

Uso y selección de grietas por el Vencejo Blanco (*Aeronautes andecolus*) y el Vencejo de Collar (*Streptoprocne zonaris*) en las Sierras de Córdoba, Argentina.

Resumen

El nicho ecológico se describe como el conjunto de variables ambientales, bióticas y físico-químicas importantes para la biología de una especie y bajo las cuales ésta es capaz de vivir y reproducirse con éxito. La partición de nicho es uno de los principales procesos que les permiten a las especies coexistir. El hábitat representa un componente ambiental que una especie requiere y selecciona, y forma parte de una de las dimensiones del nicho realizado. En las Sierras de Córdoba, las especies de vencejos presentes son el Blanco (*Aeronautes andecolus*) y el de Collar (*Streptoprocne zonaris*), los cuales habitan quebradas bajo y alto serranas. Estas aves nidifican y/o perchan en grietas en paredones de rocas de altura variable o en salientes o repisas altas dentro de grutas. El objetivo del presente trabajo fue evaluar si la partición de nicho entre *A. andecolus* y *S. zonaris* depende de un uso y selección diferencial de grietas, como así también determinar qué factores explicarían esta selección por dichas especies. Se caracterizaron en total 184 grietas, de las cuales 42 fueron utilizadas por *A. andecolus*, 30 por *S. zonaris* y 112 no fueron utilizadas, distribuidas en 11 sitios de las Sierras de Córdoba. Un análisis de componentes principales (ACP) mostró que las características de las grietas presentan una variabilidad agrupada según la especie de vencejo, siendo las variables altura de la pared y presencia de agua las más explicativas. Además, la mayoría de las grietas utilizadas pertenecieron a un subconjunto de la variabilidad de las grietas no utilizadas. Este patrón fue observado con mayor claridad en *A. andecolus*, mientras que en *S. zonaris* las grietas utilizadas mostraron mayor variabilidad que las grietas no utilizadas. Regresiones logísticas múltiples mostraron que ambas especies de vencejos seleccionan diferencialmente las grietas, para *A. andecolus* la selección de grietas estaría influenciada por la altura de la pared y la posición relativa de la grieta en la misma, como así también por el ancho de la entrada; mientras que para *S. zonaris* la selección estaría influenciada por la presencia de agua y la distancia a la vegetación más próxima. Adicionalmente, las grietas utilizadas por *A. andecolus* fueron de menores dimensiones que las que utilizó *S. zonaris*. Los resultados obtenidos indican una partición primaria del nicho para las dos especies de vencejos que coexisten en las Sierras de Córdoba. Dicha partición estaría determinada por un uso y selección diferencial de grietas que las aves utilizan como posadero o sitios de nidificación. *A. andecolus* y *S. zonaris* son especies sintópicas ya que coexisten en una misma localidad y superponen sus hábitats, pero poseen diferentes preferencias por determinados micro-hábitats según la especie.

Palabras claves: Apodiformes, cavidades, coexistencia, partición de nicho, selección de hábitat.

Introducción

Varias especies dentro de una comunidad pueden coexistir, dependiendo de la amplitud de nicho de cada una y la superposición entre los mismos (Pielou, 1972). El nicho ecológico se describe como el conjunto de variables ambientales, bióticas y físico-químicas importantes para la biología de una especie y bajo las cuales ésta es capaz de vivir y reproducirse con éxito, y se define como el nicho fundamental. El nicho realizado, por su parte, representa el conjunto de condiciones en las que una especie existe en presencia de especies interactuantes, limitado además por la capacidad de dispersión (Hutchinson, 1957; Chase & Leibold, 2003, Soberon & Peterson, 2005). A su vez, el nicho realizado puede resumirse en unas pocas dimensiones, cuya diferenciación entre dos o más especies determinaría la coexistencia. Además, estas dimensiones tienen en cuenta los recursos utilizados por las especies, particularmente aquellos recursos relacionados a la alimentación, uso de hábitat y el momento en que utilizan los recursos. Las principales dimensiones y la diferenciación que permitiría la coexistencia entre especies se detallan a continuación: 1) dimensión espacial, se diferencia cuando los recursos usados por las especies están separados en el espacio. Se pone de manifiesto cuando las especies, por ejemplo, utilizan distintos micro-hábitats; 2) dimensión temporal, la diferencia se observa cuando los recursos usados por las especies están disponibles en diferentes estaciones del año o momentos del día, y 3) dimensión trófica, se diferencia cuando los individuos se alimentan de distinto tipo o tamaño de presas (Pianka, 1982).

La teoría del nicho predice que las especies coexistentes limitarán los efectos de la competencia interespecífica mediante la división de los recursos compartidos (siempre y cuando estos recursos tengan una abundancia limitada en el sistema; Chesson, 2000). Dicha división puede ser el resultado de la competencia sostenida en el tiempo que ha moldeado el conjunto final de especies (Leibold et al., 2004). Como resultado de tales procesos, diferentes especies muestran un éxito diferencial en la explotación de recursos (Hromada et al., 2003). La partición de recursos puede ser primaria, cuando las especies no comparten sus recursos principales y, por lo tanto, están segregadas espacial y/o temporalmente. De lo contrario, puede ser secundaria, cuando las especies se superponen en sus preferencias por los recursos primarios o más importantes, mientras que muestran la partición con respecto a los de menor importancia (MacArthur & Levins, 1967; Rosenzweig, 1981; Abramsky & Rosenzweig, 1986). En resumen, las especies coexistentes deberían diferir en aspectos específicos de su uso de recursos que permitirán la partición de nicho entre ellas (MacArthur & Levins, 1967; Chase & Leibold, 2003; Devictor et al., 2010).

El hábitat representa un componente ambiental que una especie requiere y selecciona, y forma parte de la dimensión espacial del nicho realizado (Whittaker et al., 1973; