INP may be an adaptive response to the increased nest predator abundance and nest predation rate. A higher breeding synchronization and earlier breeding of prey species could be unforeseen consequences of the mesopredator release phenomenon.

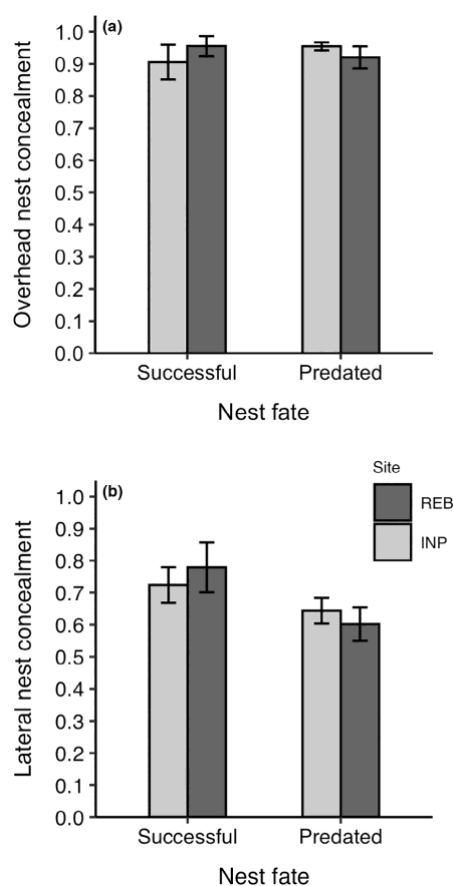


Figure 4. Average (a) overhead and (b) lateral nest concealment of successful and predated Strange-tailed Tyrant nests ($n = 58$) found during the 2017 and 2018 breeding seasons in Reserva El Bagual (REB) and Iberá National Park (INP), Argentina. Error bars are standard errors.

The frequency of snake records did not differ between study sites, but nonetheless the Patagonia Green Racer was responsible for a third of nest predation events and was the second main predator in INP. Other studies have also identified snakes as important nest predators (DeGregorio *et al.* 2014, Menezes & Marini 2017, Jefferies *et al.* 2021). We were unable to identify the nest predator in ~45% of nest predation events, and

this could have been due to either a delay in camera trap triggering or an inability of camera traps to detect small predators (Ribeiro-Silva *et al.* 2018). Moreover, the camera trap's heat sensor may fail to activate in the presence of cold-blooded snakes. These factors may have caused snake predation events to be under-represented in our study.

Nest concealment is key for avian predation avoidance, and Strange-tailed Tyrants had a relatively high overhead nest concealment value of 0.94. This may explain why the higher frequency of raptor records at REB did not translate into a higher predation rate when compared with INP. On the other hand, as also observed in other endangered grassland passerine species, lateral nest concealment was lower on predated nests than on successful ones (Repenning & Fontana 2016, Browne *et al.* 2021). This pattern, in which better concealed nests tended to be more successful, could indicate a strong effect of visually oriented terrestrial predators on nest fate. The study species could also be engaging in antipredator behaviour (i.e. flight-song displays or coordinated misdirection) aimed at deterring visual predators as reported for other tyrant flycatchers (Pereyra & Morton 2010, Gulson-Castillo *et al.* 2018).

Nest survival, nest predation and breeding parameters

Nest predation rate was higher in INP than in REB and overall breeding success of Strange-tailed Tyrants was low. Increased predation is more threatening when population sizes are small, as is the case with endangered species, potentially accentuating inbreeding and decreasing genetic variation (Frankham 1995). Nonetheless, natural selection may favour reduced clutch sizes and increased breeding attempts to maximize breeding success when predation rates are high (Roper *et al.* 2010). Strange-tailed Tyrant females have been reported to achieve an average of two nest attempts per breeding season (range 1–4) because of nest failure, but double-brooding (i.e. two successful attempts per breeding season) was only rarely recorded (Di Giacomo *et al.* 2011). In addition, 17 days were reported to elapse between nesting attempts (Di Giacomo *et al.* 2011). Given that the breeding season was observed to end earlier in INP, females may have fewer re-nesting opportunities there than in REB. Future studies

should consider multiple breeding attempts, clutch replacement and genetic variation to evaluate more accurately the impact of the increased nest predation rate observed in INP on the Strange-tailed Tyrant. Also, as overall breeding success was low, the population viability of this endangered species should be assessed considering other life history traits.

