

CARACTERÍSTICAS DEL SITIO DE NIDIFICACIÓN DEL HORNERO (*Furnarius rufus*) REPORTADAS POR CIENTÍFICOS Y CIENTÍFICAS CIUDADANAS A LO LARGO DE SU DISTRIBUCIÓN

Lucia Montesana^{1,2*} & Nico M. Adreani^{1,2}

¹Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Uruguay

²Max Planck Institute of Animal Behavior, Konstanz, Germany

*lucia.montesana@fcien.edu.uy

RESUMEN: Los nidos proporcionan un lugar seguro para los huevos y la descendencia, ofrecen camuflaje y defensa frente a depredadores, y también pueden ayudar a moderar el microambiente. Aunque la mayoría de los nidos cumplen funciones similares, sus características pueden variar ampliamente entre y dentro una misma especie. La arquitectura del nido está en gran medida condicionada por la genética, mientras que las características del sitio de nidificación están más fuertemente moldeadas por factores externos y, por lo tanto, se espera que varíen según las condiciones ambientales. Sin embargo, la mayor parte de la evidencia de este patrón proviene de estudios comparativos entre especies, y la variación espacial a gran escala dentro de las especies sigue siendo poco estudiada. Aquí describimos las características del sitio de nidificación de 13,325 nidos de Hornero (*Furnarius rufus*) reportados por científicos y científicas ciudadanos/as a lo largo de toda la distribución de la especie. Caracterizamos la altura del nido, el tipo de sustrato (natural vs. artificial) y la cobertura del nido (cubierto vs. descubierto) en áreas urbanas, rurales y naturales. También examinamos cómo la altura del nido y su cobertura variaban a lo largo de gradientes latitudinales y longitudinales dentro de cada ambiente, así como la relación entre la cobertura del nido y la altura del nido en estos tres contextos ambientales. Encontramos que la altura de los nidos tendieron a ser similares en áreas naturales, rurales y urbanas; que los horneros de áreas rurales y urbanas construyeron con mayor frecuencia sus nidos sobre sustratos artificiales, mientras que en áreas naturales los nidos se construyeron más a menudo sobre sustratos naturales; que los nidos descubiertos fueron más comunes en áreas urbanas y rurales, mientras que en áreas naturales los nidos cubiertos y descubiertos ocurrieron en proporciones similares; que la altura y la cobertura de los nidos variaron geográficamente, especialmente en poblaciones rurales y urbanas; y que, independientemente del contexto ambiental, los nidos ubicados a mayor altura y construidos sobre sustratos artificiales tuvieron mayor probabilidad de estar descubiertos que aquellos más cercanos al suelo o construidos sobre sustratos naturales. En conjunto, nuestros resultados muestran que los horneros presentan una notable flexibilidad en las características del sitio de nidificación a través de distintos ambientes, lo que plantea interrogantes sobre si esta variación refleja preferencias por determinados sitios de nidificación, la disponibilidad de sitios reproductivos, o ambas cosas.

PALABRAS CLAVE: *biología de nidificación, Furnariidae, nidos en domo, reproducción, suboscino*

La mayoría de las especies de aves utilizan nidos (Fang et al. 2018). Los nidos proporcionan un sustrato seguro para los huevos y las crías, ofrecen camuflaje y protección frente a los depredadores, y ayudan a

regular el microambiente (e.g., la temperatura; Collias & Collias 1986). Si bien la mayoría de los nidos cumplen funciones similares, sus características pueden variar considerablemente entre especies y dentro de

una misma especie, lo que podría influir en el éxito reproductivo individual (Hansell 2000; revisado por Mainwaring et al. 2014). Sin embargo, en comparación con otros aspectos de la investigación en aves, sabemos poco sobre la biología de nidificación (Deeming & Reynolds 2016, Mainwaring et al. 2016, Perez et al. 2023), en parte debido a la visión, sostenida durante mucho tiempo, de que la construcción de nidos es un comportamiento instintivo y poco flexible (Guillette & Healy 2015, Healy et al. 2023).

A comparación de la arquitectura del nido, que está sujeta a fuertes restricciones genéticas, las características del sitio de nidificación suelen estar más influenciadas por factores externos (Fang et al. 2018), como la disponibilidad de sitios para nidificar, el riesgo de depredación y el clima, entre otros (Collias & Collias 1986, Hansell 2005, Martin et al. 2017). Por ejemplo, los sitios de nidificación en ambientes urbanos incluyen tanto oportunidades naturales (i.e., vegetación nativa y exótica) como artificiales (i.e., estructuras de origen antrópico), mientras que las áreas naturales tienden a ofrecer únicamente oportunidades de nidificación naturales (revisado por Reynold et al. 2019). Asimismo, se espera que la altura del nido esté relacionada con el riesgo de depredación y la perturbación humana, ya que se considera que los nidos ubicados a mayor altura son menos accesibles para los depredadores terrestres y/o los peatones (e.g., Wang et al. 2008, Becker & Weisberg 2014, revisado por Sheard et al. 2024), mientras que se espera que la cobertura del nido influya en su ocultamiento frente a los depredadores aéreos (discutido por Jara et al. 2020). Además, dado que la temperatura puede influir fuertemente en la viabilidad embrionaria, se espera que los nidos de las aves ajusten su exposición al sol de acuerdo con la ubicación geográfica (revisado por Mainwaring et al. 2016). En ambientes templados, los nidos suelen ubicarse en sitios que se calientan más rápidamente y retienen el calor durante más tiempo que aquellos de ambientes tropicales (revisado por Mainwaring et al. 2016). En consecuencia, se espera que las características de los nidos varíen de manera adaptativa en respuesta a condiciones ambientales predecibles. Sin embargo, la mayor parte de la evidencia que respalda esta idea proviene de estudios comparativos entre especies (revisado por Mainwaring 2017). La variación espacial a gran escala dentro de una misma especie ha sido mucho menos explorada (revisado por Mainwaring 2017). Entre las excepciones se encuentran los estudios sobre el Gorrión (*Passer domesticus*), el Herrerillo Común (*Cyanistes caeruleus*) y el Carbonero Común (*Parus major*). Estas especies que nidifican

en cavidades han sido ampliamente estudiadas en toda Europa y presentan una considerable variación en las características de nidificación. Se reproducen en ambientes naturales, rurales y urbanos, utilizan estructuras naturales (e.g., cavidades en árboles) y artificiales (e.g., cajas nido de cemento y tuberías), y seleccionan los sitios de nidificación en función de la presencia o ausencia de individuos conespecíficos y heteroespecíficos, entre otros factores (Gorrión: e.g., Indykiewicz 1991; Herrerillo Común y Carbonero Común: revisado por Mainwaring 2017). Si bien esta información es muy valiosa, refleja principalmente las características de nidificación de especies que dependen de cavidades preexistentes, en su mayoría cajas nido provistas por investigadoras/es. En consecuencia, carecemos de información sobre las características de los sitios de nidificación de especies que construyen sus propias cavidades. Se necesitan estudios que examinen la variación de las características de los sitios de nidificación a lo largo de toda el área de distribución de estas especies para comprender mejor cómo las aves adaptan sus comportamientos de construcción a las condiciones ambientales actuales.

Furnariidae, también conocidos como furnáridos, es una familia diversa de aves suboscinas de tamaño pequeño a mediano distribuida en el Neotrópico (Winkler et al. 2020). Los furnáridos construyen una gran diversidad de tipos de nidos, incluidos nidos cerrados y complejos (Winkler et al. 2020), los cuales han sido identificados como el tipo de nido ancestral entre las aves passeriformes (revisado por Mainwaring et al. 2023). En particular, el Hornero (*Furnarius rufus*) se distribuye ampliamente en ambientes naturales, rurales y urbanos de Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay y Uruguay (Remsen & Bonan 2020). Los horneros suelen reproducirse en hábitats abiertos y semiabiertos, como pastizales, sabanas, pasturas, campos agrícolas, banquinas, jardines y ambientes urbanos (Remsen & Bonan 2020). Los nidos son construidos por machos y hembras con barro, paja y materia fecal de animales (Fig. 1; Fraga 1980, Massoni et al. 2012). La mayoría de los individuos construye un nido nuevo en cada temporada reproductiva, a menudo cerca de nidos anteriores, en concordancia con su fuerte territorialidad durante todo el año y la persistencia de los nidos viejos durante varios años (Fraga 1980). La construcción del nido suele comenzar al menos dos o tres meses antes de la puesta de huevos (e.g., Fraga 1980), aunque su duración varía considerablemente entre parejas (el proceso de construcción puede durar entre 8–14 días y varios meses; datos no publicados). Los nidos viejos de Hornero pueden persistir durante varios años y ser

utilizados por otros animales (revisado por Montesana et al. 2024). Entre los depredadores de nidos se incluyen aves rapaces (Chimango, *Daptrius chimango*; Águila Mora, *Geranoaetus melanoleucus*; Taguató, *Rupornis magnirostris*; Carancho, *Caracara plancus*), mamíferos (Comadreja Overa, *Didelphis albiventris*; Gato Doméstico, *Felis catus* —este último también depreda adultos fuera del nido—) y serpientes (e.g., *Philodryas patagoniensis*; Fraga 1980, Mason 1985, Salvador 2016, Garreta & Rivas-Ortiz 2026, WikiAves 2026). A pesar de la amplia distribución de la especie, la única información disponible sobre las características de los sitios de nidificación del Hornero proviene de dos estudios. Mason (1985) informó una altura media de los nidos de 2.6 ± 1.2 m (rango: 1.2–4.9 m) para 17 nidos encontrados en dos áreas rurales de la provincia de Buenos Aires, Argentina, mientras que Schaaf et al. (2018) reportaron que los nidos de hornero ubicados en latitudes más bajas (e.g., San Salvador de Jujuy, provincia de Jujuy, Argentina) tendían a estar cubiertos en comparación con los nidos ubicados en latitudes más altas (e.g., ciudad de La Plata, provincia de Buenos Aires, Argentina). Sin embargo, dado que los individuos pueden elegir dónde construir sus nidos en una amplia variedad de ambientes, se espera que los horneros exhiban una considerable flexibilidad en la altura de sus nidos y en otras características del sitio de nidificación.

Cuantificar la variación en las características de los nidos a lo largo de toda el área de distribución de una especie representa un desafío. Una forma de abordar esta tarea es involucrar al público en la investigación científica. Este enfoque colectivo, conocido como ciencia ciudadana, ofrece la gran ventaja de generar grandes volúmenes de datos a escalas espaciales amplias. En ornitología, las iniciativas de ciencia ciudadana son ampliamente utilizadas para identificar especies de aves (e.g., iNaturalist 2025), registrar observaciones en tiempo real que mejoran nuestra comprensión de los patrones migratorios y la distribución de las especies (eBird: Sullivan et al. 2009), documentar colisiones entre aves y ventanas (revisado por Loss et al. 2023) y recopilar registros de nidificación de numerosas especies (e.g., NestWatch, Cornell Lab of Ornithology: Bailey et al. 2024), entre otros.

En este estudio descriptivo reportamos las características de los sitios de nidificación del Hornero a lo largo de toda su distribución mediante un enfoque de ciencia ciudadana. Este enfoque nos permitió caracterizar (1) el tipo de sustrato del nido (i.e., si el nido fue construido sobre estructuras naturales o artificiales de origen antrópico; Fig. 1A), (2) la altura del nido (i.e., metros sobre el suelo) y (3) la cobertura del nido (i.e., si

el nido estaba protegido o no por una estructura natural o artificial; Fig. 1B) en ambientes urbanos, rurales y naturales. También examinamos cómo la altura y la cobertura de los nidos variaban a lo largo de gradientes latitudinales y longitudinales dentro de cada tipo de ambiente (i.e., rural, urbano y natural). Estas dos variables geográficas están fuertemente correlacionadas con factores abióticos como la temperatura, la precipitación, el viento y la elevación: desde el sur de Brasil hasta el centro y sur de Argentina, las temperaturas generalmente disminuyen, las precipitaciones decrecen progresivamente y la intensidad del viento tiende a aumentar. Asimismo, la elevación cambia desde las regiones costeras y de llanura de Brasil, Uruguay y el este de Argentina hasta los altos Andes del oeste de Argentina y Bolivia. Durante la temporada reproductiva del Hornero, este gradiente altitudinal se asocia con temperaturas más elevadas, menores precipitaciones y, en general, vientos de menor intensidad en las regiones montañosas. Por último, examinamos las relaciones entre (4) la cobertura y la altura del nido y (5) la cobertura y el tipo de sustrato para los nidos registrados en estos tres contextos ambientales. Si bien reconocemos la naturaleza descriptiva de nuestro estudio, definimos cinco predicciones orientadoras para estructurar los análisis e interpretar los resultados. En primer lugar, predijimos que los nidos

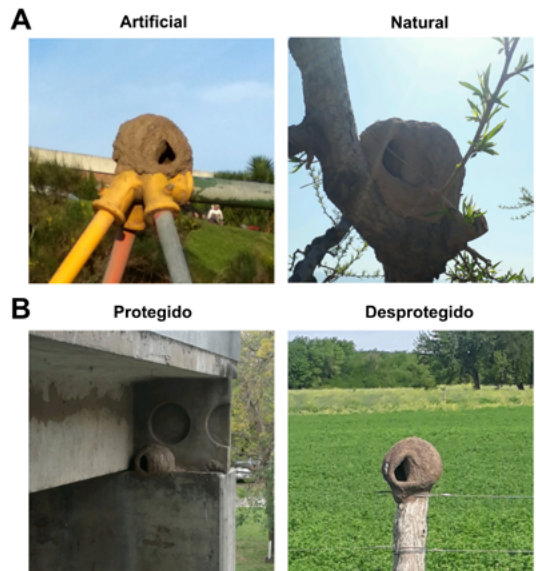


Figura 1. Ejemplos de dos características del sitio de nidificación del Hornero (*Furnarius rufus*) registradas por personas participantes de ciencia ciudadana en áreas naturales, rurales y urbanas de Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay y Uruguay: (A) tipo de sustrato del nido (i.e., si el nido fue construido sobre una estructura natural o artificial de origen antrópico), y (B) cobertura del nido (i.e., si el nido estaba cubierto o no por una estructura natural o artificial). Las fotografías fueron enviadas por las personas participantes mediante una aplicación para teléfonos inteligentes.

