

COMPORTAMIENTO TERRITORIAL DE LA CALANDRITA (*Stigmatura budytoides*) EN LA PORCIÓN CENTRAL DEL DESIERTO DEL MONTE

M. Cecilia Sagario^{1,2*} , Carolina Guerra Navarro^{1,3}, Javier Lopez de Casenave¹ & Víctor R. Cueto^{1,4} 

¹Grupo de Investigación en Ecología de Comunidades de Desierto (ECODES). Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires e IEGEBA (UBA-CONICET). Piso 4, Pabellón 2, Ciudad Universitaria, C1428EHA. Buenos Aires, Argentina

²Grupo de Ecología Terrestre de Neuquén. Sede Junín de los Andes del Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente (INIBIOMA, Universidad Nacional del Comahue - CONICET). Centro de Ecología Aplicada del Neuquén. Ruta Provincial 61 km 3, San Cabao, CP8371. Junín de los Andes, Neuquén, Argentina

³Facultad de Turismo y Urbanismo, Universidad Nacional de San Luis. Av. del Libertador S/N, Barranca Colorada, CP5881. Villa de Merlo, San Luis, Argentina

⁴Laboratorio de Ecología de Aves. Centro de Investigación Esquel de Montaña y Estepa Patagónica (CIEMEP, CONICET y Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco). Gral. Roca 780, U9200. Esquel, Chubut, Argentina

*mctatsagario@gmail.com

RESUMEN: Estudiar los territorios de las aves permite conocer sus requerimientos y la limitación de sus poblaciones. Monitoreamos individuos de Calandrita (*Stigmatura budytoides*) en el Monte central durante cinco años, donde una baja proporción de la población estableció territorios que saturaron la parcela de estudio. Los individuos territoriales mantuvieron su territorio durante todo el año, muchas veces en años consecutivos, y seleccionaron perchas altas en los algarrobos (*Neltuma flexuosa*) para su defensa. El tamaño promedio de los territorios fue de 1.4 ha y fueron mayores y más superpuestos con otros en la temporada no reproductiva. Las parejas se mantuvieron juntas todo el año y ambos miembros defendieron el territorio. En varias temporadas ambos desarrollaron parche de incubación, indicando que los machos podrían estar incubando. Observamos juveniles cantando dentro del territorio de sus progenitores. Aunque obtuvimos información de pocos individuos, los patrones territoriales encontrados (territorios estables, fuertes vínculos de pareja, permanencia de juveniles en el territorio) junto con las evidencias previas (reducido tamaño de puesta, bajo éxito reproductivo, alta longevidad, cuidado parental prolongado) sugieren que la Calandrita posee características de historia de vida compartidas con las aves tropicales y contrapuestas con las aves de clima templado del hemisferio norte.

PALABRAS CLAVE: América del Sur, estabilidad territorial, rasgos de historia de vida, territorios, Tyrannidae

La territorialidad es la defensa de un área (territorio) con la finalidad de monopolizar recursos, que pueden incluir el alimento, el refugio, las parejas o los sitios de nidificación, entre otros (Newton 1998, Adams 2001). En las aves, la forma más común de defensa del territorio es la comunicación acústica (cantos y llamadas) y la persecución de los intrusos, que puede ser realizada por un solo integrante de la pareja, en general el macho, o por ambos (Catchpole & Slater 1995, Lovette & Fitzpatrick 2016). A su vez, la distribución espacio-temporal de los recursos

defendidos puede determinar el tamaño del territorio y que este sea o no defendido durante todo el año (Brown 1969, Adams 2001, Golabek et al. 2012). La adquisición de un territorio puede ser determinante no solo para el 'fitness' de un individuo (e.g., Maguire 2006, Flockhart et al. 2016), sino que, además, puede regular la densidad poblacional mediante la exclusión de individuos cuando el área está saturada (Newton 1998, Lovette & Fitzpatrick 2016). De esta manera, el estudio de los territorios de las aves es crucial para entender tanto sus requerimientos como la limitación

de sus poblaciones.

Stutchbury & Morton (2023) sugirieron que el comportamiento territorial debería ser similar en aves de zonas tropicales y templadas de América del Sur (e.g., territorios y parejas estables debido a una menor estacionalidad y una mayor supervivencia), pero diferente del de las aves de zonas templadas de América del Norte (e.g., territorios reproductivos en primavera-verano y uniones de pareja más cortas debido a una mayor estacionalidad y una menor supervivencia invernal). Sin embargo, esta hipótesis no ha sido evaluada con mucho detalle, quizás debido a la poca información disponible sobre numerosos aspectos de la historia natural de las especies del Neotrópico (Lees et al. 2020, Stutchbury & Morton 2023). Por ejemplo, de nuestro conocimiento, la información detallada sobre tamaños de territorio y comportamiento territorial en poblaciones naturales (i.e., sin el uso de cajas nido) de passeriformes en ambientes templados de América del Sur se limita a unos pocos artículos publicados y tesis doctorales. Los trabajos realizados en el sur de Brasil (Chiarani & Fontana 2015, Beier et al. 2017, Rosoni et al. 2024), en el este (Fraga 1980, Di Giacomo et al. 2011, Colombo 2022) y centro-oeste de Argentina (Lacoretz et al. 2012, Sagario & Cueto 2014a, 2014b, Zarco 2016) y en la Patagonia (Díaz et al. 2006, Presti 2019) no muestran patrones uniformes en cuanto a los sistemas de apareamiento, tamaño de territorio, rol defensivo de uno o ambos sexos ni fidelidad al territorio o a las parejas.

La Calandrita (*Stigmatura budytoides*) es un tiránido insectívoro pequeño (8-13 g) cuyas parejas cantan en dueto y que se distribuye principalmente por el centro-oeste del sur del continente americano, desde Bolivia hasta el límite norte de la Patagonia argentina, con una pequeña población disjunta en el noreste de Brasil (Fitzpatrick 2020). A pesar de ser una especie localmente abundante, conspicua y con un amplio rango de distribución, hay poca información acerca de su historia natural (Fitzpatrick 2020). Los datos de su tamaño de puesta (dos huevos; Mezquida 2002), éxito reproductivo (26%; Mezquida & Marone 2001), longevidad (95 meses; Cueto et al. 2025), supervivencia aparente interanual ($\phi = 0.495$, França et al. 2023) y formación otoño-invernal de grupos familiares (Zarco & Cueto 2017) provienen en su totalidad del desierto del Monte en Argentina.

En un esfuerzo por conocer aspectos de la historia natural de las aves del Monte, realizamos un monitoreo demográfico con capturas en redes de niebla de esfuerzo constante (ver Ralph et al. 1995) entre 2004 y 2009 en un algarrobal de la porción central del

desierto del Monte (Mendoza, Argentina). El objetivo de este trabajo es describir aspectos del comportamiento territorial de la Calandrita en el Monte central surgidos de ese monitoreo y discutir su consistencia con los patrones esperados para aves de zonas templadas de América del Sur. Informamos aspectos generales acerca de la residencia, ocurrencia de indicadores externos de actividad reproductiva (protuberancias cloacales y parches de incubación) y territorialidad de todos los individuos capturados durante el monitoreo. Reportamos la selección de perchas de los adultos para emitir cantos y planteamos interrogantes acerca de la potencial participación de los machos en la incubación de los huevos y de los juveniles en la defensa del territorio. Para los adultos territoriales capturados detallamos la fidelidad intra e interanual a la ubicación del territorio y a las parejas, así como la variación estacional del tamaño de los territorios.

MÉTODOS

Realizamos el estudio en Ñacuñán (34°03'S, 67°54'O), una reserva de 12,880 ha del Programa del Hombre y la Biosfera de la UNESCO ubicada en la porción central del desierto del Monte, en la provincia de Mendoza, Argentina (Fig. 1). El ambiente predominante en la reserva es un bosque abierto (algarrobal) dominado por árboles de Algarrobo (*Neltuma flexuosa*) y Chañar (*Geoffroea decorticans*) dispersos en una matriz de arbustos de Jarilla (*Larrea divaricata*) y otros arbustos altos. El área tiene veranos calurosos e inviernos fríos y, en promedio, >75% de la precipitación anual ocurre durante la primavera y el verano (octubre a marzo) y es muy variable entre años (precipitación anual promedio $\pm$ DE: 348 ± 123 mm, rango 91-715 mm, periodo 1972-2020; véase López de Casenave 2001 para una descripción más detallada).

Capturamos y observamos el comportamiento territorial de individuos de Calandrita durante la primavera (noviembre), verano (febrero), otoño (mayo) e invierno (agosto), desde la primavera de 2004 hasta el invierno de 2009, excepto en el otoño del último año (un total de 19 eventos de muestreo). Las aves fueron capturadas con redes de niebla (12 m de largo, malla de 38 mm) dispuestas en ubicaciones fijas de tres líneas paralelas de 10 redes (i.e., un total de 30 redes) separadas entre sí por 50 m dentro de una parcela permanente de 10 ha ubicada en el algarrobal. Durante cada evento de muestreo se abrieron las redes en las primeras cuatro-cinco horas posteriores al amanecer durante seis días consecutivos siempre que las condiciones climáticas fueran favorables (i.e., en días sin lluvia, sin fuertes vientos y tampoco

extremadamente fríos o calurosos). El esfuerzo promedio ($\pm$ DE) de muestreo con redes por evento fue de 738.8 ± 18.8 horas-red ($n = 19$).

Las aves capturadas fueron clasificadas como juveniles (individuos que probablemente habían nacido en el sitio) o adultos. En la Calandrita el plumaje de adultos y juveniles es similar, por lo que estos últimos se distinguieron únicamente por la presencia de una comisura blanda, hinchada y amarilla. Las aves a las que no se les pudo asignar una edad inequívocamente fueron clasificadas como adultos. Tanto los adultos como los juveniles fueron marcados con anillos de aluminio numerados y combinaciones únicas de anillos de color. Para determinar el estado reproductivo de los adultos registramos la presencia y condición de sus parches de incubación y sus protuberancias cloacales. Un ave fue considerada reproductiva cuando presentaba parche de incubación liso, vascularizado, arrugado o mudando, o bien cuando tenía protuberancia cloacal inflamada pequeña, mediana o grande (ver Ralph et al. 1995). Esperábamos que el registro de estos indicadores externos nos permitiera conocer el sexo de los individuos, ya que es común en los pase-riformes que cuando están reproductivamente activos los machos presenten protuberancias cloacales

notorias y las hembras tengan parches de incubación (Ralph et al. 1995, Pyle et al. 2015). Sin embargo, dadas las características registradas en esta especie (ver Resultados) no pudimos discriminar el sexo de los individuos capturados.

Después del período de captura con redes de niebla realizamos búsquedas diarias intensivas de aves anilladas dentro de la parcela permanente y hasta 50-100 m más allá de sus límites (un área de búsqueda total mínima de 18 ha) durante las primeras cuatro horas después del amanecer y las últimas dos horas antes de la puesta del sol, durante un máximo de 10 días o hasta que no se vieran nuevos individuos anillados después de 10 horas de búsqueda. El esfuerzo promedio ($\pm$ DE) de búsqueda por evento de muestreo fue de 51.4 ± 5.8 horas-persona ($n = 19$) en las que se recorrió sistemáticamente toda el área de búsqueda al menos una vez al día. Cada vez que se encontraba un ave marcada se registraba su identidad y ubicación y se continuaba la marcha (i.e., los individuos no eran seguidos una vez confirmada su identidad). En el caso de que un individuo (marcado o no) se encontrara cantando registramos la especie de planta y la altura a la que se perchaba al cantar.

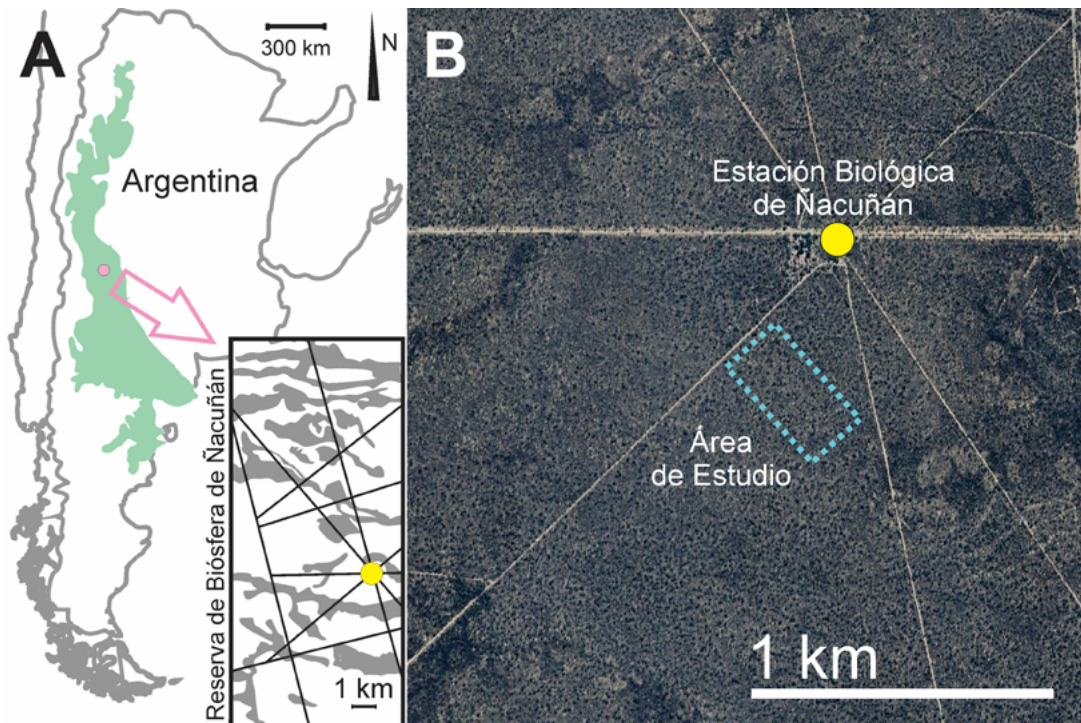


Figura 1. (A) Ubicación de la Reserva de Biosfera de Nacuñán (círculo rosa) en el desierto del Monte (área verde) y mapa de la reserva indicando sus dos principales ambientes: arbustales de *Larrea cuneifolia* (jarillales, áreas grises) y bosques abiertos de *Neltuma flexuosa* (algarrobales, áreas blancas). (B) Ubicación del área de estudio en una imagen satelital de un sector de la reserva cercano a su Estación Biológica (círculos amarillos en A y en B).

Evaluamos la disponibilidad de perchas en el ambiente estimando la cobertura vegetal horizontal y vertical en las 10 ha centrales del área de búsqueda mediante el registro de todas las especies de plantas que tocaban una vara vertical (graduada cada 0.25 m) ubicada en 189 puntos de muestreo. La ubicación de estos puntos se determinó seleccionando al azar (mediante tablas de números aleatorios) una orientación (entre 0° y 359°) y una distancia (entre 0 y 12 m) desde cada vértice resultante de cuadricular la parcela en cuadrados de 25 × 25 m. Evaluamos la selección de especies de plantas y de alturas para cantar con el Índice de Selectividad de Manly (Manly et al. 2002), en donde valores del índice cercanos a uno para el recurso evaluado indican que no hay selección, menores a uno indican rechazo y superiores a uno indican selección. Para el cálculo utilizamos la función *'widesIT'* (en la cual el uso se estima para los individuos y la disponibilidad se mide para la población) en el paquete *'adehabitatHS'* (Calenge 2006) con el programa R (R Core Team 2025).

Consideramos como individuos territoriales a los adultos que fueron registrados realizando despliegues de defensa (cantos o persecuciones) dentro del área de búsqueda y que fueron reubicados (i.e., recapturados o avistados nuevamente) de manera consistente (i.e., con al menos cinco reubicaciones, no todas de un mismo día) durante una misma temporada reproductiva o no reproductiva. Definimos a las parejas reproductivas a partir del registro de reubicaciones conjuntas (i.e., dos individuos sin señales de agresión ubicados a menos de 5 m de distancia), cantos en dueto o dentro del mismo territorio y, en algunos casos, también porque construían un nido o alimentaban a volantones. Para evaluar la fidelidad de las parejas dentro y entre años registramos el porcentaje de eventos en los que, a partir de las parejas identificadas durante una estación reproductiva, reubicábamos a ambos miembros, a uno solo o a ninguno. Este análisis se realizó comparando con la siguiente estación no reproductiva (fidelidad dentro del año) y con la estación reproductiva del siguiente año (fidelidad interanual).

Para caracterizar el tamaño de los territorios todas las reubicaciones de ambos adultos territoriales de cada pareja fueron importadas a un sistema de información geográfica (QGIS 3.28.9; QGIS Development Team 2023), separadamente para la estación reproductiva y la no reproductiva. Para cada año y estación calculamos el tamaño del territorio de cada individuo (i.e., el área utilizada) usando la aproximación del mínimo polígono convexo, conectando

sus localizaciones más externas y formando un polígono cuyos ángulos internos no superen los 180° (Mohr 1947). Para evaluar el tamaño de los territorios calculamos las áreas de los polígonos de cada individuo y, además, evaluamos la distancia entre centroides de territorios de un mismo individuo en años consecutivos para estimar la fidelidad a la ubicación del territorio. Para el cálculo del tamaño del territorio priorizamos contar con el registro de al menos 10 reubicaciones por territorio (10 a 26 reubicaciones, $n = 20$ territorios) y solo utilizamos territorios con menos de 10 reubicaciones (5 a 9 reubicaciones, $n = 17$ territorios) en aquellos casos en que las áreas estimadas fueron similares a las de los individuos con más reubicaciones. Para comparar el tamaño de los territorios entre la estación reproductiva y la no reproductiva teniendo en cuenta la posible correlación entre los datos de un mismo individuo utilizamos ecuaciones de estimación generalizada suponiendo una estructura de correlación compuesta ('intercambiable') mediante el paquete *'geepack'* (Højsgaard et al. 2006) en el programa R (R Core Team 2025).

El mínimo polígono convexo es un método ampliamente usado y comparable para estimar el tamaño del territorio o el área de acción, aunque no permite evaluar la intensidad de uso que hacen los individuos de esas áreas. Para evaluar esa intensidad utilizamos funciones de densidad de núcleo o 'kernel' ('kernel density estimation'; Worton 1989). Estas funciones producen áreas o bandas concéntricas dentro de las cuales la probabilidad de encontrar al individuo del cual se tomaron las ubicaciones es constante; la probabilidad de uso se calcula en base a la intensidad del uso (i.e., el número de ubicaciones) y decrece hacia el exterior. El ancho de las bandas se define mediante el parámetro 'h' ('smoothing parameter') y el ancho de banda óptimo ('hopt') se calculó mediante la fórmula propuesta por Bolstad (2016): $\text{hopt} = \text{DE} (2 / 3n)^{0.25}$, donde n es la cantidad de ubicaciones y DE es la desviación estándar de la distancia entre todas las ubicaciones y el centro de su distribución. A partir de las funciones de densidad estimamos la exclusividad en el uso del espacio a lo largo de todo el estudio, midiendo el porcentaje de superposición de territorios contiguos de distintos individuos en las estaciones reproductiva y no reproductiva.