The Strange-tailed Tyrant's nest survival and nest predation rate were both modulated by nest age, whereas nest predation rate also varied between study sites and was dependent on time of breeding. The finding that nest predation rates differed between protected areas while nest survival did not could be due to the higher nest abandonment rate observed in REB. A potential cause for nest abandonment is adult predation by raptors. The higher raptor abundance detected in REB could explain the higher nest abandonment rate detected in this protected area, where raptor predation events on adult Strange-tailed Tyrant individuals were registered (Di Giacomo & Krapovickas 2005). Nest abandonment could also be caused by nest flooding, which was previously reported to be the main cause of abandonment of Strange-tailed Tyrant nests in REB but was not observed in INP (Di Giacomo *et al.* 2011). Both nest survival and predation rates were influenced by nest age, which is in accordance with the expected increase in predation rate as nest activity increases (Skutch 1949). The observed increase in nest predation rate as the breeding season advanced could be due to a predator functional response, mediated either by the development of a search image or by prey switching (i.e. consumption rate varies according to prey availability), or to a synchronization in prey–predator breeding timing (Roos 2002, Verhulst & Nilsson 2008, Randa *et al.* 2009). Future studies should assess variations in predator abundance and behaviour throughout the breeding season.

Nest substrate use differed between study sites. Female Strange-tailed Tyrants were not observed to build their nests on *Paspalum* stands in INP, whereas in REB they did. Interspecific competition for nesting sites between the study species and the Black-and-white Monjita *Xolmis dominicanus* could be taking place in INP. The Black-and-white Monjita uses *Paspalum* as a nest substrate but does not occur in REB. This larger tyrant could be limiting the breeding territory available for the Strange-tailed Tyrant in INP (Sætre *et al.* 1999, Carrete

et al. 2006). Nest substrate choice and interspecific competition deserve further study to better understand the driving factors of nest substrate use.

Some Strange-tailed Tyrant breeding parameters were similar between sites, with no differences found in clutch size, hatching success and fledgling production. These values were similar to those previously reported for the study species (Di Giacomo *et al.* 2011). The lack of differences in these breeding parameters could imply that they are not responsive to increased nest predation risk or that trade-offs in adaptive responses are involved. Future studies should consider variations in egg size and clutch mass as possible responses to increased nest predation risk (Fontaine & Martin 2006).

CONCLUSIONS

The majority of the Strange-tailed Tyrant's distribution range is on private lands dedicated mainly to afforestation or livestock production. Previous studies have indicated that high levels of grazing would not sustain populations of endangered grassland species, such as our study species (Di Giacomo *et al.* 2010). Our findings are also discouraging, as we found the breeding success of an endangered species in protected areas to be relatively low. A population viability model of the Strange-tailed Tyrant should be conducted to better orientate conservation efforts and guarantee the persistence of one of the last populations of this threatened species.

If the differences in breeding parameters reported here are indeed the result of mesopredator release, the recent reintroduction of Jaguars in the Iberá Wetlands provides a promising scenario for endangered birds breeding in the protected area (Donadio *et al.* 2022). The restoration of top predators has been found to reduce mesopredator abundances (Jiménez *et al.* 2019). Indeed, two fox predation events by the Jaguars released in INP in January 2021 have been registered (Q. Gómez pers. comm.). Mesocarnivore control has been reported to increase nest success and bird populations (Palmer *et al.* 2019). In addition, our results illustrate the negative effect the release of native predators, often considered to be less harmful than alien predators, may have on native prey species, such as endangered grassland birds (Salo *et al.* 2007). Likewise, we expect nest predation rates to decrease as mesopredator populations,

particularly of foxes, stabilize at lower levels under the renewed presence of a top predator, 50 years after its extinction in the Iberá Wetlands.