en áreas naturales serían construidos principalmente sobre estructuras naturales, en comparación con los de áreas rurales y urbanas, debido a que los sitios adecuados para nidificar son más escasos en las ciudades (revisado por Reynolds et al. 2019). También esperamos que los nidos en áreas rurales fueran construidos sobre una mayor proporción de sustratos naturales que los de áreas urbanas, ya que estos sustratos probablemente sean más comunes en ambientes rurales. En segundo lugar, predijimos que la altura de los nidos sería menor en áreas naturales y rurales que en áreas urbanas, porque se considera que los nidos ubicados a mayor altura son menos accesibles para depredadores terrestres (e.g., gatos) y/o peatones (Jara et al. 2020), y porque la detección de los nidos por parte de los depredadores generalmente disminuye con el aumento de la urbanización (meta-análisis de Vincze et al. 2017). También predijimos que, para reducir la exposición al sol, los nidos ubicados en latitudes más bajas (i.e., más cercanas al Ecuador) y longitudes más altas (i.e., hacia los Andes) serían construidos a menor altura que aquellos ubicados en latitudes más altas y longitudes más bajas. En tercer lugar, si la cobertura del nido refleja adaptaciones comportamentales de los horneros para evitar la depredación y/o condiciones climáticas adversas, predijimos que la mayoría de los nidos estarían cubiertos en los tres contextos ambientales. Además, los nidos de Hornero ubicados más cerca del Ecuador tienden a encontrarse en áreas con mayor cobertura vegetal (Schaaf et al. 2018). Por lo tanto, predijimos que los nidos ubicados en latitudes más bajas y longitudes más altas estarían cubiertos con mayor frecuencia que aquellos ubicados en latitudes más altas y longitudes más bajas. En cuarto lugar, si la cobertura del nido proporciona un mejor ocultamiento frente a los depredadores aéreos (discutido por Jara et al. 2020), predijimos que los nidos ubicados a mayor altura presentarían una mayor cobertura que los nidos situados a menor altura. No predijimos diferencias en esta relación entre áreas naturales, rurales y urbanas. Finalmente, predijimos que los nidos sin cobertura serían construidos principalmente sobre estructuras artificiales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Recolección de datos

Recolectamos datos de 13,325 nidos a lo largo de toda el área de distribución de la especie entre octubre de 2018 y octubre de 2019. Utilizando una aplicación gratuita para teléfonos inteligentes desarrollada en castellano y portugués, 1300 personas participantes de ciencia ciudadana de Argentina, Bolivia, Brasil,

Paraguay y Uruguay recolectaron datos sobre nidos de Hornero. La aplicación consistía en un proceso de ocho pasos mediante el cual las personas usuarias respondían preguntas de opción múltiple *in situ* cada vez que encontraban un nido. Las preguntas fueron cuidadosamente diseñadas para garantizar una interpretación inequívoca y, cuando fue necesario, estuvieron acompañadas de esquemas explicativos. Para este estudio utilizamos datos correspondientes a cuatro características del sitio de nidificación: contexto ambiental (i.e., urbano —ciudades pequeñas y grandes—; rural —áreas con producción agroindustrial y agroecosistemas—; o natural —áreas no modificadas por el ser humano—), sustrato, altura y cobertura. A partir de las coordenadas GPS de los nidos, también obtuvimos información geográfica como la latitud (rango mín. - máx.: -10.281, -43.405) y la longitud (rango mín. - máx.: -37.284, -69.407). Para más detalles sobre la curación y validación de los datos, véase Adreani et al. 2022, 2025.

En un estudio previo, solo el 3.8% de los nidos reportados se encontraba a menos de 25 m de otro nido reportado, lo que indica que, si hubo pseudorreplicación debido a que varias personas informaron el mismo nido o una misma persona registró varios nidos pertenecientes a la misma pareja de horneros, este efecto fue mínimo (véase también Adreani et al. 2022).

Análisis de datos

Determinamos el número de nidos construidos sobre sustratos artificiales y naturales, el número de nidos cubiertos y descubiertos, y calculamos la media y el desvío estándar (media $\pm$ DE) de la altura de los nidos en ambientes urbanos, rurales y naturales.

Evaluamos si las características de los nidos diferían entre contextos ambientales. En primer lugar, para analizar las diferencias en el sustrato utilizado para la construcción de los nidos entre contextos, construimos un modelo lineal generalizado mixto con distribución binomial, utilizando el sustrato del nido (niveles: natural, artificial) como variable respuesta, el contexto ambiental como factor fijo y el ID del usuario como factor aleatorio. En segundo lugar, para evaluar las diferencias en la altura de los nidos entre áreas naturales, rurales y urbanas a lo largo de gradientes latitudinales y longitudinales, construimos un modelo lineal mixto con la altura del nido como variable respuesta, el contexto ambiental (niveles: urbano, rural, natural) como factor fijo, la latitud estandarizada y la longitud estandarizada como covariables, su interacción, la interacción entre el contexto ambiental y tanto la latitud como la longitud, y el ID del usuario como factor aleatorio. En

tercer lugar, para evaluar las diferencias en la cobertura de los nidos entre contextos a lo largo de gradientes latitudinales y longitudinales, construimos otro modelo lineal generalizado mixto con distribución binomial, utilizando la cobertura del nido (niveles: sí, no) como variable respuesta, el contexto ambiental como factor fijo, la latitud estandarizada y la longitud estandarizada como covariables, su interacción, la interacción entre el contexto ambiental y tanto la latitud como la longitud, y el ID del usuario como factor aleatorio. En cuarto lugar, para evaluar la relación entre la cobertura y la altura de los nidos en estos tres contextos ambientales, construimos un modelo lineal generalizado mixto con distribución binomial, utilizando la cobertura del nido como variable respuesta, la altura del nido como covariable, el contexto ambiental como factor fijo, su interacción y el ID del usuario como factor aleatorio. Finalmente, para evaluar la relación entre la cobertura del nido y el tipo de sustrato en estos tres contextos ambientales, construimos un modelo lineal generalizado mixto con distribución binomial, utilizando la cobertura del nido como variable respuesta, el tipo de sustrato y el contexto ambiental como factores fijos, su interacción y el ID del usuario como factor aleatorio.

Realizamos todos los análisis en R v.4.3.2 (R Core Team 2021) utilizando los paquetes *lme4* (Bates et al. 2015) y *arm* (Gelman & Yu-Sung 2015) bajo un enfoque pseudobayesiano con distribuciones *a priori* no informativas (Korner-Nievergelt et al. 2015). Verificamos los supuestos de los modelos lineales mediante la inspección de gráficos de residuos utilizando el paquete *DHARMa* (Hartig 2024). Utilizamos la función *sim* para simular distribuciones posteriores, extrayendo estimaciones medias, intervalos de credibilidad del 95% y probabilidades posteriores a partir de 10.000 simulaciones (Gelman y Hill 2007). Siguiendo a Korner-Nievergelt et al. (2015), consideramos que los efectos eran estadísticamente relevantes cuando el cero no estaba incluido en los intervalos de credibilidad del 95%.

RESULTADOS

De los 13,325 registros de nidos incorporados a nuestra base de datos, 7667 correspondieron a áreas urbanas, 5138 a áreas rurales y 520 a áreas naturales.

Sustrato del sitio de nidificación

La mayoría de los nidos de Hornero fueron contruidos sobre sustratos artificiales ($n = 7566$) en lugar de sustratos naturales ($n = 5751$). Al examinar el sustrato en relación con el tipo de ambiente donde fueron

registrados los nidos, los horneros de áreas rurales y urbanas construyeron más nidos sobre sustratos artificiales que sobre sustratos naturales (Fig. 2, Tabla 1; rural: $n_{artificial} = 3364$, $n_{natural} = 1774$; urbano: $n_{artificial} = 4095$, $n_{natural} = 3566$). Ambos tipos de ambientes no difirieron en el sustrato utilizado para la construcción

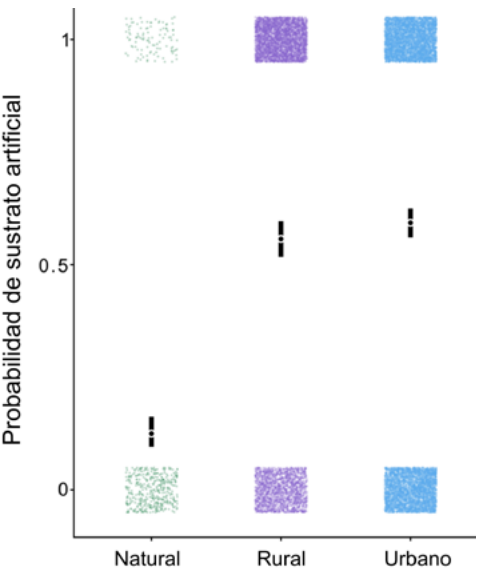


Figura 2. Sustrato del sitio de nidificación (0 = construido sobre una estructura natural; 1 = construido sobre una estructura artificial de origen antrópico) de horneros (*Furnarius rufus*) registrados por personas participantes de ciencia ciudadana en áreas naturales, rurales y urbanas de Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay y Uruguay. Los puntos de colores representan los datos originales para los contextos natural (verde), rural (violeta) y urbano (azul). Los puntos negros y las barras verticales representan las estimaciones del modelo y los intervalos de credibilidad del 95%, respectivamente.

Tabla 1. Resultados de un modelo lineal generalizado mixto que evalúa el sustrato del sitio de nidificación (i.e., si los nidos fueron contruidos sobre estructuras naturales o artificiales de origen antrópico) de horneros (*Furnarius rufus*) en áreas urbanas, rurales y naturales. Los datos utilizados en el modelo corresponden a las características de los sitios de nidificación registradas por personas participantes de ciencia ciudadana en Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay y Uruguay.

Sustrato del sitio de nidificación	
Efectos fijos β	
Intercepto (Natural)	-1.943 (-2.246; -1.642)
Rural	2.175 (1.879; 2.472)
Urbano	2.320 (2.021; 2.609)
Efectos aleatorios σ^2	
Usuario ID	2.727 (2.549; 2.909)

de los nidos (valor de $p = 0.080$). En las áreas naturales, en cambio, los nidos de hornero se encontraron con mayor frecuencia sobre sustratos naturales (Fig. 2, Tabla 1; natural: $n_{\text{artificial}} = 107$, $n_{\text{natural}} = 411$).

Altura del nido

A lo largo de toda su distribución, los nidos de Hornero fueron registrados desde el nivel del mar (i.e., 4,11 m s. n. m.; e.g., en La Paloma, Rocha, Uruguay) hasta aproximadamente 2895.75 m s. n. m. en Sucre, Bolivia (véanse los datos en Montesana & Adreani 2026). Independientemente de la altitud, la altura media de los nidos ($\pm$ DE) fue de 6.669 ± 2.482 m (rango mín. - máx.: 0–15 m). La altura de los nidos difirió estadísticamente entre los nidos ubicados en áreas urbanas, rurales y naturales (Fig. 3A, Tabla 2; media $\pm$ DE: 6.836 ± 2.542 m, 6.482 ± 2.341 m y 6.054 ± 2.694 m, respectivamente); sin embargo, el tamaño del efecto de estas diferencias fue pequeño (Tabla 2).

En las áreas rurales y urbanas, pero no en las naturales, los nidos ubicados más cerca del Ecuador se encontraron a menor altura que aquellos ubicados más al sur (probabilidades posteriores: natural = 0.866; rural = 1; urbano = 0.992; Fig. 3B, Tabla 2). Además, solo en las áreas rurales, y no en las naturales ni urbanas, los nidos ubicados más cerca de los Andes (i.e., hacia el oeste) tendieron a encontrarse a mayor altura que aquellos ubicados más al este (probabilidades posteriores: natural = 0.616; rural = 0.977; urbano = 0.127; Fig. 3C, Tabla 2).

Cobertura del nido

La mayoría de los nidos de hornero no estaban cubiertos ($n_{\text{sin cobertura}} = 8459$; $n_{\text{cubiertos}} = 4866$). Al examinar la cobertura del nido en relación con el tipo de ambiente donde fueron registrados, los nidos sin cobertura fueron más frecuentes en áreas rurales y urbanas (Fig. 4A, Tabla 2; rural: $n_{\text{sin cobertura}} = 3920$; $n_{\text{cubiertos}} = 1218$; urbano: $n_{\text{sin cobertura}} = 4279$; $n_{\text{cubiertos}} = 3388$). En las áreas naturales, en cambio, los nidos sin cobertura y los nidos cubiertos estuvieron representados en igual proporción (Fig. 4A, Tabla 2; $n_{\text{sin cobertura}} = 260$; $n_{\text{cubiertos}} = 260$).

En los tres tipos de ambientes, los nidos ubicados más cerca del Ecuador tendieron a no estar cubiertos en comparación con aquellos ubicados más al sur (probabilidades posteriores: natural = 0.997; rural = 0.996; urbano = 0.967; Fig. 4B, Tabla 2), mientras que en las áreas rurales y urbanas, pero no en las naturales, los nidos ubicados más cerca de los Andes tendieron a estar cubiertos con mayor frecuencia

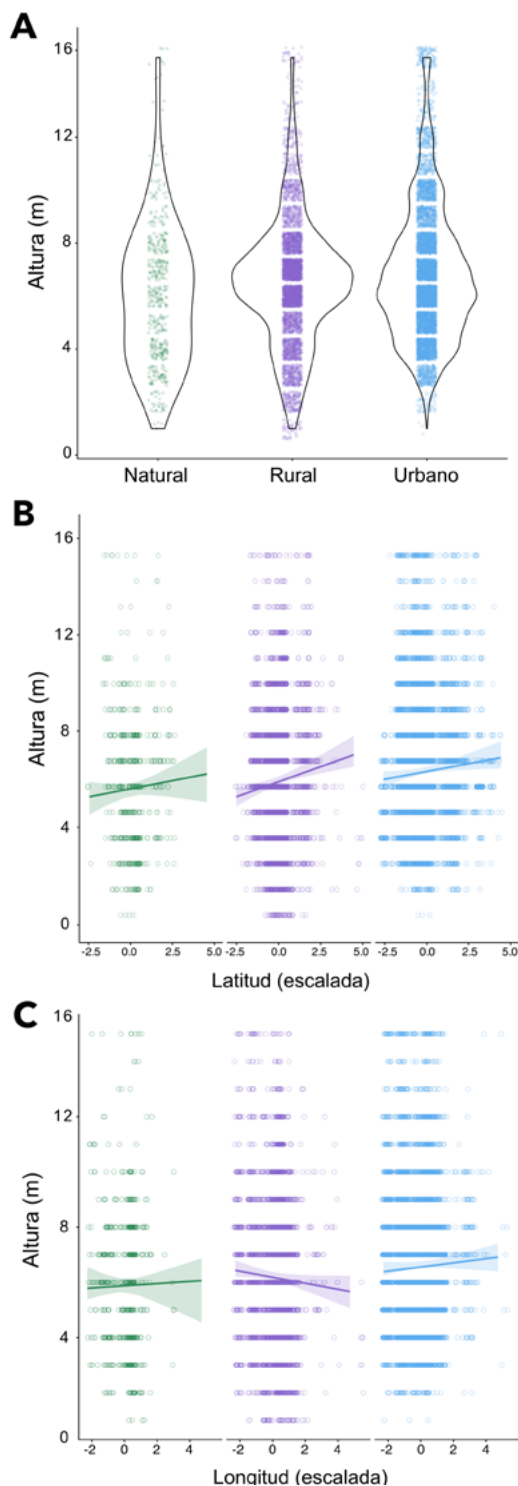


Figura 3. Altura del nido (i.e., metros del nido sobre el suelo) de horneros (*Furnarius rufus*) registrados por personas participantes de ciencia ciudadana en áreas naturales, rurales y urbanas de Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay y Uruguay. Los puntos de colores representan los datos originales para los contextos natural (verde), rural (violeta) y urbano (azul). Las estimaciones medias del modelo están representadas por puntos negros (A) y líneas de colores (B & C), mientras que los intervalos de credibilidad del 95% están representados por barras verticales (A) y bandas de colores (B & C).