RESULTADOS

En total realizamos 256 capturas de 109 individuos adultos y 17 juveniles de Calandrita. Todos los juveniles fueron reubicados (i.e., recapturados o vistos nuevamente) al menos una vez y la gran mayoría

(82%) únicamente durante su primer año. La mayor parte de los adultos fueron capturados durante la temporada no reproductiva (tasa de captura 72.7 ± 21.4 capturas/100 h-red en primavera-verano y 185.7 ± 33.5 capturas/100 h-red en otoño-invierno; ecuaciones de estimación generalizada: $W = 66.2$, $p < 0.001$, 5 años con 2 estaciones) y fueron reubicados en ninguna (53%) o en muy pocas oportunidades a lo largo del estudio (<5 reubicaciones, 24%). Registramos un 12% de adultos territoriales entre los individuos capturados, mientras que del resto (11%) no registramos actividades de defensa (de estos últimos el 60% fue reubicado únicamente en la época no reproductiva). De los adultos capturados durante la estación reproductiva (primavera y verano, $n = 52$) el 53% no tenían protuberancia cloacal inflamada; en el resto observamos protuberancias pequeñas (39%) o medianas (8%). Registramos parches de incubación activos (lisos, vascularizados, arrugados o mudando) en un 71% de los individuos adultos. En el 40% de los adultos registramos simultáneamente la presencia de protuberancia cloacal inflamada (pequeña o mediana) y parche de incubación desarrollado (liso o vascularizado) o con evidencia de haber estado desarrollado (arrugado o mudando). En dos de los cuatro individuos focales que registramos como territoriales (ver más adelante) registramos parche de incubación tanto en ellos como en sus parejas en alguna de las capturas (de los otros dos no contamos con información por

no haber podido capturar al individuo focal o a su pareja durante la estación reproductiva). Solo uno de los individuos focales fue identificado como macho porque su pareja puso un huevo durante una de sus capturas y había presentado parche liso en una estación reproductiva y parche arrugado en otra.

Encontramos evidencias de defensa del territorio (i.e., cantos y persecuciones) tanto en la estación reproductiva como en la no reproductiva y la tasa a la que observamos esos eventos (número de observaciones de actividades defensivas en función de 100 horas de búsqueda) fue similar entre temporadas, con un promedio ($\pm$ EE) de 19.4 ± 3.8 durante la estación reproductiva y de 19.2 ± 4.5 durante la no reproductiva ($n = 5$). Al momento de cantar, los individuos adultos de Calandrita seleccionaron percharse sobre Algarrobos (Índice de Selectividad de Manly $\pm$ IC: 4.8 ± 0.9 , $n = 26$) y en las perchas más altas (>3 m) de la vegetación (11.4 ± 3.1 , $n = 20$). Los intervalos de confianza de los valores del índice de selectividad para otras especies de plantas (Chañar, Jarilla, otros arbustos altos) y categorías de altura (0-1 m, 1-2 m) incluyeron valores menores o iguales a 1, indicando que no hubo selección.

A lo largo del estudio identificamos solo 10 adultos territoriales que establecieron sus territorios dentro del área de búsqueda (y otros tres cuyos territorios se extendían por fuera del área de búsqueda por lo que

Tabla 1. Valores promedio ($\pm$ EE) del tamaño del territorio, de la distancia entre los centroides del territorio en años consecutivos y de la superposición entre territorios contiguos de cuatro individuos focales de Calandrita (*Stigmatura budytoidea*) durante las temporadas reproductivas y no reproductivas de 2004-2009 en un algarrobal de la Reserva de Biosfera de Nacuñán, Mendoza, Argentina. Se muestran los valores obtenidos a partir de las observaciones de cada temporada y del total de observaciones a lo largo de todo el estudio.

	Promedio 2004-2009		Total	
	Reproductiva	No reproductiva	Reproductiva	No reproductiva
Tamaño (ha) [min-max]	1.4 ± 0.2 [0.8 – 2.5]	1.7 ± 0.2 [1.0 – 2.6]	2.9 ± 0.3 [2.2 – 3.7]	4.0 ± 0.2 [3.6 – 4.5]
<i>n</i>	14	15	4	4
Distancia (m) [min-max]	41 ± 5 [18 – 71]	61 ± 9 [21 – 101]		
<i>n</i>	10	10		
Superposición (%)				
Núcleo [min-max]			0	0.2 ± 0.2 [0 – 1]
Territorio total [min-max]			4 ± 3 [0 – 17]	11 ± 4 [2 – 23]
<i>n</i>			6	6

no fueron mapeados), cuatro de ellos que tuvieron el mayor número de reubicaciones y años consecutivos en que fueron observados (de aquí en adelante llamados individuos focales) y seis que pudimos identificar en distintos momentos como sus parejas. Los individuos focales establecieron sus territorios en el área de estudio durante al menos cuatro de los cinco años muestreados (tres individuos focales durante cuatro temporadas reproductivas y uno durante cinco). Dos de ellos fueron registrados todos los años con la misma pareja, otro con dos parejas distintas y el último con tres. Registramos repetidamente a ambos miembros de la pareja, tanto entre las estaciones reproductiva y no reproductiva del mismo año (82%) como entre estaciones reproductivas de años consecutivos (55%). En ninguna de las oportunidades en las que el individuo focal fue reubicado con una nueva pareja volvimos a reubicar a su pareja previa en el área de estudio. Ambos miembros de la pareja fueron reubicados cantando en los territorios de los individuos focales tanto en la estación reproductiva como en la no reproductiva y, en cinco ocasiones, observamos a juveniles ($n = 4$) cantando dentro del territorio de sus progenitores.

Mapeamos un total de 37 territorios de los cuatro individuos focales y cuatro de sus parejas a lo largo

de todas las estaciones y años, con tamaños promedio ($\pm$ EE) de 1.4 ± 0.1 ha en total, de 1.2 ± 0.1 ha durante la temporada reproductiva ($n = 19$ territorios de 8 individuos) y de 1.7 ± 0.1 ha durante la temporada no reproductiva ($n = 18$ territorios de 7 individuos). El tamaño de los territorios de los individuos focales fue mayor durante las temporadas no reproductivas que durante las reproductivas (ecuaciones de estimación generalizada: $W = 9.4$, $p = 0.002$, 29 observaciones de 4 individuos; Tabla 1) y la distancia entre los centroides del territorio en años consecutivos no varió entre estaciones ($W = 1.4$, $p = 0.240$, 20 observaciones de 4 individuos; Tabla 1). Teniendo en cuenta el conjunto de todas las reubicaciones de cada individuo focal a lo largo del estudio, el área usada durante la temporada no reproductiva fue mayor que durante la temporada reproductiva ($W = 16.8$, $p < 0.001$, 8 observaciones de 4 individuos; Tabla 1). La superposición de las áreas usadas entre los individuos focales a lo largo de todo el estudio fue mayor durante la temporada no reproductiva que durante la reproductiva, tanto para el área total del territorio ($W = 5.9$, $p = 0.016$, 12 observaciones de 6 pares de individuos) como para el núcleo, aunque en este último caso solo se registró una muy pequeña superposición durante la temporada no reproductiva (Fig. 2, Tabla 1).

