

NIDIFICACIÓN DE OCHO ESPECIES DE TYRANNIDAE EN LA RESERVA DE ÑACUÑÁN, MENDOZA, ARGENTINA

EDUARDO T. MEZQUIDA

Grupo de Investigación en Ecología de Comunidades de Desierto (Ecodes), Unidad de Fisiología y Ecofisiología Vegetal, IADIZA. CC 507, 5500 Mendoza, Argentina. Dirección actual: P. Alameda de Osuna 74 1°C, 28042 Madrid, España. ricardo.mezquida@adi.uam.es

RESUMEN.— Se estudió la biología reproductiva de ocho especies de Tyrannidae en la Reserva de Ñacuñán (centro-oeste de Argentina). Esta reserva se sitúa cerca del límite occidental o austral del rango de distribución de estas especies en Argentina. En conjunto, el periodo de puesta abarcó desde mediados de octubre hasta mediados de enero, aunque la cronología reproductiva varió entre especies. La mayor parte de las puestas de *Stigmatura budytoides* se iniciaron hacia la mitad de la primavera, mientras que *Griseotyrannus aurantioatrocristatus* realizó la postura de los huevos principalmente a comienzos del verano. La actividad reproductiva de algunas especies varió en los cuatro años de estudio, siendo en general más intensa durante la temporada lluviosa de 1997–1998. Todas las especies utilizaron el algarrobo o el chañar como sitio de nidificación, aunque algunas también usaron arbustos altos. *Griseotyrannus aurantioatrocristatus* y *Stigmatura budytoides* nidificaron en chañares algo mayores que el promedio de los disponibles en el ambiente. Sin embargo, no se observaron diferencias en el tamaño del chañar y la disposición del nido con relación al destino del nido (i.e., fracasado o exitoso). El tamaño de puesta de *Stigmatura budytoides* fue siempre de dos huevos y en *Myiarchus tyrannulus* fue de cinco huevos, pero en general fue de 2–3 huevos para el resto de las especies. La puesta de los huevos se realizó en días alternos en cuatro de las especies; solo en *Tyrannus savana* ocurrió en días consecutivos. La duración del periodo de incubación fue de 12.8–16.0 días y el de permanencia de los pollos de 12.0–15.0 días, dependiendo de las especies. Se muestran además datos de productividad y características de los pollos.

PALABRAS CLAVE: Argentina, biología reproductiva, desierto del Monte, nidificación, Ñacuñán, Tyrannidae.

ABSTRACT. NESTING OF EIGHT SPECIES OF TYRANNIDAE IN THE RESERVE OF ÑACUÑÁN, MENDOZA, ARGENTINA.— The breeding biology of eight species of Tyrannidae in the Reserve of Ñacuñán (central-western Argentina) is studied. The reserve is located near the western or southern limit of the distribution range of these bird species in Argentina. As a whole, laying period spanned from mid October to mid January, although breeding chronology varied depending on the species. Most clutches of *Stigmatura budytoides* started around mid spring, while egg laying in *Griseotyrannus aurantioatrocristatus* began mainly in early summer. Breeding activity differed in some species during the four years of study, generally being more intense in the wet 1997–1998 breeding season. All species used algarrobo or chañar trees as nesting sites, although some of them also used tall shrubs. *Griseotyrannus aurantioatrocristatus* and *Stigmatura budytoides* nested in chañar trees somewhat larger than those available in the habitat. However, differences in chañar features and nest placement related to nest fate (i.e., failed or successful) were not found. Clutch size in *Stigmatura budytoides* was always two eggs and in *Myiarchus tyrannulus* was five eggs, although in general was 2–3 eggs for the remainder species. Eggs were laid on alternate days in four species; only *Tyrannus savana* laid one egg daily. The duration of incubation period ranged from 12.8 to 16.0 days and of nestling period from 12.0 to 15.0 days depending on the species. Data on fledging productivity and chick characteristics are also shown.

KEY WORDS: Argentina, breeding biology, Monte desert, nesting, Ñacuñán, Tyrannidae.

Recibido 15 abril 2002, aceptado 31 agosto 2002

Los caracteres o rasgos de la historia de vida de las aves de América del Sur son, en general, muy poco conocidos (Martin 1996) o se han descrito para áreas puntuales dentro de su rango de distribución. Además, los rasgos de

la historia de vida frecuentemente varían entre hábitats o bajo diferentes condiciones ambientales (Brawn 1991, Badyaev y Ghalambor 2001). Por lo tanto, la determinación de estos caracteres en diferentes poblaciones contribu-

ye a describir los patrones de variación y permite identificar (o postular hipotéticamente) los mecanismos ecológico-evolutivos que los han moldeado.

La familia Tyrannidae incluye una gran diversidad de especies cuya distribución es exclusiva del continente americano y que ocupan ambientes muy variados, desde las estepas áridas patagónicas hasta los bosques húmedos de la Amazonia y de los Andes (Fjeldså y Krabbe 1990, Ridgely y Tudor 1994). La mayoría de las especies de esta familia son principalmente insectívoras, de tamaño pequeño, de colores apagados, con escaso dimorfismo sexual y monógamas (Ridgely y Tudor 1994).

Recientemente, Narosky y Salvador (1998) han recopilado y aportado nuevos datos sobre la nidificación de las especies de Tyrannidae en Argentina. Este importante trabajo pone de manifiesto el escaso conocimiento sobre la biología reproductiva de muchas de estas aves. Diversos aspectos sobre la reproducción de algunas especies son mucho más conocidos, pero la mayor parte de la información proviene del centro y este de Argentina.

En este estudio se presentan datos sobre la biología reproductiva de ocho especies de la familia Tyrannidae (*Xolmis coronata*, *Tyrannus savana*, *Griseotyrannus aurantioatrocristatus*, *Myiarchus tyrannulus*, *Sublegatus modestus*, *Pyrocephalus rubinus*, *Stigmatura budytoides*, *Anairetes flavirostris*) en la Reserva de Ñacuñán. La Reserva de Ñacuñán se localiza en el centro-oeste de Argentina, en la provincia de Mendoza (Marone et al. 2000), por lo que se sitúa cerca del límite occidental o austral del rango de distribución de estas especies en Argentina durante la época reproductiva (ver Ridgely y Tudor 1994). Se presentan datos sobre cronología reproductiva, características del nido, sitio de nidificación, huevos y pollos, tamaño y ritmo de puesta, duración del periodo de incubación y del periodo con pollos, y productividad de estas especies. Además, se comparan las características del sitio de nidificación entre los sitios elegidos y los disponibles en el ambiente y entre los nidos fracasados y los exitosos en dos de estas especies.

MÉTODOS

Este estudio se llevó a cabo durante cuatro temporadas reproductivas (1995-1996 a 1998-1999) en la Reserva de la Biosfera de Ñacuñán

(34°03'S, 67°54'O), provincia de Mendoza, Argentina. La Reserva de Ñacuñán se sitúa en las llanuras aluviales del este de la provincia de Mendoza, a una altitud promedio de 540 msnm. La vegetación predominante en la reserva es un bosque abierto de algarrobo (*Prosopis flexuosa*) con algunos árboles de chañar (*Geoffroea decorticans*) más o menos dispersos, numerosos arbustos altos, principalmente jarilla (*Larrea divaricata*), atamisque (*Capparis atamisquea*), piquillín (*Condalia microphylla*) y zampa (*Atriplex lampa*), arbustos bajos (e.g., *Lycium* spp., *Verbena aspera*), gramíneas (e.g., *Pappophorum* spp., *Trichloris crinita*, *Setaria leucopila*) y varias especies de dicotiledóneas herbáceas (e.g., *Chenopodium papulosum*, *Phacelia artemisioides*, *Sphaeralcea miniata*). El clima de Ñacuñán es árido-semiárido con una marcada estacionalidad. El promedio de las precipitaciones anuales es de 331 mm (DE = 96 mm, $n = 27$ años), aunque con amplias variaciones interanuales (rango 193-533 mm). La mayor parte de las precipitaciones (78%) cae durante los meses de primavera y verano (octubre a marzo) (Marone et al. 2000).

Para localizar los nidos se realizaron búsquedas intensivas en la vegetación y se observó el comportamiento de los adultos (Martin y Geupel 1993). En cada nido se midieron sus dimensiones (diámetro externo, diámetro interno, altura externa y profundidad), así como distintas variables del sitio de nidificación: especie, altura y diámetro de la copa (promedio del diámetro mayor y el perpendicular a éste) de la planta soporte del nido, altura desde el suelo hasta el borde del nido, distancia del borde superior del nido a la copa (límite superior de la planta directamente por encima del nido) y un índice de posición del nido (calculado visualmente como la distancia desde el tronco hasta el nido dividido por la distancia desde el tronco hasta el borde de la planta a la altura del nido; Lazó y Anabalón 1991).

Los nidos se visitaron regularmente cada 1-3 días para registrar su estado. Aquellos nidos en los que uno o más pollos abandonaron el nido fueron considerados exitosos. La fecha de puesta del primer huevo se obtuvo por observación propia o se estimó utilizando la duración promedio de los periodos de incubación y de permanencia de los pollos para cada especie en Ñacuñán. Los huevos se numeraron con tinta indeleble según el orden de aparición; se midieron su longitud y ancho

Tabla 1. Periodo de puesta de los huevos de ocho especies de Tyrannidae observado durante cuatro estaciones reproductivas consecutivas en la Reserva de Ñacuñán. Se indica entre paréntesis el número de nidos en los que se pudo calcular la fecha de puesta.

Especies	Puesta del primer huevo	Puesta del último huevo
<i>Xolmis coronata</i> (8)	22 oct	8 dic
<i>Tyrannus savana</i> (5)	9 nov	25 dic
<i>Griseotyrannus aurantioatrocristatus</i> (12)	12 nov	11 ene
<i>Myiarchus tyrannulus</i> (1)	24 oct	28 oct
<i>Sublegatus modestus</i> (5)	4 nov	18 dic
<i>Pyrocephalus rubinus</i> (6)	18 oct	13 dic
<i>Stigmatura budytoides</i> (19)	13 oct	18 ene
<i>Anairetes flavirostris</i> (2)	6 nov	10 dic

máximos (precisión 0.1 mm) y se pesaron (precisión 0.1 g). El periodo de incubación se calculó como el intervalo entre la puesta del último huevo y la eclosión del mismo (Nice 1954), y el periodo de permanencia de los pollos como el número de días entre el nacimiento del primer pollo y el abandono del nido por parte del último pollo.