(probabilidades posteriores: natural = 0.078; rural = 0.981; urbano = 0.999; Fig. 4C, Tabla 2).

Cobertura del nido en relación con la altura del nido

Los nidos ubicados a mayor altura tuvieron una mayor probabilidad de no estar cubiertos en los tres contextos ambientales (Fig. 5A, Tabla 3).

Cobertura del nido en relación con el tipo de sustrato

En áreas naturales, rurales y urbanas, los nidos contruidos sobre sustratos artificiales estuvieron con mayor frecuencia descubiertos, mientras que los contruidos sobre sustratos naturales estuvieron con mayor frecuencia cubiertos (Fig. 5B, Tabla 3).

Tabla 2. Resultados de un modelo lineal mixto y de un modelo lineal generalizado mixto que evalúan la altura del nido (i.e., metros sobre el suelo) y la cobertura del nido (i.e., si los nidos estaban cubiertos por estructuras naturales o artificiales) de horneros (*Furnarius rufus*) a lo largo de gradientes latitudinales y longitudinales en áreas urbanas, rurales y naturales. Los datos utilizados en cada modelo corresponden a las características de los sitios de nidificación registradas por personas participantes de ciencia ciudadana en Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay y Uruguay.

	Altura del nido	Cobertura del nido
Factores fijos β (95% CrI)		
Intercepto (Natural)	5.881 (5.647; 6.117)	-0.116 (-0.384; 0.149)
Rural	0.348 (0.119; 0.574)	0.958 (0.702; 1.215)
Urbano	0.747 (0.518; 0.974)	0.640 (0.381; 0.897)
Latitud (escalada)	0.134 (-0.104; 0.372)	-0.400 (-0.692; -0.111)
Longitud (escalada)	-0.034 (-0.283; 0.209)	-0.194 (-0.464; 0.076)
Rural * Latitud (escalada)	0.120 (-0.115; 0.358)	0.198 (-0.099; 0.498)
Urbano * Latitud (escalada)	0.001 (-0.231; 0.235)	0.288 (0.001; 0.579)
Rural * Longitud (escalada)	-0.088 (-0.335; 0.163)	0.336 (0.060; 0.616)
Urbano * Longitud (escalada)	0.091 (-0.150; 0.333)	0.383 (0.108; 0.650)
Latitud (escalada)* Longitud (escalada)	0.006 (-0.052; 0.063)	-0.019 (-0.085; 0.047)
Factores aleatorios σ^2 (95% CrI)		
Usuario ID	2.808 (2.641; 2.978)	2.904 (2.720; 3.098)
Varianza residual	4.340 (4.235; 4.445)	-

DISCUSIÓN

Describimos tres características del sitio de nidificación del hornero a lo largo de toda su distribución utilizando un enfoque de ciencia ciudadana (Tabla 4). Nuestros resultados sugieren que los horneros presentan una considerable flexibilidad en el sustrato, la altura y la cobertura del nido entre contextos ambientales naturales, rurales y urbanos, y que la altura y la cobertura de los nidos también varían a lo largo de gradientes

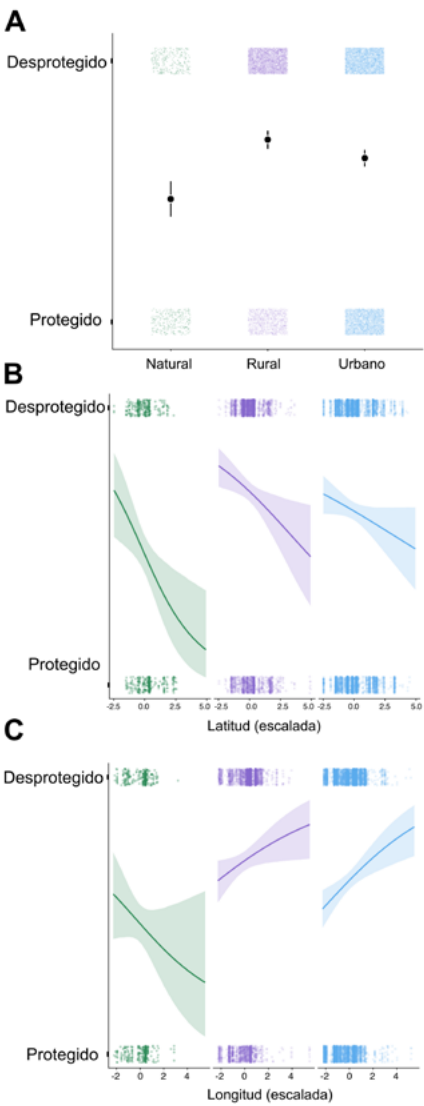


Figura 4. Cobertura del nido (i.e., si el nido estaba cubierto o no por una estructura natural o artificial) de horneros (*Furnarius rufus*) registrados por personas participantes de ciencia ciudadana en áreas naturales, rurales y urbanas de Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay y Uruguay. Los puntos de colores representan los datos originales para los contextos natural (verde), rural (violeta) y urbano (azul). Las estimaciones medias del modelo están representadas por puntos negros (A) y líneas de colores (B & C), mientras que los intervalos de credibilidad del 95% están representados por barras verticales (A) y bandas de colores (B & C).

latitudinales y longitudinales. Una característica común a los tres contextos ambientales fue que los nidos ubicados a mayor altura y los construidos sobre estructuras artificiales tendieron a no estar cubiertos en comparación con los nidos ubicados a menor altura y construidos sobre estructuras naturales.

Una pregunta natural que surge de nuestros resultados es hasta qué punto la flexibilidad observada en las características del sitio de nidificación entre contextos naturales, rurales y urbanos refleja verdaderas preferencias de los horneros por determinadas características del sitio donde construyen sus nidos.