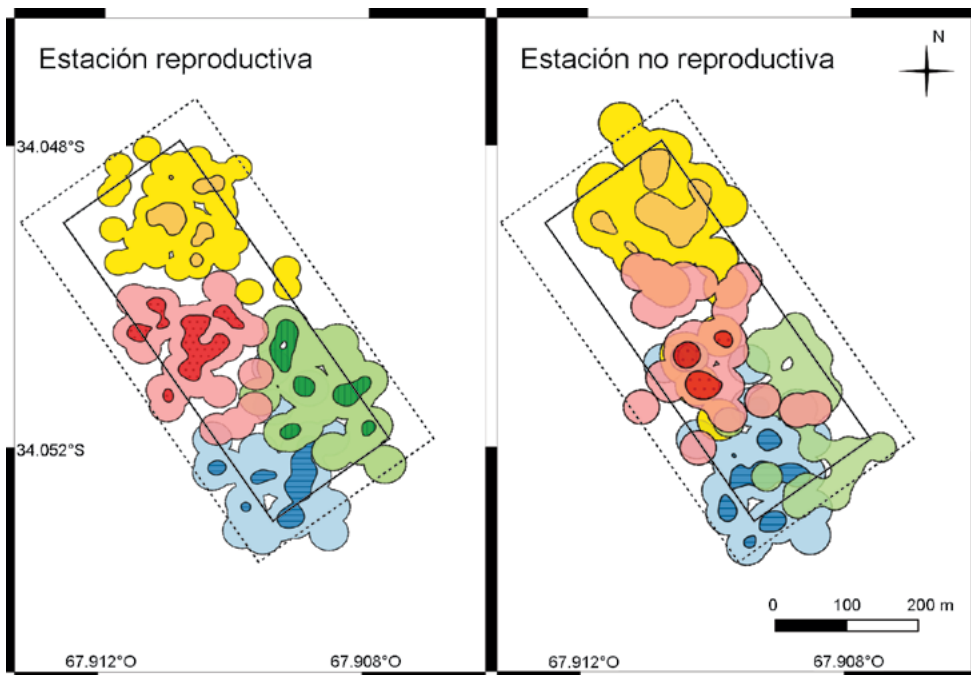


Figura 2. Territorios de cuatro individuos focales de Calandrita (*Stigmatura budytoides*) durante las estaciones reproductivas y no reproductivas de 2004-2009 en un algarrobal de la Reserva de Biosfera de Nacuñán, Mendoza, Argentina. Se muestran los límites del área de muestreo con redes de niebla (línea sólida), del área de búsqueda (línea punteada) y las áreas con valores de densidad de kernel de 95% (territorio total: áreas con tonos claros) y de 50% (núcleo: áreas con tonos oscuros). Cada color corresponde a un individuo focal diferente.

También mapeamos las reubicaciones de las parejas de los individuos focales, pero el menor número de reubicaciones en cada temporada y, en consecuencia, de territorios mapeados, no nos permitió mapear el territorio de todas ni realizar comparaciones estadísticas. El tamaño promedio ($\pm$ EE) del territorio de las parejas de los individuos focales fue de 0.7 ± 0.1 ha (Min-Max: 0.4-1.0 ha, $n = 5$) durante la temporada reproductiva y de 1.6 ± 0.2 ha (Min-Max: 1.1-1.8 ha, $n = 3$) durante la no reproductiva. Teniendo en cuenta las reubicaciones a lo largo de todo el estudio, la superposición entre los territorios mapeados para los individuos focales y sus parejas fue alta tanto en la temporada reproductiva ($85 \pm 12\%$, Min-Max: 50-97%, $n = 4$) como en la no reproductiva ($90 \pm 6\%$, Min-Max: 77-100%, $n = 4$).

DISCUSIÓN

Nuestros resultados indican que existe un núcleo de individuos sedentarios de Calandrita que mantienen territorios fijos a lo largo de los años y las estaciones en el Monte central. Los cambios en abundancia y las pocas reubicaciones detectadas mediante el monitoreo con redes de niebla sugieren que también muchos individuos son al menos localmente móviles, especialmente durante la estación no reproductiva. Este es un patrón que ya ha sido reportado para aves granívoras en el Monte central (Sagarío et al. 2014). Desconocemos la procedencia de esos individuos (e.g., movimientos locales de bandadas o grupos de juveniles, llegada de individuos de otras áreas), su destino (e.g., mortalidad diferencial durante la temporada no reproductiva, emigración permanente de juveniles, movimientos de larga distancia para reproducción en otros sitios), las causas de sus movimientos (e.g., cambios en disponibilidad de recursos, saturación del área por individuos territoriales) o sus consecuencias (e.g., competencia por espacio, alimento o parejas con los individuos territoriales). Los patrones de movimiento de los individuos no se pueden determinar mediante el marcado en un área pequeña dentro del potencial rango de movimiento de una especie (ver Chan 2001) y su caracterización está fuera del alcance de los objetivos de este trabajo.

Durante la época reproductiva el monitoreo con redes de niebla nos permitió detectar un 71% de individuos con parches de incubación activos. Este valor es alto en comparación con los de otras especies residentes abundantes ($n > 30$) que capturamos en el Monte central durante el mismo monitoreo (promedio $\pm$ EE: $31\% \pm 2\%$; Min-Max: 26-37% para *Anairetes flavirostris*, *Asthenes baeri*, *Microspingus torquatus*, *Saltatricula multicolor*, *Tarphonomus certhioides* y *Zonotrichia capensis*). También pudimos registrar la presencia de parche

de incubación activo en ambos miembros de algunas parejas de Calandrita. Estos resultados podrían indicar que ambos sexos participan en la incubación de los huevos. La única descripción detallada sobre la biología reproductiva de la especie indica que los dos sexos participan de la construcción del nido, pero no provee información acerca de quiénes están involucrados en la incubación (Mezquida 2002). Aunque en general es algo raro entre los tiránidos (Winkler et al. 2020), se conocen casos en los cuales efectivamente ambos sexos incuban (e.g., *Serpophaga griseicapilla*, Mezquida & Marone 2000; *Arundinicola leucocephala*, Farnsworth & Langham 2020) o al menos los machos presentan también un parche de incubación (e.g., cuatro especies del género *Myiarchus*; Pyle 1997), de modo que la incubación por parte de los machos en la Calandrita es una posibilidad que debería ser evaluada con más detalle.