We thank the Administración de Parques Nacionales, the Dirección de Parques y Reservas de Corrientes and the Dirección de Recursos Naturales for granting us permission to work in Iberá National Park (permit number: IF-2018-53 280 705-APN-DRNEA#APNAC) and Alparamis S.A. and Aves Argentinas for allowing us to work in Reserva El Bagual. We also thank A.C. Giese for her help in data analysis, M. Álvarez Correa, D.G. Barcos, F. Bres, C. Bruzzese, B. Cortés, H.H. Correa, A.B. Fariña, N.V. Got, A. Moreira, G. Reyes Benz, F. Sánchez Gavier and F.N. Zarza for their assistance in the field and the Associate Editor, Alexandre Millon, and two anonymous reviewers for providing many helpful comments to improve the manuscript.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Melanie Browne: Data curation; formal analysis; funding acquisition; investigation; methodology; visualization; writing – original draft. **Constanza Pasian:** Data curation; funding acquisition; investigation; methodology; writing – review and editing. **Alejandro G. Di Giacomo:** Data curation; investigation; resources; writing – review and editing. **Mario S. Di Bitetti:** Conceptualization; methodology; resources; writing – review and editing. **Adrian S. Di Giacomo:** Conceptualization; funding acquisition; methodology; project administration; supervision; writing – original draft.

CONFLICT OF INTEREST STATEMENT

The authors declare no competing interests.

ETHICAL NOTE

None.

FUNDING

This study was supported by grants from the Neotropical Grassland Conservancy, the Neotropical Bird Club, the Association of Field Ornithologists, the American Society of Mammalogists, Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT 2014–3397, PICT 2018–3407) and CONICET (PUE 22920180100001 CO). The funding sources had no involvement in study design, data collection, analysis and interpretation, writing of

the manuscript, nor in the decision to submit the article for publication.

Data Availability Statement

All scripts and files needed to reproduce our analyses will be archived in Mendeley Data upon acceptance.