Para evaluar si las plantas utilizadas para nidificar fueron usadas en proporción a su disponibilidad, se comparó el porcentaje de uso de las distintas especies con su frecuencia en este hábitat mediante un Análisis de Chi-cuadrado. Para estimar la densidad de cada especie de planta se calculó la cobertura de cada especie en 60 parches de hábitat (de 10 m de radio) elegidos al azar y se dividió por el promedio del área de la copa de cada especie de planta. La cobertura de cada especie en cada parche de hábitat se determinó en dos transectas perpendiculares de 20 m de longitud, una de ellas orientada en dirección norte-sur. Se seleccionaron 40 puntos al azar en cada transecta (i.e., 80 puntos para cada parche), con una separación mínima de 10 cm entre puntos consecutivos. En cada uno de estos puntos se situó una vara de aluminio en posición vertical, registrándose la especie de planta que la tocaba. La cobertura horizontal de cada especie se calculó como el porcentaje (del total de 80 puntos) en que se la registró. Estos valores se multiplicaron por el área del círculo formado por ambas transectas para hallar el área cubierta por cada especie. El área promedio de la copa de las especies de plan-

tas usadas como soporte del nido se calculó a partir de una muestra de plantas elegidas al azar (>100 plantas de cada especie). En cada planta se midió el diámetro máximo de la copa y el perpendicular a éste para calcular el área de la elipse formada por ambos diámetros. Para cada una de estas plantas también se midió su altura para comparar las características de los sitios usados para nidificar con los presentes en el ambiente.

En las comparaciones estadísticas de las distintas variables de los sitios de nidificación se utilizó la Prueba de t o la de t' cuando las varianzas no fueron homogéneas.

RESULTADOS

Se localizaron un total de 62 nidos de 8 especies de Tyrannidae, aunque solo para 2 de estas especies (*Griseotyrannus aurantioatrocristatus* y *Stigmatura budytoides*) se encontraron más de 10 nidos. El tamaño muestral difiere en las distintas variables medidas debido a que éstas no pudieron tomarse en algunos nidos.

El periodo de puesta de los huevos comenzó a mediados del mes de octubre o en la primera mitad de noviembre y finalizó en diciembre o mediados de enero dependiendo de las especies (Tabla 1). La puesta de los huevos en *Stigmatura budytoides* ocurrió principalmente en octubre y comienzos de noviembre (79% de los nidos), mientras que en el 75% de los nidos de *Griseotyrannus aurantioatrocristatus* la puesta se inició a fines de diciembre y principios de enero (Fig. 1). La actividad repro-

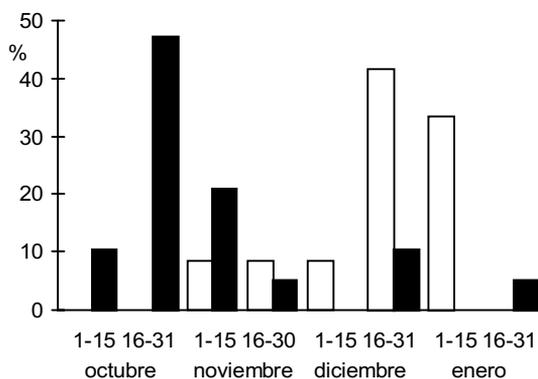


Figura 1. Distribución de frecuencias de la fecha de inicio de la puesta de los huevos en todos los nidos observados de *Griseotyrannus aurantioatrocristatus* (barras blancas) y de *Stigmatura budytoides* (barras negras) durante cuatro estaciones reproductivas consecutivas en la Reserva de Ñacuñán.

Tabla 2. Dimensiones del nido (en cm) de cinco especies de Tyrannidae que nidifican en la Reserva de Ñacuñán. Los datos se expresan como promedio \pm error estándar, con el tamaño de muestra entre paréntesis.

Especies	Diámetro externo	Diámetro interno	Altura externa	Profundidad
<i>Xolmis coronata</i>	15.0 \pm 1.3 (4)	8.8 \pm 0.7 (6)	9.3 \pm 1.3 (3)	5.9 \pm 0.4 (7)
<i>Griseotyrannus aurantioatrocristatus</i>	8.7 \pm 0.6 (8)	5.9 \pm 0.4 (8)	4.8 \pm 0.5 (7)	3.3 \pm 0.2 (8)
<i>Sublegatus modestus</i>	5.4 \pm 0.0 (2)	3.9 \pm 0.2 (3)	2.3 (1)	1.5 \pm 0.3 (3)
<i>Stigmatura budytoides</i>	5.4 \pm 0.1 (10)	4.5 \pm 0.1 (11)	3.4 \pm 0.2 (9)	2.6 \pm 0.1 (9)
<i>Anairetes flavirostris</i>	4.7 (1)	3.5 (1)	5.9 (1)	4.9 (1)

ductiva de algunas especies, sin embargo, fue variable durante los cuatro años del estudio. Por ejemplo, *Griseotyrannus aurantioatrocristatus* nidificó en tres temporadas reproductivas, pero particularmente en la de 1997-1998 (75% de los nidos observados), *Stigmatura budytoides* mostró actividad reproductiva en dos (1997-1998 y 1998-1999), mientras que *Anairetes flavirostris* nidificó exclusivamente en la primavera-verano de 1998-1999.

Excepto *Myiarchus tyrannulus*, el resto de las especies construye nidos abiertos de tipo taza (ver medidas en Tabla 2). *Myiarchus tyrannulus* nidifica habitualmente en huecos de árboles (Narosky y Salvador 1998), aunque en Ñacuñán sólo se observó un nido en el hueco de una vieja estructura metálica. Narosky y Salvador (1998) indican que *Xolmis coronata* frecuentemente construye el nido debajo de uno de furnárido y Ochoa de Masramón (1969) menciona que nidifica dentro de nidos viejos de *Pseudoseisura lophotes*. En Ñacuñán sólo se observaron dos nidos (22%) debajo de nidos viejos de *Pseudoseisura lophotes* y ninguno en el interior de estas estructuras.