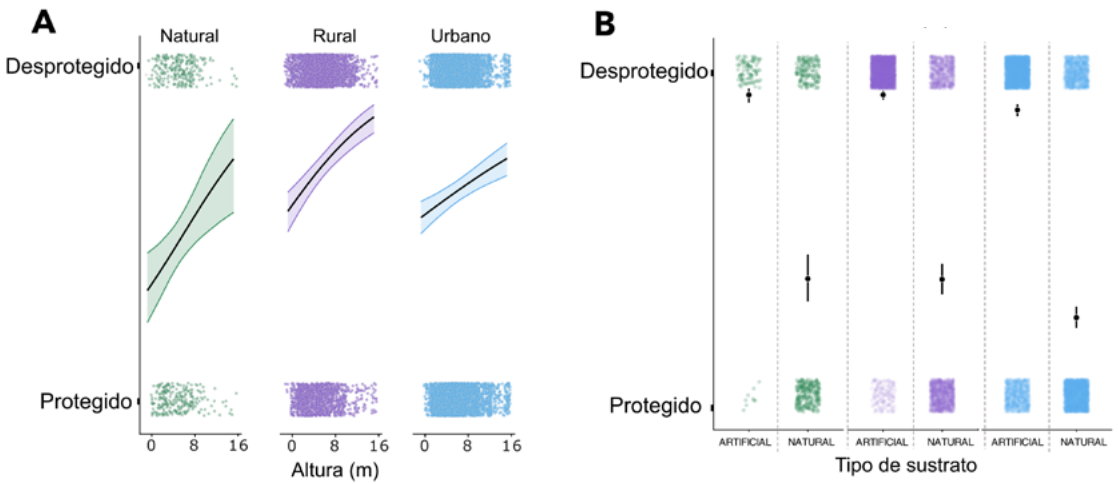


Figura 5. Relación entre la (A) altura del nido (es decir, metros del nido sobre el suelo) y el (B) sustrato del nido (0 = construido sobre una estructura natural; 1 = construido sobre una estructura artificial de origen antrópico) con la probabilidad de que el nido estuviera cubierto (i.e., si el nido estaba cubierto o no por una estructura natural o artificial) en horneros (*Furnarius rufus*) registrados por personas participantes de ciencia ciudadana en áreas naturales, rurales y urbanas de Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay y Uruguay. Los puntos grises representan los datos originales. Las líneas negras representan las estimaciones medias del modelo y las bandas de colores (A) y barras verticales (B) muestran los intervalos de credibilidad del 95% para los contextos ambientales natural (verde), rural (violeta) y urbano (azul).

Tabla 3. Resultados de dos modelos lineales generalizados mixtos que evalúan la cobertura del nido (i.e., si los nidos estaban cubiertos o no por estructuras naturales o artificiales) de horneros (*Furnarius rufus*) en relación con la altura del nido y el sustrato del sitio de nidificación (i.e., si los nidos fueron construidos sobre estructuras naturales o artificiales de origen antrópico), respectivamente, en áreas urbanas, rurales y naturales. Los datos utilizados en cada modelo corresponden a las características de los sitios de nidificación registradas por personas participantes de ciencia ciudadana en Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay y Uruguay.

Cobertura del nido		Cobertura del nido	
Factores fijos β (95% CrI)		Factores fijos β (95% CrI)	
Intercepto (Natural)	-0.825 (-1.378; -0.268)	Intercepto (Natural)	-0.570 (-0.884; -0.256)
Rural	1.007 (0.424; 1.600)	Rural	-0.001 (-0.314; 0.294)
Urbano	0.981 (0.401; 1.562)	Urbano	-0.574 (-0.872; -0.270)
Altura	0.122 (0.043; 0.203)	Sustrato del sitio de nidificación	3.176 (3.046; 3.306)
Rural * Altura	-0.013 (-0.101; 0.074)		
Urbano * Altura	-0.065 (-0.145; 0.018)		
Factores aleatorios σ^2 (95% CrI)		Factores aleatorios σ^2 (95% CrI)	
Usuario ID	3.119 (2.919; 3.329)	Usuario ID	4.411 (4.135; 4.708)

Tales preferencias podrían ser consecuencia de que los horneros experimentan distintos tipos de presiones selectivas. Por ejemplo, la altura del nido podría ser un rasgo moldeado por la presencia de depredadores aéreos y terrestres y/o por la perturbación humana, factores cuya influencia podría diferir entre áreas naturales, rurales y urbanas. Aunque la altura de los nidos fue menor en áreas naturales y rurales que en áreas urbanas, estas diferencias, si bien fueron estadísticamente significativas, fueron inferiores a un metro. Desde un punto de vista biológico, estos resultados sugieren que la altura de los nidos es comparable entre contextos ambientales y considerablemente mayor que la reportada en el único estudio previamente publicado realizado en dos áreas rurales de Argentina (Mason 1985). En concordancia con la idea de que los horneros prefieren una determinada altura para sus nidos, este rasgo fue similar entre ambientes, aun cuando los nidos fueron construidos sobre distintos sustratos (i.e., en los ambientes naturales, la mayoría de los nidos fue construida sobre sustratos naturales, a diferencia de las áreas rurales y urbanas). Las características del sitio de nidificación también podrían reflejar decisiones activas de los horneros para hacer frente a la variación ambiental. De hecho, para los nidos cerrados que los

horneros construyen cada año, se predice que los beneficios térmicos constituyen un factor importante en la evolución de estas estructuras (revisado por Martin et al. 2017). Los nidos ubicados en latitudes más bajas y longitudes más altas, donde se espera una mayor exposición al sol, fueron construidos a menor altura que aquellos ubicados en latitudes más altas y longitudes más bajas. Sin embargo, observamos la tendencia opuesta para la cobertura del nido, ya que los nidos ubicados más cerca del Ecuador estuvieron mayormente descubiertos. Estos resultados sugieren que, además de la temperatura, otros factores ambientales (e.g., el viento y las precipitaciones) también podrían influir en la elección del sitio de nidificación.

Alternativamente, y no de manera mutuamente excluyente, las características del sitio de nidificación podrían reflejar diferencias en la disponibilidad de sitios para nidificar entre ambientes. Por ejemplo, en ambientes naturales, rurales y urbanos, los nidos sin protección superior se encontraron principalmente a mayor altura sobre el suelo. Esta relación podría deberse a la abundancia de estructuras de origen antrópico (e.g., postes de alumbrado o de electricidad), ampliamente utilizadas por los horneros para

Tabla 4. Resumen de las características del sitio de nidificación descritas para el Hornero (*Furnarius rufus*) en relación con distintas variables que se espera influyan sobre ellas, incluidas nuestras predicciones y los resultados obtenidos. Los símbolos indican la magnitud relativa o la similitud entre categorías (e.g., Natural < Rural < Urbano; Natural ≈ Rural ≈ Urbano). ‘Más cerca del Ecuador’ hace referencia a latitudes más bajas, mientras que ‘más cerca de los Andes’ hace referencia a longitudes más altas dentro de la región de estudio (Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay y Uruguay).

Características del sitio de nidificación	En relación con	Predicciones	Resultados encontrados en este estudio
Sustrato del sitio de nidificación	Contexto ambiental	Sustratos naturales: Natural > Rural > Urbano	Áreas naturales: predominio de sustratos naturales; áreas rurales y urbanas: predominio de sustratos artificiales
	Contexto ambiental	Natural < Rural < Urbano	Natural ≈ Rural ≈ Urbano
Altura del nido	Contexto ambiental & Ubicación geográfica	Menor altura más cerca del Ecuador y de los Andes	En áreas rurales y urbanas, los nidos más cercanos al Ecuador fueron más bajos; en áreas rurales, los nidos más cercanos a los Andes fueron más altos
	Contexto ambiental	La mayoría de los nidos cubiertos	Áreas naturales: igual proporción de nidos cubiertos y descubiertos; áreas rurales y urbanas: predominio de nidos descubiertos
Cobertura del nido	Contexto ambiental & Ubicación geográfica	Mayor cobertura más cerca del Ecuador y de los Andes	Más cerca del Ecuador: menor cobertura; más cerca de los Andes: mayor cobertura (solo en áreas rurales y urbanas)
	Contexto ambiental & Altura del nido	Los nidos más altos presentan mayor cobertura	Los nidos más altos estuvieron con mayor frecuencia descubiertos
Cobertura del nido	Contexto ambiental & Tipo de sustrato del nido	Los nidos construidos sobre sustratos artificiales presentan menor cobertura que los construidos sobre sustratos naturales	Los nidos construidos sobre sustratos artificiales estuvieron con mayor frecuencia descubiertos