Detectamos actividades de defensa de adultos (cantos y persecuciones) tanto en la temporada reproductiva como en la no reproductiva, y registramos que sus cantos se emiten desde perchas altas ubicadas en los algarrobos, un árbol que ya se ha demostrado que juega un rol importante en la selección y defensa de los territorios de aves en el Monte central (Lacoretz et al. 2012, Sagarío & Cueto 2021). El canto en dueto y la alta superposición de los territorios entre miembros de la pareja son evidencias de que tanto los machos como las hembras participan activamente en la defensa del territorio (e.g., Diniz et al. 2020), mientras que la observación de que los juveniles cantan mientras comparten el territorio con sus progenitores sugiere que podrían participar también en la defensa territorial. El rol que cumplen los diferentes miembros del grupo familiar en la defensa del territorio es otro interesante aspecto que merece ser explorado con mayor profundidad.

Los adultos territoriales se mantuvieron socialmente fieles a su pareja y a su territorio a lo largo del año, y algunas parejas también se mantuvieron en años consecutivos, tal como ocurre en muchas otras especies del Neotrópico (Stutchbury & Morton 2023), incluidas algunas del Monte central (e.g., *Microspingus torquatus*, *Saltatricula multicolor* y *Zonotrichia capensis*; Sagarío & Cueto 2014b). Sin embargo, encontramos que uno de los miembros de la pareja (individuo focal) era más fiel al territorio entre años y mostraba comportamientos defensivos más frecuentes y conspicuos, ya que era reubicado con mayor frecuencia. Al no haber podido sexar a los individuos no pudimos distinguir si este comportamiento estaba ligado a un sexo en particular. Aunque este es un comportamiento usualmente asociado al macho en muchas especies neotropicales

(e.g., Fraga 1980, Rosoni et al. 2024), se necesitan más estudios para determinar la existencia de diferencias en fidelidad (o mortalidad) entre los machos y las hembras territoriales de Calandrita. El tamaño territorial promedio durante la estación reproductiva (1.2 ± 0.1 ha) estuvo dentro de los rangos reportados para los machos de otras especies residentes de pequeños passeriformes del Monte central durante la misma estación (1.2-1.6 ha para *Microspingus torquatus*, 0.7-1.7 ha para *Saltatricula multicolor* y 0.5-1.2 ha para *Zonotrichia capensis*; Sagario & Cueto 2014a). Sin embargo, estas tres especies, que se alimentan principalmente de semillas durante el otoño y el invierno, no establecieron territorios durante esa época del año (Sagario & Cueto 2014a). Estas diferencias pueden deberse a una distinta distribución de sus recursos o a cambios en los costos y beneficios relativos a monopolizar un área durante diferentes épocas del año. Por ejemplo, en el caso de la Calandrita los territorios de los individuos focales fueron más grandes y se superpusieron más con los de otros individuos durante la estación no reproductiva. Esto puede responder a la necesidad de una mayor área para cubrir los requerimientos alimenticios o a una relación costo-beneficio desfavorable para mantener la exclusividad del acceso a los recursos debido, por ejemplo, a una menor abundancia de artrópodos (Guerra Navarro & Cueto 2024), a la aparición puntual y dispersa en el espacio de Algarrobos que proveen exudados de savia (de los que la Calandrita suele alimentarse; Genise et al. 1993, Blendinger 1999) o bien a una mayor abundancia de competidores (evidenciado por una mayor tasa de capturas de adultos en esta época del año).

La elección del tamaño del área relevada, la ubicación fija de las redes de niebla y la búsqueda sistemática, basadas en optimizar el diseño del monitoreo poblacional, resultaron en el seguimiento de un bajo número de adultos territoriales, ya que el área se encontraba saturada por unos pocos individuos sedentarios. Sin embargo, nuestros hallazgos permiten hacer algunas inferencias sobre el comportamiento territorial de esta especie, tales como la monogamia social, la estabilidad de los territorios y las parejas a lo largo del año, la probable defensa del territorio por ambos miembros de la pareja por la superposición de sus territorios y cantos en dueto, la potencial participación del macho en la incubación y la potencial existencia de diferencias entre machos y hembras en la fidelidad interanual al territorio. Todos estos son patrones esperables en especies tropicales y sugeridos para especies de ambientes templados de América del Sur (Stutchbury & Morton 2023). Incluso, dentro de Argentina, un gran número de estos comportamientos ha sido reportado en otras

especies, como por ejemplo *Furnarius rufus* (ver revisión en Montesana et al. 2024) y *Poliophtila duminicola* (Fraga & Salvador 2013). También pudimos corroborar que los juveniles permanecieron en el área durante su primer año y mostraron actividades de defensa. Martin (1996) ha hipotetizado que la permanencia prolongada de los juveniles en el territorio natal luego de su independencia puede aumentar su supervivencia sin incrementar el esfuerzo reproductivo de los padres. Este patrón se esperaría principalmente en aves del hemisferio sur, cuya inversión reproductiva es menor que la de las especies de zonas templadas de América del Norte (Martin 2004, Stutchbury & Morton 2023). Estos resultados, sumados a las evidencias reportadas previamente en la literatura tales como el reducido tamaño de puesta y el bajo éxito reproductivo (Mezquida & Marone 2001, Mezquida 2002), la alta longevidad (Cueto et al. 2025) y el cuidado parental prolongado (Zarco & Cueto 2017), sugieren que la Calandrita posee un 'modo de vida lento' ('a slow pace of life'; Wiersma et al. 2007). Este modo de vida se caracteriza por individuos que viven mucho tiempo e invierten menos en reproducirse, generando poca descendencia, rasgos compartidos con las aves tropicales y que contrastan con los observados en las aves de clima templado del hemisferio norte (Martin 2004, Stutchbury & Morton 2023).