El periodo de construcción de dos nidos de *Griseotyrannus aurantioatrocristatus* fue de 5-6 días. La construcción del nido de *Stigmatura budytoides* se realizó en 7-8 días (dos nidos observados), y una pareja de *Anairetes flavirostris* también invirtió el mismo tiempo en completar su nido. En ambas especies, los dos adultos de la pareja participaron en la construcción del nido.

Todas las especies utilizaron el algarrobo o el chañar como planta soporte del nido (Tabla 3), aunque algunas también utilizaron arbustos altos. La mayoría de los nidos de al-

gunas de estas especies de aves (e.g., *Tyrannus savana*, *Pyrocephalus rubinus*) se localizaron junto a construcciones humanas (ver Apéndice en Mezquida y Marone 2001). *Griseotyrannus aurantioatrocristatus* usó exclusivamente el chañar como lugar de nidificación, mientras que

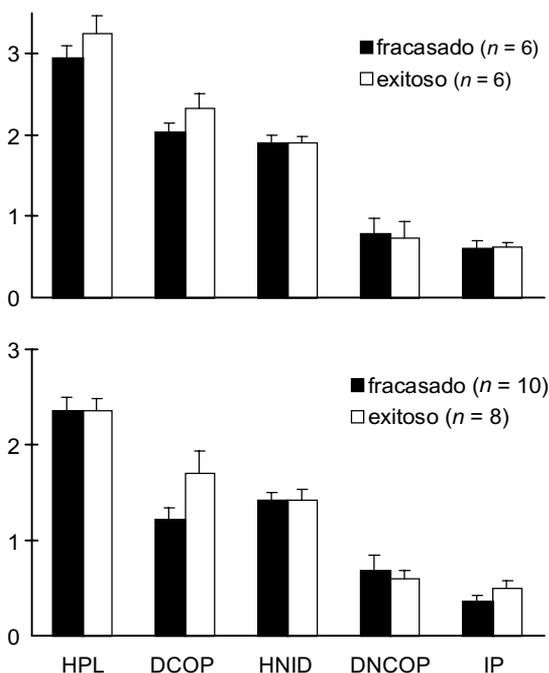


Figura 2. Características del sitio de nidificación de los nidos fracasados y exitosos de *Griseotyrannus aurantioatrocristatus* (arriba) y de *Stigmatura budytoides* (abajo) durante cuatro estaciones reproductivas consecutivas en la Reserva de Ñacuñán. Los valores son promedios más un error estándar. HPL: altura de la planta (m), DCOP: diámetro de la copa (m), HNID: altura del nido (m), DNCOP: distancia nido-copa (m), IP: índice de posición del nido.

Tabla 3. Características del sitio de nidificación de siete especies de Tyrannidae que nidifican en la Reserva de Ñacuñán. Los datos se expresan como promedio \pm error estándar. IP: índice de posición del nido.

Plantas usadas para nidificar por cada especie	<i>n</i>	Altura de la planta (m)	Diámetro de la copa (m)	Altura del nido (m)	Distancia nido-copa (m)	IP
<i>Xolmis coronata</i>						
Algarrobo	6	4.0 \pm 0.4	-	2.2 \pm 0.2	1.9 \pm 0.3	0.5 \pm 0.1
Chañar	1	3.5	-	1.5	-	0.2
Atamisque	2	2.8 \pm 0.0	4.6 \pm 0.0	1.3 \pm 0.0	1.2 \pm 0.1	0.7 \pm 0.1
<i>Tyrannus savana</i>						
Algarrobo	2	5.3 \pm 0.3	-	3.5 \pm 1.0	-	0.4 \pm 0.1
Chañar	3	4.2 \pm 0.4	-	3.2 \pm 0.3	1.0 ^a	0.7 \pm 0.1
<i>Griseotyrannus aurantioatrocristatus</i>						
Chañar	12	3.1 \pm 0.1	2.2 \pm 0.1	1.9 \pm 0.1	0.8 \pm 0.1	0.6 \pm 0.1
<i>Sublegatus modestus</i>						
Algarrobo	1	5.0	-	1.5	-	0.7
Chañar	2	2.8 \pm 0.1	2.5 \pm 0.3	1.1 \pm 0.0	0.3 \pm 0.2	0.8 \pm 0.0
Jarilla	2	2.6 \pm 0.0	2.9 \pm 0.0	1.0 \pm 0.0	1.0 \pm 0.0	0.5 \pm 0.0
<i>Pyrocephalus rubinus</i>						
Algarrobo	4	5.8 \pm 0.2	-	2.5 \pm 0.3	4.0 \pm 0.0	0.6 \pm 0.0
Chañar	2	5.2 \pm 1.3	4.4 \pm 0.0	2.3 \pm 0.1	2.6 \pm 1.5	0.7 \pm 0.1
<i>Stigmatura budytoides</i>						
Chañar	19	2.4 \pm 0.1	1.4 \pm 0.1	1.4 \pm 0.1	0.7 \pm 0.1	0.4 \pm 0.0
Piquillín	3	2.0 \pm 0.2	2.8 \pm 0.3	1.1 \pm 0.1	0.4 \pm 0.2	0.4 \pm 0.3
<i>Anairetes flavirostris</i>						
Chañar	1	1.4	0.9	0.9	0.4	0.3
Zampa	1	1.5	1.8	0.9	0.4	0.4

^a En este caso, *n* = 1.