reproducirse (obs. pers.), más que representar una adaptación comportamental frente a depredadores o a la variación ambiental (e.g., Jara et al. 2020). En apoyo de esta idea, los nidos descubiertos también estuvieron asociados con nidos construidos sobre estructuras artificiales. Además, las características del sitio de nidificación del hornero también podrían reflejar factores comportamentales y ecológicos que operan fuera de la temporada reproductiva. Los horneros son territoriales durante todo el año y las parejas permanecen juntas en el mismo territorio a lo largo de los años (Fraga 1980, Diniz et al. 2019, Montesana et al. 2020). Por lo tanto, asegurar un territorio de alta calidad que proporcione alimento durante todo el año podría ser el principal factor que determina el establecimiento de los territorios, mientras que las características del sitio de nidificación simplemente reflejarían las opciones disponibles dentro de ese territorio. Un enfoque para determinar en qué medida la flexibilidad observada en las características del sitio de nidificación refleja preferencias del hornero, disponibilidad de sitios de nidificación o ambas cosas consistiría en cuantificar la disponibilidad de sitios de nidificación y compararla con la selección observada en los horneros. Un segundo enfoque, complementario al anterior, sería cuantificar la relación entre las características del sitio de nidificación y el éxito reproductivo en distintas localidades. Con esta información, un tercer estudio podría manipular experimentalmente características individuales del sitio de nidificación y combinaciones de rasgos para lograr una comprensión integral de las fuerzas evolutivas que actúan sobre la elección del sitio de nidificación en el hornero.

Además de los factores ecológicos y comportamentales, nuestros resultados podrían estar influenciados por la metodología de recolección de datos. Si bien el enfoque de ciencia ciudadana permite una amplia cobertura espacial y tamaños muestrales grandes, la conspicuidad de los nidos de Hornero, particularmente en ambientes abiertos, podría introducir sesgos en los registros. Por ejemplo, las personas participantes podrían haber tenido una mayor probabilidad de registrar nidos descubiertos y/o construidos sobre sustratos artificiales. Del mismo modo, algunos rasgos del nido podrían verse influenciados por la fecha en que las personas participantes registraron el nido. Por ejemplo, la cobertura del nido podría registrarse de manera diferente si el nido estuviera ubicado debajo de árboles cuya fenología foliar varía estacionalmente. Si bien estas posibilidades son plausibles, consideramos que no influyeron fuertemente en nuestros resultados, dado que la cobertura del nido puede depender tanto

de estructuras naturales como artificiales y los modelos que analizaron este rasgo mostraron efectos robustos. Para distinguir entre verdaderas preferencias por determinadas características del sitio de nidificación y posibles sesgos de muestreo, futuros estudios podrían emplear diseños estructurados basados en muestras aleatorias o aleatorias estratificadas.

Las características de los sitios de nidificación del Hornero podrían influir en el éxito reproductivo de otros animales, con amplias implicancias para la dinámica de los ecosistemas. La mayoría de los horneros construye un nido nuevo en cada temporada reproductiva, y los nidos viejos son utilizados por aves, mamíferos e invertebrados que nidifican secundariamente en cavidades (revisado por Montesana et al. 2024). Una revisión de la literatura revela que los nidos de Hornero son utilizados por al menos 29 especies de aves pertenecientes a 13 familias, en su mayoría del orden Passeriformes (Delhey 2018). Nuestros resultados sugieren que el uso generalizado de los nidos de Hornero por otras especies podría deberse a la diversidad de sitios de nidificación que los horneros proporcionan tanto entre como dentro de los distintos contextos ambientales. Del mismo modo, estos sitios de nidificación podrían actuar como trampas ecológicas para algunas especies al afectar negativamente la productividad, la supervivencia de los volantones o de los adultos, la condición corporal de los pichones y/o las tasas de parasitismo de cría (revisado por Reynolds et al. 2019). Estos efectos negativos podrían ocurrir porque las aves passeriformes reproductoras generalmente forrajean cerca de sus nidos, haciendo que las características del sitio de nidificación sean determinantes para la disponibilidad de alimento para los pichones; porque los nidos construidos sobre estructuras de origen antrópico podrían estar disponibles solo de manera temporal; o porque podrían encontrarse en áreas con altos niveles de competencia o parasitismo, entre otros factores. Hasta donde sabemos, ningún estudio ha investigado las implicancias de las características de los sitios de nidificación del Hornero sobre el éxito reproductivo de otras especies de aves, ni si las ventajas o desventajas asociadas con estos nidos varían entre contextos naturales, rurales y urbanos.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Michaela Hau y Manfred Gahr por su apoyo incondicional durante este proyecto; a Tomás Córdoba por ayudarnos a desarrollar la aplicación para teléfonos inteligentes HORNERO; a Aves Argentinas, Aves Uruguay, Aves Bolivianas y Guyra Paraguay por difundir el proyecto; y al IMPRS for Organismal Biology (Alemania) por el apoyo financiero. También

agradecemos a todas las personas participantes de ciencia ciudadana que contribuyeron con la recolección de datos (ver Material Suplementario) y decidieron no figurar como coautoras de este trabajo, así como a dos revisores anónimos y al Editor Asociado por sus valiosas sugerencias.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

Conceptualización: LM y NMA. Metodología: LM y NMA. Software: LM y NMA. Validación: NMA. Análisis formal: LM y NMA. Investigación: LM y NMA. Recursos: LM y NMA. Curación de datos: NMA. Redacción del borrador original: LM. Redacción, revisión y edición: LM y NMA. Visualización: NMA. Supervisión: LM y NMA. Administración del proyecto: LM y NMA. Obtención de financiamiento: LM y NMA.

DECLARACIÓN DE DISPONIBILIDAD DE DATOS

El código y la base de datos están disponibles en Zenodo (Mentesana & Adreani 2026).

MATERIAL SUPLEMENTARIO

Accedé al material suplementario de este artículo, visitando <https://doi.org/10.56178/eh.v41i1.1540>.