REFERENCES

- Arnold, T.W. 2010. Uninformative parameters and model selection using Akaike's information criterion. *J. Wildl. Manag.* **74**: 1175–1178.
- Azpiroz, A.B., Isacch, J.P., Dias, R.A., Di Giacomo, A.S., Fontana, C.S. & Palarea, C.M. 2012. Ecology and conservation of grassland birds in southeastern South America: A review. *J. Field Orn.* **83**: 217–246.
- BirdLife International. 2016. *Alectrurus risora*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016. e.T22700303A93768087. <https://www.iucnredlist.org/species/22700303/93768087>
- Brooks, M.E., Kristensen, K., van Benthem, K.J., Magnusson, A., Berg, C.W., Nielsen, A., Skaug, H.J., Maechler, M. & Bolker, B.M. 2017. glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *R J.* **9**: 378–400.
- Browne, M., Turbek, S.P., Pasian, C. & Di Giacomo, A.S. 2021. Low reproductive success of the endangered Iberá seedeater in its only known breeding site, the Iberá wetlands, Argentina. *Ornithol. Appl.* **123**: duab008.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. New York, NY: Springer.
- Carnevali, R. 1994. *Fitogeografía de la Provincia de Corrientes*. Corrientes: Gobierno de la Provincia de Corrientes-INTA.
- Carrete, M., Sánchez-Zapata, J.A., Tella, J.L., Gil-Sánchez, J.M. & Moleón, M. 2006. Components of breeding performance in two competing species: Habitat heterogeneity, individual quality and density-dependence. *Oikos* **112**: 680–690.
- Castle, G., Smith, D., Allen, L.R. & Allen, B.L. 2021. Terrestrial mesopredators did not increase after top-predator removal in a large-scale experimental test of mesopredator release theory. *Sci. Rep.* **11**: 1–18.
- Crooks, K.R. & Soulé, M.E. 1999. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature* **400**: 563–566.
- Davis, S.K. 2005. Nest-site selection patterns and the influence of vegetation on nest survival of mixed-grass prairie passerines. *Condor* **107**: 605–616.
- DeGregorio, B.A., Chiavacci, S.J., Weatherhead, P.J., Willson, J.D., Benson, T.J. & Sperry, J.H. 2014. Snake predation on north American bird nests: Culprits, patterns and future directions. *J. Avian Biol.* **45**: 325–333.
- Di Bitetti, M.S., Di Blanco, Y.E., Pereira, J.A., Paviolo, A. & Jiménez Pérez, I. 2009. Time partitioning favors the coexistence of sympatric crab-eating foxes (*Cerdonyx* thous) and pampas foxes (*Lycalopex gymnocercus*). *J. Mammal.* **90**: 479–490.
- Di Bitetti, M.S., De Angelo, C.D., Quiroga, V., Altrichter, M., Paviolo, A., Cuyckens, E. & Perovic, P. 2016. Estado de conservación del jaguar en la Argentina. In Medellín, R.A., Antonio, J.T., Heliott, Z., Chávez, C. & Ceballos, G. (eds) *El jaguar en el Siglo XXI. La Perspectiva Continental*. Mexico: Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ecología, pp. 447–478.
- Di Bitetti, M.S., Iezzi, M.E., Cruz, P., Cirignoli, S., Varela, D. & De Angelo, C. 2022. Enemies or good neighbors? No indication of spatial or temporal avoidance between two sympatric south American canids. *J. Zool.* **317**: 170–184.
- Di Giacomo, A.S. & Di Giacomo, A.G. 2004. Extinción, historia natural y conservación de las poblaciones del Yetapá de Collar (*Alectrurus risora*) en la Argentina. *Omitol. Neotrop.* **15**: 145–157.
- Di Giacomo, A.G. & Krapovickas, S.F. (eds) 2005. *Historia Natural y Paisaje de la Reserva El Bagual, Provincia de Formosa, Argentina*. Buenos Aires: Aves Argentinas/ Asociación Ornitológica del Plata.
- Di Giacomo, A.S., Vickery, P.D., Casanas, H., Spitznagel, O.A., Ostrosky, C., Krapovickas, S. & Bosso, A.J. 2010. Landscape associations of globally threatened grassland birds in the Aguapey river important bird area, Corrientes, Argentina. *Bird Conserv. Int.* **20**: 62–73.
- Di Giacomo, A.S., Di Giacomo, A.G. & Reboreda, J.C. 2011. Male and female reproductive success in a threatened polygynous species: The strange-tailed tyrant, *Alectrurus risora*. *Condor* **113**: 619–628.
- Dillon, K.G. & Conway, C.J. 2018. Nest predation risk explains variation in avian clutch size. *Behav. Ecol.* **29**: 301–311.
- Dinsmore, S.J. & Dinsmore, J.J. 2007. Modeling avian nest survival in program MARK. *Stud. Avian Biol.* **34**: 73.
- Dominguez, M., Reboreda, J.C. & Mahler, B. 2015. Impact of shiny cowbird and botfly parasitism on the reproductive success of the globally endangered yellow cardinal *Gubernatrix cristata*. *Bird Conserv. Int.* **25**: 294–305.
- Donadio, E., Di Martino, S. & Heinonen, S. 2022. Rewilding Argentina: Lessons for the 2030 biodiversity targets. *Nature* **603**: 225–227.
- Fontaine, J.J. & Martin, T.E. 2006. Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. *Ecol. Lett.* **9**: 428–434.
- Frankham, R. 1995. Effective population size/adult population size ratios in wildlife: A review. *Genet. Res. Int.* **66**: 95–107.
- Graham, K., Beckerman, A.P. & Thirgood, S. 2005. Human–predator–prey conflicts: Ecological correlates, prey losses and patterns of management. *Biol. Conserv.* **122**: 159–171.
- Gulson-Castillo, E.R., Greeney, H.F. & Freeman, B.G. 2018. Coordinated misdirection: A probable anti-nest predation behavior widespread in neotropical birds. *Wilson J. Ornithol.* **130**: 583–590.
- Hoekstra, J.M., Boucher, T.M., Ricketts, T.H. & Roberts, C. 2005. Confronting a biome crisis: Global disparities of habitat loss and protection. *Ecol. Lett.* **8**: 23–29.
- Jefferies, M.M., Coria, P.S.G. & Llambías, P.E. 2021. Nest predator identity and nest predation rates of three songbirds in the Central Andes of south temperate Argentina. *Wilson J. Ornithol.* **133**: 117–124.