Stigmatura budytoides nidificó en chañar (86% de los nidos) y piquillín (14%) en una proporción similar a su abundancia en el ambiente (82% y 18%, respectivamente; $\chi^2 = 1.3$, *gl* = 1, $P > 0.05$). El tamaño de los chañares en los que *Griseotyrannus aurantioatrocristatus* construyó el nido (Tabla 3) fue significativamente mayor que el tamaño promedio de estas plantas en el ambiente (altura: 2.0 \pm 0.1 m, *n* = 122; diámetro de la copa: 1.2 \pm 0.1 m, *n* = 122; $t' = 7.3$, *gl* = 19.5, $P < 0.001$ y $t' = 7.5$, *gl* = 19.8, $P < 0.001$, respectivamente). Los chañares utilizados por *Stigmatura budytoides* como soporte del nido también fueron, en promedio, más altos que los disponibles, pero de diámetro de copa similar (altura: $t' = 3.4$, *gl* = 48.3, $P < 0.01$; diámetro de la copa: $t' = 1.2$, *gl* = 28.2, $P > 0.05$). La principal causa de mortalidad de los nidos de *Griseotyrannus aurantioatrocristatus* y *Stigmatura budytoides* fue la depredación (> 88%; Mezquida y Marone 2001). Sin embargo, las características del sitio de nidificación (i.e., tamaño del chañar y disposición del nido) fueron similares en los nidos fracasados y en los exitosos para estas dos especies de aves (*Griseotyrannus aurantioatrocristatus*:

$t < 1.4$, *gl* = 10, $P > 0.1$, en todas las variables; *Stigmatura budytoides*: $t < 1.9$, *gl* = 16, $P > 0.07$, en todas las variables; Fig. 2).

En la tabla 4 se muestran varios parámetros reproductivos de estas aves en tres fases de la nidificación (puesta, incubación y permanencia de los pollos). El tamaño de puesta de *Stigmatura budytoides* fue de dos huevos en todos los casos (i.e., no mostró variaciones anuales o estacionales). *Griseotyrannus aurantioatrocristatus* tampoco varió significativamente su tamaño de puesta durante la temporada reproductiva ($r_s = -0.48$, *n* = 9, $P = 0.19$). En todas las especies en que se lo pudo registrar, el ritmo de puesta fue en días alternos, excepto *Tyrannus savana* que mostró un ritmo diario. En uno de los nidos de *Anairetes flavirostris* se observó la incubación hasta el día 13, cuando los huevos fueron depredados. De esta manera, el periodo de incubación debe ser igual o algo mayor a ese número de días (Tabla 4). Las características de los pollos en los primeros días después del nacimiento y su peso promedio en el primer día se resumen en la tabla 5 (ver también Fraga 1977, Mason 1985).

	<i>Xolmis coronata</i>	<i>Tyrannus savana</i>	<i>Griseotyrannus aurantioatrocristatus</i>	<i>Myiarchus tyrannulus</i>	<i>Sublegatus modestus</i>	<i>Pyrocephalus rubinus</i>	<i>Stigmatura budytoides</i>	<i>Anairetes flavirostris</i>
Huevos								
Longitud (mm)	25.0 ± 0.2 (11)	21.7 ± 0.2 (6)	20.0 ± 0.2 (24)	21.5 ± 0.1 (4)	17.6 ± 0.3 (10)	16.9 ± 0.3 (8)	17.2 ± 0.1 (25)	15.2 ± 0.1 (5)
Ancho (mm)	18.8 ± 0.2 (11)	16.2 ± 0.1 (6)	15.5 ± 0.1 (24)	17.2 ± 0.2 (4)	13.0 ± 0.1 (10)	12.6 ± 0.1 (8)	12.7 ± 0.1 (25)	11.0 ± 0.1 (5)
Peso (g)	5.2 ± 0.2 (5)	3.1 ± 0.1 (4)	2.6 ± 0.1 (24)	3.0 ± 0.0 (2)	1.7 ± 0.1 (8)	1.7 ± 0.1 (5)	1.6 ± 0.1 (21)	1.1 ± 0.0 (5)
Puesta								
Tamaño	2.9 ± 0.1 (7)	3.3 ± 0.3 (3)	2.6 ± 0.1 (12)	5.0 (1)	2.0 ± 0.3 (5)	2.5 ± 0.2 (6)	2.0 ± 0.0 (16)	2.5 ± 0.5 (2)
Ritmo	-	D	A	-	A	-	A	A
Periodos								
De incubación (días)	16.0 (1)	14.0 (1)	12.8 ± 0.2 (5)	-	13.3 ± 0.3 (4)	-	14.6 ± 0.2 (4)	13.0 ^a (1)
Con pollos (días)	14.7 ± 1.2 (3)	13.0 ± 0.0 (2)	12.3 ± 0.6 (5)	15.0 (1)	13.0 (1)	-	12.0 ± 0.3 (6)	-
Productividad								
Número de volantones por nido activo	1.7 ± 0.6 (6)	2.0 ± 1.0 (3)	1.3 ± 0.4 (12)	4.0 (1)	0.5 ± 0.5 (4)	1.4 ± 0.6 (5)	0.8 ± 0.2 (19)	0.0 (2)
Número de volantones por nido exitoso	2.5 ± 0.5 (4)	3.0 ± 0.0 (2)	2.7 ± 0.2 (6)	4.0 (1)	2.0 (1)	2.3 ± 0.3 (3)	1.7 ± 0.2 (9)	-

^a ≥13 días.