REFERENCIAS

- Adreani NM, Valcu M, Scientists C, Mentesana L (2022) Asymmetric architecture is non-random and repeatable in a bird's nests. *Current Biology* 32:R412-R413. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.03.075>
- Adreani NM, Morales V, Mentesana L (2025) External structures at the nest site predict nest's asymmetric architecture in mud-building birds. *Ibis*. <https://doi.org/10.1111/ibi.70064>
- Bailey RL, Larson L, Bonter DN (2024) NestWatch: An open-access, long-term data set on avian reproductive success. *Ecology* 105:e4230. <https://doi.org/10.1002/ecy.4230>
- Bates D, Mächler M, Bolker BM, Walker SC (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67:1-48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Becker ME, Weisberg PJ (2014) Synergistic effects of spring temperatures and land cover on nest survival of urban birds. *Condor Ornithological Applications* 117:18-30. <https://doi.org/10.1650/CONDOR-14-1.1>
- Collias NE, Collias EC (1986) *Nest Building and Bird Behavior*. Princeton University Press, Princeton
- Deeming DC, Reynolds SJ (2016) Nests, eggs, and incubation: new ideas about avian reproduction. Oxford: Oxford University Press, United Kingdom
- Delhey K (2018) Nest webs beyond woodpeckers: the ecological role of other nest builders. *Ecology* 99:985-988. <https://doi.org/10.1002/ecy.2108>
- Diniz P, Macedo RH, Webster MS (2019) Duetting correlates with territory quality and reproductive success in a suboscine bird with low extra-pair paternity. *Auk* 136(1):p.uky004. <https://doi.org/10.1093/auk/uky004>
- Fang Y-T, Tuanmu M-N, Hung C-M (2018) Asynchronous evolution of interdependent nest characters across the avian phylogeny. *Nature Communications* 9:1863. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-04265-x>
- Fraga RM (1980) The breeding of Rufous Horneros (*Furnarius rufus*). *Condor* 82:58-68. <https://doi.org/10.2307/1366785>
- Garreta L, Rivas-Ortiz N (2026) Primer registro de depredación de un nido de Hornero (*Furnarius rufus*) por un Carancho (*Caracara plancus*). *Nuestras Aves* 71. <https://doi.org/10.56178/na.v71i.1186>
- Gelman A, Hill J (2007) *Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models*. Cambridge University Press, Cambridge
- Gelman A, Yu-Sung S (2015) arm: Data Analysis Using Regression and Multilevel/Hierarchical Models. R package version 1.8-5. [URL: <https://cran.r-project.org/package=arm>]
- Guillette LM, Healy SD (2015) Nest building, the forgotten behaviour. *Current Opinion in Behavioral Sciences* 6:90-96. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2015.10.009>
- Hansell MH (2000) *Bird nests and construction behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge
- Hansell MH (2005) *Animal architecture*. Oxford University Press, Oxford
- Hartig F (2024) DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package version 0.4.7. [URL: <http://florianhartig.github.io/DHARMA>]
- Healy SD, Tello-Ramos MC, Hébert M (2023) Bird nest building: visions for the future. *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Science* 378(1884):20220157. <https://doi.org/10.1098/rstb.2022.0157>
- INaturalist (2025) [URL: <https://www.inaturalist.org/> (10/10/2025)]
- Indykiewicz P (1991) Nests and nest-sites of the house sparrow *Passer domesticus* (Linnaeus, 1758) in urban, suburban and rural environments. *Acta Zoologica Cracoviensia* 34(2):475-495
- Jara RF, Crego RD, Samuel MD, Rozzi R, Jiménez JE (2020) Nest-site selection and breeding success of passerines in the world's southernmost forests. *PeerJ* 8:e9892. <https://doi.org/10.7717/peerj.9892>
- Korner-Nievergelt F, Roth T, von Felten S, Guélat J,

- Almasi B, Korner-Nievergelt (2015) Bayesian data analysis in ecology using linear models with R, BUGS, and Stan. Academic Press, London
- Loss SR, Li B V, Horn LC, et al (2023) Citizen science to address the global issue of bird-window collisions. *Frontiers in Ecology and the Environment* 21(9):418-427. <https://doi.org/10.1002/fee.2614>
- Mainwaring MC, Hartley IR, Lambrechts MM, Deeming DC (2014) The design and function of birds' nests. *Ecology and Evolution* 4(20):3909-3928. <https://doi.org/10.1002/ece3.1054>
- Mainwaring MC, Barber I, Deeming DC, Pike DA, Roznik EA, Hartley IR (2016) Climate change and nesting behaviour in vertebrates: a review of the ecological threats and potential for adaptive responses. *Biological Reviews* 92(4):1991-2002. <https://doi.org/10.1111/brev.12317>
- Mainwaring MC (2017) Causes and consequences of intraspecific variation in nesting behaviors: insights from blue tits and great tits. *Frontiers in Ecology and Evolution* 5:39. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00039>
- Mainwaring MC, Medina I, Tobalske BW, Hartley IR, Varricchio DJ, Hauber ME (2023) The evolution of nest site use and nest architecture in modern birds and their ancestors. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Science* 378:20220143. <https://doi.org/10.1098/rstb.2022.0143>
- Martin TE, Boyce AJ, Fierro-Calderón K, Mitchell AE, Armstad CE, Mouton JC, Bin Soudi EE (2017) Enclosed nests may provide greater thermal than nest predation benefits compared with open nests across latitudes. *Functional Ecology* 31(6):1231-1240. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12819>
- Mason P (1985) The Nesting Biology of Some Passerines of Buenos Aires, Argentina. *Ornithological Monographs* 36:954-972. <https://doi.org/10.2307/40168328>
- Massoni V, Reboreda JC, López GC, Aldatz MF (2012) High coordination and equitable parental effort in the Rufous Hornero. *Condor* 114(3):564-570. <https://doi.org/10.1525/cond.2012.110135>
- Mentesana L, Moiron M, Guedes E, Cavalli E, Tassino B, Adreani NM (2020) Defending as a unit: sex- and context-specific territorial defence in a duetting bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 74:1-11. <https://doi.org/10.1007/s00265-020-02891-4>
- Mentesana L, Amador A, Amorim P, Delhey K, Diniz P, Fraga R, Mindlin GB, Reboreda JC, Schaaf A, Tassino B, Adreani NM (2024) Biology of the Rufous Hornero, from mechanisms to behavioral ecology: a potential Neotropical model species? *Journal of Field Ornithology* 95(4):2. <https://doi.org/10.5751/jfo-00544-950402>
- Mentesana L, Adreani NM (2026) Data and Code for "Nest-site characteristics of Rufous Hornero (*Furnarius rufus*) across its distribution as reported by citizen scientists". In Hornero. Zenodo. <https://doi.org/10.5281/zenodo.21100861>
- Perez DM, Manica LT, Medina I (2023) Variation in nest-building behaviour in birds: a multi-species approach. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Science* 378(1884):20220145. <https://doi.org/10.1098/rstb.2022.0145>
- R Core Team (2021) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [URL: <http://www.R-project.org/>]
- Remsen Jr JV., Bonan Barfull A (2020) Rufous Hornero (*Furnarius rufus*), version 1.0. In: del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J, Christie DA, de Juana E (eds). *Birds of the World*. <https://doi.org/10.2173/bow.rufhor2.01>
- Reynolds JS, Ibáñez-Álamo J, Sumasgutner P, Mainwaring MC (2019) Urbanisation and nest building in birds: a review of threats and opportunities. *Journal of Ornithology* 160:841-860. <https://doi.org/10.1007/s10336-019-01657-8>
- Schaaf AA, García CG, Puechagut PB, et al. (2018) Effect of geographical latitude and sun exposure on Rufous Hornero (*Furnarius rufus*) nest orientation. *Journal of Ornithology* 159:967-974. <https://doi.org/10.1007/s10336-018-1569-5>
- Sheard C, Street SE, Healy SD, et al (2024) Nest traits for the world's birds. *Global Ecology and Biogeography* 33(2):206-214. <https://doi.org/10.1111/geb.13783>
- Sullivan BL, Wood CL, Iliff MJ, Bonney RE, Fink D, Kelling S (2009) eBird: a citizen-based bird observation network in the biological sciences. *Biological Conservation* 142(10):2282-2292
- Vincze E, Seress G, Lagisz M, Nakagawa S, Dingemanse NJ, Sprau (2017) Does urbanization affect predation of bird nests? A meta-analysis. *Frontiers in Ecology and Evolution* 5:29. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00029>
- Wang Y, Chen S, Jiang P, Ding P (2008) Black-billed Magpies (*Pica pica*) adjust nest characteristics to adapt to urbanization in Hangzhou, China. *Canadian Journal of Zoology* 86(7):676-684. <https://doi.org/10.1139/Z08-045>
- WikiAves (2026) João-de-barro (*Furnarius rufus*). [URL: <https://www.wikiaves.com.br/wiki/joao-de-barro>] (10/10/2025)
- Winkler DW, Billerman SM, Lovette IJ (2020) Ovenbirds and Woodcreepers (*Furnariidae*), version 1.0. In: Billerman SM, Keeney BK, Rodewald PG, Schulenberg TS (eds). *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca. <https://doi.org/10.2173/bow.furnar2.01>