- Jiménez, J., Nuñez-Arjona, J.C., Mougeot, F., Ferreras, P., González, L.M., García-Domínguez, F., Muñoz-Igualada, J., Palacios, M.J., Pla, S., Ruega, C., Villaspesa, F., Nájera, F., Palomares, F. & López-Bao, J.V. 2019. Restoring apex predators can reduce mesopredator abundances. *Biol. Conserv.* **238**: 108234.
- Leynaud, G.C. & Bucher, E.H. 2005. Restoration of degraded Chaco woodlands: Effects on reptile assemblages. *For. Ecol. Manage.* **213**: 384–390.
- Martin, T.E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecol. Monogr.* **65**: 101–127.
- Martin, T.E. & Geupel, G.R. 1993. Nest-monitoring plots: Methods for locating nests and monitoring success. *J. Field Ornithol.* **64**: 507–519.
- Martin, T.E. & Roper, J.J. 1988. Nest predation and nest-site selection of a western population of the hermit thrush. *Condor* **90**: 51–57.
- McDonald, T.L. & White, G.C. 2010. A comparison of regression models for small counts. *J. Wildl. Manage.* **74**: 514–521.
- Menezes, J.C. & Marini, M.A. 2017. Predators of bird nests in the neotropics: A review. *J. Field Ornithol.* **88**: 99–114.
- Misenheimer, M.D. & Rotenberry, J.T. 2000. Choices and consequences of habitat occupancy and nest site selection in sage sparrows. *Ecology* **81**: 2892–2901.
- O'Connell, A.F., Nichols, J.D. & Karanth, K.U. (eds) 2011. *Camera Traps in Animal Ecology: Methods and Analyses*. Japan: Springer.
- Ortega, S., Rodríguez, C., Mendoza-Hernández, B. & Drummond, H. 2021. How removal of cats and rats from an Island allowed a native predator to threaten a native bird. *Biol. Invasions* **23**: 2749–2761.
- Oyarzabal, M., Clavijo, J.R., Oakley, L.J., Biganzoli, F., Tognetti, P.M., Barberis, I.M., Maturo, H.M., Aragón, R., Campanello, P.I., Prado, D., Oesterheld, M. & León, R.J.C. 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecol. Austral* **28**: 40–63.
- Palmer, W.E., Carroll, J.P., Sisson, D.C., Wellendorf, S.D., Terhune, T.M., Ellis-Felege, S.N. & Martin, J.A. 2019. Reduction in meso-mammal nest predators improves northern bobwhite demographics. *J. Wildl. Manage.* **83**: 646–656.
- Pereyra, M.E. & Morton, M.L. 2010. Flight songs of dusky flycatchers: A response to bird-hunting raptors? *J. Field Ornithol.* **81**: 42–48.
- Quiroga, V.A., Boaglio, G.I., Noss, A.J. & Di Bitetti, M.S. 2014. Critical population status of the jaguar in the Argentine Chaco: Camera trap surveys suggest recent collapse and imminent regional extinction. *Oryx* **48**: 141–148.
- Quiroga, V.A., Noss, A.J., Paviolo, A., Boaglio, G.I. & Di Bitetti, M.S. 2016. Puma density, habitat use and conflict with humans in the Argentine Chaco. *J. Nat. Conserv.* **31**: 9–15.
- R Core Team 2019. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing <https://www.R-project.org/>
- Ralph, C.J., Geupel, G.R., Pyle, P., Martin, T.E. & DeSante, D.F. 1993. *Handbook of Field Methods for Monitoring Landbirds*. Albany: Pacific Southwest Research Station.
- Randa, L.A., Cooper, D.M., Meserve, P.L. & Yunker, J.A. 2009. Prey switching of sympatric canids in response to variable prey abundance. *J. Mammal.* **90**: 594–603.
- Rees, J.D., Kingsford, R.T. & Letnic, M. 2019. Changes in desert avifauna associated with the functional extinction of a terrestrial top predator. *Ecography* **42**: 67–76.
- Repenning, M. & Fontana, C.S. 2016. Breeding biology of the Tropicbird seed-eater (*Sporophila beltoni*). *Auk* **133**: 484–496.
- Ribeiro-Silva, L., Perrella, D.F., Biagolini-Jr, C.H., Zima, P.V., Piratelli, A.J., Schlindwein, M.N., Galetti Junior, P.M. & Francisco, M.R. 2018. Testing camera traps as a potential tool for detecting nest predation of birds in a tropical rainforest environment. *Zoologia (Curitiba)* **35**: e14678.
- Ricklefs, R.E. 1969. *An Analysis of Nesting Mortality in Birds*. Washington: Smithsonian Contributions to Zoology.
- Ripple, W.J., Estes, J.A., Beschta, R.L., Wilmers, C.C., Ritchie, E.G., Hebblewhite, M., Berger, J., Elmhagen, B., Letnic, M., Nelson, M.P., Schmitz, O.J., Smith, D.W., Wallach, A.D. & Wirsing, A.J. 2014. Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science* **343**: 1241484.
- Ritchie, E.G. & Johnson, C.N. 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecol. Lett.* **12**: 982–998.
- Rogers, C.M. & Caro, M.J. 1998. Song sparrows, top carnivores and nest predation: A test of the mesopredator release hypothesis. *Oecologia* **116**: 227–233.
- Roos, S. 2002. Functional response, seasonal decline and landscape differences in nest predation risk. *Oecologia* **133**: 608–615.
- Roos, S., Smart, J., Gibbons, D.W. & Wilson, J.D. 2018. A review of predation as a limiting factor for bird populations in mesopredator-rich landscapes: A case study of the UK. *Biol.* **93**: 1915–1937.
- Roper, J.J., Sullivan, K.A. & Ricklefs, R.E. 2010. Avoid nest predation when predation rates are low, and other lessons: Testing the tropical-temperate nest predation paradigm. *Oikos* **119**: 719–729.
- Sætre, G.P., Post, E. & Král, M. 1999. Can environmental fluctuation prevent competitive exclusion in sympatric flycatchers? *Proc. R. Soc. Lond. B* **266**: 1247–1251.
- Saggiomo, L., Bar, V. & Esattore, B. 2021. The fox who cried wolf: A keywords and literature trend analysis on the phenomenon of mesopredator release. *Ecol. Complex.* **48**: 100963.
- Salo, P., Korpimäki, E., Banks, P.B., Nordström, M. & Dickman, C.R. 2007. Alien predators are more dangerous than native predators to prey populations. *Proc. R. Soc. Lond. B* **274**: 1237–1243.
- Schmidt, K.A. 2003. Nest predation and population declines in Illinois songbirds: A case for mesopredator effects. *Conserv. Biol.* **17**: 1141–1150.
- Schmidt, K.A. & Whelan, C.J. 1999. Effects of exotic *Ionicera* and *Rhamnus* on songbird nest predation. *Conserv. Biol.* **13**: 1502–1506.
- Skutch, A.F. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* **91**: 430–455.
- Soulé, M.E., Bolger, D.T., Alberts, A.C., Wrights, J., Sorice, M. & Hill, S. 1988. Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. *Conserv. Biol.* **2**: 75–92.
- Suraci, J.P., Clinchy, M., Dill, L.M., Roberts, D. & Zanette, L.Y. 2016. Fear of large carnivores causes a trophic cascade. *Nat. Commun.* **7**: 1–7.