Tabla 4. Medidas de los huevos, tamaño y ritmo de puesta, duración de los periodos reproductivos y productividad de ocho especies de Tyrannidae durante cuatro estaciones reproductivas consecutivas en la Reserva de Ñacuñán. Los datos se expresan como promedio ± error estándar, con el tamaño de muestra entre paréntesis. D: puesta diaria, A: puesta en días alternos.

Tabla 5. Características de los pollos después del nacimiento para siete especies de Tyrannidae que nidifican en la Reserva de Ñacuñán. El peso de los pollos al nacer (día 0) se indica como promedio \pm error estándar, con el tamaño de muestra entre paréntesis.

Especies	Pico	Comisuras rictales	Paladar	Piel	Plumón	Patas	Peso (g)
<i>Xolmis coronata</i>	naranja amarillento	amarillo	naranja amarillento	naranja	gris	naranja	4.7 \pm 0.3 (4)
<i>Tyrannus savana</i>	naranja	amarillo anaranjado	naranja	naranja	crema	naranja	2.1 \pm 0.1 (2)
<i>Griseotyrannus aurantioatrocristatus</i>	naranja	amarillo anaranjado	naranja	gris rojizo	crema pálido	naranja	2.2 \pm 0.1 (6)
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	rosa	blanco amarillento		naranja rojizo	gris	naranja grisáceo	4.5 \pm 0.0 (2)
<i>Sublegatus modestus</i>	amarillo grisáceo	amarillo	amarillo anaranjado	marrón grisáceo	crema claro	gris verdoso	1.2 \pm 0.2 (3)
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	amarillo	amarillo	naranja	gris oscuro	crema claro		
<i>Stigmatura budytoides</i>	gris amarillento	amarillo	amarillo	gris rojizo	amarillo claro	gris oscuro	1.2 \pm 0.0 (4)

DISCUSIÓN

En general, las fechas extremas de puesta coincidieron con lo indicado por Narosky y Salvador (1998) para distintas áreas de Argentina. La cronología reproductiva de *Griseotyrannus aurantioatrocristatus* y *Stigmatura budytoides* siguió el patrón general observado para las especies de Tyrannidae de América del Norte (Murphy 1989). Este autor encontró una alta correlación entre la fecha promedio de puesta y la distancia de migración entre las áreas de invernada y las de cría. En Ñacuñán, *Stigmatura budytoides* es una especie sedentaria (Marone 1992, Lopez de Casenave 2001) que nidificó mayoritariamente a comienzos de la primavera. *Griseotyrannus aurantioatrocristatus*, por el contrario, es residente estival (Marone 1992, Lopez de Casenave 2001) y migra al norte durante el invierno (principalmente al oeste de la Amazonia; Fjeldså y Krabbe 1990). La mayor parte de las puestas de esta especie se iniciaron al principio del verano.

Es común encontrar variaciones temporales en el comportamiento reproductivo de las aves que dependen de las condiciones ambientales y de la disponibilidad de alimento (Murphy 1986, Rotenberry y Wiens 1991, Grant et al. 2000, Ahumada 2001). Posiblemente siguiendo ese patrón, algunos Tyrannidae de Ñacuñán nidificaron de forma más intensa en ciertos años del periodo de estudio, principalmente en 1997-1998. Estas variaciones intera-

nuales podrían estar relacionadas con las contrastantes condiciones meteorológicas de las cuatro temporadas reproductivas estudiadas (e.g., 1995-1996 fue la más seca y calurosa, y 1997-1998 la más húmeda y con temperaturas promedio más bajas). En el caso de *Anairetes flavirostris*, aunque ha sido considerada una especie invernante en Ñacuñán (Marone 1992, Lopez de Casenave 2001), algunas parejas nidificaron en la reserva tras la temporada más lluviosa del periodo de estudio (que coincidió con el fenómeno de El Niño de 1997-1998; Jaksic 2001). El estatus de residencia de esta especie en Ñacuñán parece haber variado en las últimas décadas. Contreras (1979) consideró a esta especie residente permanente abundante, mientras que durante las décadas de 1980 y 1990 se la observó únicamente en invierno, e incluso estuvo ausente en algunos inviernos (Marone 1992, Lopez de Casenave 2001). La nidificación de algunas parejas de *Anairetes flavirostris* en la reserva durante 1998-1999, por lo tanto, podría estar relacionada con una mayor productividad de jóvenes durante la favorable temporada previa.