Datos básicos sobre la historia natural de las especies de aves de América del Sur como los que presentamos en este estudio siguen siendo relativamente escasos en comparación a Europa o América del Norte (Lees et al. 2020, Stutchbury & Morton 2023). Sin embargo, resultan fundamentales a la hora de examinar contrastes como los esperados en las estrategias de historia de vida de las aves (Martin 1996) o, más generalmente, para generar nuevas hipótesis y facilitar su contrastación (Anderson 2017, Nanglu et al. 2023, Marone & Jaksic 2025).

AGRADECIMIENTOS

El financiamiento para realizar el trabajo de campo fue proporcionado por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica y la Universidad de Buenos Aires. Contribución N° 133 del Grupo de Investigación en Ecología de Comunidades de Desierto (Ecodes), perteneciente a IADIZA-CONICET y FCEN-UBA.

USO INTELIGENCIA ARTIFICIAL

No hemos utilizado inteligencia artificial en ninguna instancia de este trabajo.

REFERENCIAS

- Adams ES (2001) Approaches to the study of territory size and shape. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32(1):277-303. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114034>
- Anderson JGT (2017) Why ecology needs natural history. *American Scientist* 105(5):290-297. <https://doi.org/10.1511/2017.105.5.290>
- Beier C, Repenning M, Pereira MS, Pereira A, Fontana CS (2017) Cooperative breeding and demography of Yellow Cardinal *Gubernatrix cristata* in Brazil. *Revista Brasileira de Ornitologia* 25(1):12-19. <https://doi.org/10.1007/BF03544371>
- Blendinger PG (1999) Facilitation of sap-feeding birds by the White-fronted Woodpecker in the Monte desert, Argentina. *Condor* 101(2):402-407. <https://doi.org/10.2307/1370005>
- Bolstad P (2016) GIS fundamentals: a first text on geographic information system. 5th Edition. XanEdu Publishing, Acton
- Brown JL (1969) Territorial behavior and population regulation in birds: a review and re-evaluation. *Wilson Bulletin* 81(3):293-329
- Calenge C (2006) The package 'adehabitat' for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling* 197(3-4):516-519. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.03.017>
- Catchpole CK, Slater PJB (1995) Bird songs: biological themes and variations. Cambridge University Press, Cambridge
- Chan K (2001) Partial migration in Australian landbirds: a review. *Emu* 101(4):281-292. <https://doi.org/10.1071/mu00034>
- Chiarani E, Fontana CS (2015) Breeding biology of the Lesser Grass-Finch (*Emberizoides ypiranganus*) in southern Brazilian upland grasslands. *Wilson Journal of Ornithology* 127(3):441-456. <https://doi.org/10.1676/14-137.1>
- Colombo MA (2022) Biología reproductiva de la Cachirla Pálida (Aves: Motacillidae) en pastizales del noreste de la provincia de Buenos Aires con uso ganadero extensivo. PhD Thesis. Universidad Nacional de La Plata, La Plata
- Cueto VR, Sagario MC, Zarco A, Lopez de Casenave J (2025) Longevity records for bird species from the central Monte desert, Argentina. *Emu* 125(1):88-92. <https://doi.org/10.1080/01584197.2024.2408549>
- Diaz IA, Armesto JJ, Willson MF (2006) Mating success of the endemic Des Murs' Wiretail (*Sylviorthorhynchus desmursii*, Furnariidae) in fragmented Chilean rainforests. *Austral Ecology* 31(1):13-21. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2006.01538.x>
- Di Giacomo AS, Di Giacomo AG, Reboreda JC (2011) Male and female reproductive success in a threatened polygynous species: the Strange-tailed Tyrant, *Alectrurus risora*. *Condor* 113(3):619-628. <https://doi.org/10.1525/cond.2011.100067>
- Diniz P, Rech GS, Ribeiro PHL, Webster MS, Macedo RH (2020) Partners coordinate territorial defense against simulated intruders in a duetting ovenbird. *Ecology and Evolution* 10(1):81-92. <https://doi.org/10.1002/ece3.5821>
- Farnsworth A, Langham G (2020) White-headed Marsh Tyrant (*Arundinicola leucocephala*), version 1.0. In: del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J, Christie DA, de Juana E (eds) Birds of the world. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York. <https://doi.org/10.2173/bow.whmtyr1.01>
- Fitzpatrick JW (2020) Greater Wagtail-Tyrant (*Stigmatura budytoides*), version 1.0. In: del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J, Christie DA, de Juana E (eds) Birds of the World. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, EUA. <https://doi.org/10.2173/bow.grwtyr1.01>
- Fraga RM (1980) The breeding of Rufous Hornero (*Furnarius rufus*). *Condor* 82(1):58-68. <https://doi.org/10.2307/1366785>
- Fraga RM, Salvador SA (2013) Conducta y biología reproductiva de la Tacuarita azul (*Poliophtila dumicola*) en un área pampeana y otra del Espinal, Argentina. *Historia Natural* 3(2):37-50
- França LF, de Oliveira e Silva CC, de Pinho JB, Prestes NP, Cueto VR, Alves MAS, Schunk F, Fontana CS, Lugarini C, Martínez J, Sagario MC, Lopez de Casenave J, Vecchi MB, Repenning M, Ferreira A, Dias RI, Passos DC (2023) Similar regional-scale survival of tropical and southern temperate birds from the New World. *Oecologia* 202(2):239-250. <https://doi.org/10.1007/s00442-023-05381-2>
- Flockhart DTT, Mitchell GW, Krikun RG, Bayne EM (2016) Factors driving territory size and breeding success in a threatened migratory songbird, the Canada Warbler. *Avian Conservation and Ecology* 11(2):art4. <https://doi.org/10.5751/ACE-00876-110204>
- Genise JF, Straneck RJ, Hazeldine PL (1993) Sapsucking in the White-fronted Woodpecker *Melanerpes cactorum*. *Ornitologia Neotropical* 4(2):77-82
- Golabek KA, Ridley AR, Radford AN (2012) Food availability affects strength of seasonal territorial behaviour in a cooperatively breeding bird. *Animal Behaviour* 83(3):613-619. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.11.034>
- Guerra Navarro C, Cueto VR (2024) Effects of prey abundance and foliage structure in plant selection by insectivorous birds in the central Monte desert. *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2024.12.11.627985>
- Højsgaard S, Halekoh U, Yan J (2006) The R package geepack for Generalized Estimating Equations. *Journal of Statistical Software* 15(2):1-11. <https://doi.org/10.18637/jss.v015.i02>
- Lacoretz MV, Sagario MC, Cueto VR (2012) Habitat selection by the Pale-breasted Spinetail (*Synallaxis albescentis*) at multiple spatial scales in the central Monte Desert, Argentina. *Emu* 112(2):162-166. <https://doi.org/10.1071/mu11067>
- Lees AC, Rosenberg KV, Ruiz-Gutierrez V, Marsden S, Schulenberg TS, Rodewald AD (2020) A roadmap to identifying and filling shortfalls in Neotropical ornithology. *Auk* 137(4):ukaa048. <https://doi.org/10.1093/auk/ukaa048>
- Lovette IJ, Fitzpatrick JW (2016) Handbook of bird biology. 3rd edition. John Wiley & Sons, Chichester
- Lopez de Casenave J (2001) Estructura gremial y organización de un ensamble de aves del desierto del Monte. PhD Thesis, Universidad de Buenos Aires,