- Verhulst, S. & Nilsson, J.A. 2008. The timing of birds' breeding seasons: A review of experiments that manipulated timing of breeding. *Proc. R. Soc. Lond. B* **363**: 399–410.
- Viglizzo, E.F., Frank, F.C., Carreño, L.V., Jobbagy, E.G., Pereyra, H., Clatt, J., Pincen, D. & Ricard, M.F. 2011. Ecological and environmental footprint of 50 years of agricultural expansion in Argentina. *Glob. Chang. Biol.* **17**: 959–973.
- Watson, J.E., Jones, K.R., Fuller, R.A., Marco, M.D., Segan, D.B., Butchart, S.H., Allan, J.R., McDonald-Madden, E. & Venter, O. 2016. Persistent disparities between recent rates of habitat conversion and protection and implications for future global conservation targets. *Conserv. Lett.* **9**: 413–421.
- White, G.C. & Burnham, K.P. 1999. Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* **46**: 120–138.
- Zanette, L., Doyle, P. & Trémont, S.M. 2000. Food shortage in small fragments: Evidence from an area-sensitive passerine. *Ecology* **81**: 1654–1666.
- Zanette, L.Y., White, A.F., Allen, M.C. & Clinchy, M. 2011. Perceived predation risk reduces the number of offspring songbirds produce per year. *Science* **334**: 1398–1401.
- Zermoglio, P.F., Di Giacomo, A.S., Di Giacomo, A.G. & Castelo, M.K. 2016. Arthropod prey availability and breeding of the threatened strange-tailed tyrant (*Alectrurus risora*). *Ornitol. Neotrop.* **27**: 259–266.

Received 7 December 2021;
Revision 1 February 2023;
revision accepted 2 March 2023.
Associate Editor: Alexandre Millon.

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section at the end of the article.

Table S1 Average body mass of identified predators.

Figure S1 Illustrative photos of nests and disc placement for concealment analysis.