Myiarchus tyrannulus es la única de las ocho especies estudiadas que nidifica en huecos, principalmente de árboles (Narosky y Salvador 1998). Aunque no es una especie abundante en la reserva, su presencia sí es habitual (Lopez de Casenave 2001). Por lo tanto, la observación anecdótica de un nido de esta especie en una estructura de origen humano

parece estar relacionada con la escasez de huecos naturales en Ñacuñán, como ha sido señalado anteriormente (Mezquida 2001). Las otras especies de Tyrannidae nidificaron principalmente sobre algarrobo, chañar y arbustos altos. En otras zonas de Argentina estas aves también utilizan esas plantas, además de otros árboles y arbustos (e.g., *Celtis spinosa*, *Acacia* sp., *Eucalyptus* sp., *Parkinsonia* sp.; ver Fraga 1977, Narosky y Salvador 1998, de la Peña 2001). En Ñacuñán, *Griseotyrannus aurantioatrocristatus* y *Stigmatura budytoides* utilizaron casi exclusivamente el chañar como sitio de nidificación. Este pie vegetal es relativamente abundante en el ambiente y parece presentar una estructura adecuada para sostener los nidos (Mezquida y Marone 2000; Mezquida, datos no publicados). Además, el escaso follaje de este árbol puede favorecer la visibilidad de los alrededores del nido y, por lo tanto, la detección de depredadores. En general, los tiránidos son especies agresivas que defienden activamente el nido ante la presencia de depredadores (Bent 1942) y, en muchos casos, nidifican en zonas abiertas y con amplia visibilidad (Murphy 1983, Murphy et al. 1997, Wilson y Cooper 1998). En este sentido, las especies que presentaron mayor éxito reproductivo en Ñacuñán fueron las de la familia Tyrannidae, principalmente las de mayor tamaño como *Griseotyrannus aurantioatrocristatus* (Mezquida y Marone 2001).

Griseotyrannus aurantioatrocristatus y *Stigmatura budytoides* utilizaron chañares de mayor tamaño que los disponibles en el ambiente, pero no se observaron diferencias en las características del sitio de nidificación entre los nidos fracasados y los exitosos. A pesar de que el tamaño muestral de estas comparaciones es bajo, los resultados están en consonancia con lo encontrado en un estudio más detallado sobre la selección del sitio de nidificación para otras especies que nidifican en la reserva (Mezquida 2000).

De las ocho especies de Tyrannidae incluidas en este estudio, *Tyrannus savana*, *Griseotyrannus aurantioatrocristatus*, *Myiarchus tyrannulus* y *Pyrocephalus rubinus* han sido citadas como anfitriones de *Molothrus bonariensis* (ver Narosky y Salvador 1998). En Ñacuñán, sin embargo, no se observaron nidos de Tyrannidae parasitados por esta especie. *Molothrus bonariensis* es poco abundante en la reserva y su presencia está relacionada con la actividad

humana (Lopez de Casenave 2001; Mezquida, obs. pers.). Dentro de la reserva se han observado escasos eventos de parasitismo por esta especie, principalmente en nidos situados junto a la estación biológica (e.g., de *Diuca diuca*; Mezquida, datos no publicados).

En passeriformes, el intervalo de puesta de los huevos es habitualmente de 1–2 días (Astheimer 1985, Oppenheimer et al. 1996), aunque se han observado interrupciones durante la puesta de los huevos relacionadas con las condiciones ambientales y la disponibilidad de alimento (Bryant 1975, Nilsson y Svensson 1993). El ritmo de puesta de los huevos en la mayoría de las especies de Tyrannidae es cada 2 días (Skutch 1960, Astheimer 1985). De igual manera, la mayor parte de los tiránidos de Ñacuñán realizaron la puesta de los huevos en días alternos (Mezquida y Marone 2000). Sin embargo, algunas de estas especies parecen mostrar una variación regional en el intervalo de puesta. Por ejemplo, de la Peña (1995) indica que *Griseotyrannus aurantioatrocristatus* y *Sublegatus modestus* ponen los huevos en días consecutivos en el centro–este de Argentina (ver también Narosky y Salvador 1998, Mezquida y Marone 2000, para una variación similar en *Serpophaga subcristata*). Por otra parte, el intervalo de puesta de los huevos en *Pyrocephalus rubinus* fue de 1 día en la provincia de Buenos Aires (Argentina) (Fraga 1977, Mason 1985) y en Ecuador (Marchant 1960), y de 2 días en el sur de Estados Unidos (Taylor y Hanson 1970). Estas variaciones podrían estar relacionadas con la disponibilidad de alimento y quizás tener algún efecto en la productividad, pero para resolver estos interrogantes sería necesario llevar a cabo un estudio más detallado.

AGRADECIMIENTOS

L. Marone aportó consejos y comentarios fundamentales para el desarrollo de este estudio. Agradecemos a I. Lazo, J. Lopez de Casenave, V. R. Cueto y F. Milesi por sus sugerencias y apoyo. Varios estudiantes también contribuyeron con su ayuda durante parte del trabajo de campo. L. Marone revisó críticamente una primera versión del manuscrito. Los comentarios de I. Lazo y dos revisores anónimos mejoraron una versión posterior de este trabajo. El autor recibió una beca predoctoral del Programa MUTIS del Instituto de Cooperación Iberoamericana (ICI) durante su estancia en Argentina. El trabajo de campo fue parcialmente financiado por Sigma Xi, The Scientific Research Society.