Buenos Aires

- Maguire G (2006) Territory quality, survival, and reproductive success in Southern Emu-Wrens *Stipiturus malachurus*. *Journal of Avian Biology* 37(6):579-593. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0908-8857.03757.x>
- Manly BFJ, McDonald LL, Thomas DL, McDonald TL, Erickson WP (2002) Resource selection by animals. Statistical design and analysis for field studies. 2nd edition. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht
- Marone L, Jaksic FM (2025) The roles of natural history during ecological research. *Ecología Austral* 35(1):43-52. <https://doi.org/10.25260/ea.25.35.1.0.2482>
- Martin TE (1996) Life history evolution in tropical and south temperate birds: what do we really know? *Journal of Avian Biology* 27(4):263-272. <https://doi.org/10.2307/3677257>
- Martin TE (2004) Avian life-history evolution has an eminent past: does it have a bright future? *Auk* 121(2):289-301. [https://doi.org/10.1642/0004-8038\(2004\)121\[0289:ALEHAE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1642/0004-8038(2004)121[0289:ALEHAE]2.0.CO;2)
- Mentesana L, Amador A, Amorim P, Delhey K, Diniz P, Fraga R, Mindlin GB, Reboreda JC, Schaaf A, Tassinio 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):art2. <https://doi.org/10.5751/JFO-00544-950402>
- Mezquida ET (2002) Nidificación de ocho especies de Tyrannidae en la Reserva de Nacuñán, Mendoza, Argentina. *Hornero* 17(1):31-40. <https://doi.org/10.56178/eh.v17i1.887>
- Mezquida ET, Marone L (2000) Breeding biology of Gray-crowned Tyrannulet in the Monte desert, Argentina. *Condor* 102(1):205-210. <https://doi.org/10.1093/condor/102.1.205>
- Mezquida ET, Marone L (2001) Factors affecting nesting success of a bird assembly in the central Monte Desert, Argentina. *Journal of Avian Biology* 32(4):287-296. <https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2001.320401.x>
- Mohr CO (1947) Table of equivalent populations of North American small mammals. *American Midland Naturalist* 37(1):223-249
- Nanglu K, de Carle D, Cullen TM, Anderson EB, Arif S, Castañeda RA, Chang LM, Iwama RE, Fellin E, Manglicmot RC, Massey MD, Astudillo-Clavijo V (2023) The nature of science: the fundamental role of natural history in ecology, evolution, conservation, and education. *Ecology and Evolution* 13(10):e10621
- Newton I (1998) Population limitation in birds. Academic Press, London
- Presti PM (2019) Demografía y selección de hábitat del Fío-fío Silbón (*Elaenia albiceps chilensis*), un ave migratoria en Patagonia. PhD Thesis, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche
- Pyle P (1997) Identification guide to North American birds. Part I. Slate Creek Press, Bolinas
- Pyle P, Engilis A Jr, Kelt DA (2015) Manual for ageing and sexing landbirds of Bosque Fray Jorge National Park and North-Central Chile, with notes on occurrence and breeding seasonality. Louisiana State University, Baton Rouge
- QGIS Development Team (2023) QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project
- R Core Team (2025) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. [URL: <https://www.R-project.org/>]
- Ralph CL, Geupel GR, Pyle P, Martin TE, DeSante DF, Mila B (1995) Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. General Technical Report PSW-GTR-159, Pacific Southwest Research Station, Forest Service, US Department of Agriculture, Albany
- Rosoni JRR, Carlos CJ, Fontana CS (2024) Territoriality, breeding philopatry, and nest site selection of Chestnut Seedeater (*Sporophila cinnamomea*) in grasslands of southern Brazil. *Journal of Field Ornithology* 95(3):art6. <https://doi.org/10.5751/JFO-00522-950306>
- Sagarío MC, Cueto VR (2014a) Seasonal space use and territory size of resident sparrows in the Central Monte Desert, Argentina. *Ardeola* 61(1):153-159. <https://doi.org/10.13157/arla.61.1.2014.153>
- Sagarío MC, Cueto VR (2014b) Breeding territory stability of resident sparrows in the central Monte desert, Argentina. *Ornitología Neotropical* 25(1):113-118
- Sagarío MC, Cueto VR, Lopez de Casenave J (2014) Movement patterns of three species of sparrow in the central Monte desert, Argentina: differences between and within species. *Emu* 114(3):268-276. <https://doi.org/10.1071/MU13098>
- Sagarío MC, Cueto VR (2021) Importance of Algarrobo trees *Prosopis flexuosa* for territory establishment of three seed-eating passerine species in the central Monte desert. *Ardea* 109(3):251-257. <https://doi.org/10.5253/arde.v109i3.a6>
- Stutchbury BJM, Morton ES (2023) Behavioral ecology of tropical birds. 2nd edition. Academic Press, San Diego
- Wiersma P, Muñoz-García A, Walker A, Williams JB (2007) Tropical birds have a slow pace of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 104(22):9340-9345. <https://doi.org/10.1073/pnas.0702212104>
- Winkler DW, Billerman SM, Lovette IJ (2020) Tyrant Flycatchers (Tyrannidae), version 1.0. In: Billerman SM, Keeney BK, Rodewald PG, Schulenberg TS (eds). *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York. <https://doi.org/10.2173/bow.tyrann.2.01>
- Worton B (1989) Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* 70(1):164-168. <https://doi.org/10.2307/1938423>
- Zarco A (2016) Influencia de la estructura de la vegetación y del alimento sobre el uso del espacio por las aves granívoras del desierto del Monte central. PhD Thesis, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires
- Zarco A, Cueto VR (2017) Winter flock structure in the central Monte desert, Argentina. *Ardea* 105(2):89-97. <https://doi.org/10.5253/arde.v105i2.a6>