Contribución número 26 del Grupo de Investigación en Ecología de Comunidades de Desierto (Ecodes), UF&EV, IADIZA, Argentina.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- AHUMADA JA (2001) Comparison of the reproductive biology of two Neotropical wrens in an unpredictable environment in northeastern Colombia. *Auk* 118:191–210
- ASTHEIMER LB (1985) Long laying intervals: a possible mechanism and its implications. *Auk* 102:401–409
- BADYAEV AV Y GHALAMBOR CK (2001) Evolution of life histories along elevational gradients: trade-off between parental care and fecundity. *Ecology* 82:2948–2960
- BENT A (1942) *Life history of North American flycatchers, larks, swallows, and their allies*. United States National Museum Bulletin 179. Smithsonian Institution, Washington DC
- BRAWN JD (1991) Environmental effects of variation and covariation in reproductive traits of Western Bluebirds. *Oecologia* 86:193–201
- BRYANT DM (1975) Breeding biology of House Martins *Delichon urbica* in relation to aerial insect abundance. *Ibis* 117:180–216
- CONTRERAS JR (1979) Lista faunística preliminar de los vertebrados de la Reserva Ecológica de Ñacuñán. *Cuaderno Técnico de IADIZA* 5:39–47
- FJELDSÅ J Y KRABBE N (1990) *Birds of the high Andes*. Apollo Books y Zoological Museum, Svendborg y Copenhagen
- FRAGA R (1977) Notas sobre la reproducción del churrinche (*Pyrocephalus rubinus*). *Hornero* 11:380–383
- GRANT PR, GRANT BR, KELLER LF Y PETREN K (2000) Effects of El Niño events on Darwin's Finch productivity. *Ecology* 81:2442–2457
- JAKSIC FM (2001) Ecological effects of El Niño in terrestrial ecosystems of western South America. *Ecography* 24:241–250
- LAZO I Y ANABALÓN J (1991) Nesting of the Common Diuca finch in the central Chilean scrub. *Wilson Bulletin* 103:143–146
- LOPEZ DE CASENAVE J (2001) *Estructura gremial y organización de un ensamble de aves del desierto del Monte*. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires
- MARCHANT SA (1960) The breeding of some S. W. Ecuadorian birds. *Ibis* 102:349–382
- MARONE L (1992) Estatus de residencia y categorización trófica de las especies de aves en la Reserva de la Biosfera de Ñacuñán, Mendoza. *Hornero* 13:207–210
- MARONE L, LOPEZ DE CASENAVE J Y CUETO VR (2000) Granivory in southern South American deserts: conceptual issues and current evidence. *BioScience* 50:123–132
- MARTIN TE (1996) Life history evolution in tropical and south temperate birds: what do we really know? *Journal of Avian Biology* 27:263–272
- MARTIN TE Y GEUPEL GR (1993) Nest-monitoring plots: methods for locating nests and monitoring success. *Journal of Field Ornithology* 64:507–519
- MASON P (1985) The nesting biology of some passerines of Buenos Aires. *Ornithological Monographs* 36:954–972
- MEZQUIDA ET (2000) *Ecología reproductiva de un ensamble de aves del desierto del Monte central, Argentina*. Tesis doctoral, Universidad Autónoma, Madrid
- MEZQUIDA ET (2001) La reproducción de algunas especies de Dendrocolaptidae y Furnariidae en el desierto del Monte central, Argentina. *Hornero* 16:23–30
- MEZQUIDA ET Y MARONE L (2000) Breeding biology of Gray-crowned Tyrannulet in the Monte desert, Argentina. *Condor* 102:205–210
- MEZQUIDA ET Y MARONE L (2001) Factors affecting nesting success of a bird assembly in the central Monte Desert, Argentina. *Journal of Avian Biology* 32:287–296
- MURPHY MT (1983) Nest success and nesting habits of Eastern Kingbirds and other flycatchers. *Condor* 85:208–219
- MURPHY MT (1986) Temporal components of reproductive variability in Eastern Kingbirds (*Tyrannus tyrannus*). *Ecology* 67:1483–1492
- MURPHY MT (1989) Life history variability in North American breeding tyrant flycatchers: phylogeny, size, or ecology? *Oikos* 54:3–14
- MURPHY MT, CUMMINGS CL Y PALMER MS (1997) Comparative analysis of habitat selection, nest site and nest success by Cedar Waxwings (*Bombycilla cedrorum*) and Eastern Kingbirds (*Tyrannus tyrannus*). *American Midland Naturalist* 138:344–356
- NAROSKY T Y SALVADOR S (1998) *Nidificación de las aves argentinas. Tyrannidae*. Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires
- NICE MM (1954) Problems of incubation periods in North American birds. *Condor* 56:173–197
- NILSSON JA Y SVENSSON E (1993) The frequency and timing of laying gaps. *Ornis Scandinavica* 24:122–126
- OCHOA DE MASRAMÓN D (1969) Contribución al estudio de las aves de San Luis. *Hornero* 11:33–45
- OPPENHEIMER SD, PEREYRA ME Y MORTON ML (1996) Egg laying in Dusky Flycatchers and White-crowned Sparrows. *Condor* 98:428–430
- DE LA PEÑA M (1995) *Ciclo reproductivo de las aves argentinas. Primera parte*. Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe
- DE LA PEÑA M (2001) Nidificación de algunas especies de aves en el este de la provincia de Catamarca, Argentina. *Hornero* 16:17–21
- RIDGELY RS Y TUDOR G (1994) *The birds of South America. Volume 2*. University of Texas Press, Austin

- ROTENBERRY JT Y WIENS JA (1991) Weather and reproductive variation in shrubsteppe sparrows: a hierarchical analysis. *Ecology* 72:1325–1335
- SKUTCH AF (1960) *Life histories of Central American birds, volume 1*. Pacific Coast Avifauna 34. Cooper Ornithological Society, Berkeley
- TAYLOR WK Y HANSON H (1970) Observations on the breeding biology of the Vermilion Flycatcher in Arizona. *Wilson Bulletin* 82:315–319
- WILSON RR Y COOPER RJ (1998) Acadian Flycatcher nest placement: does placement influence reproductive success? *Condor* 100:673–679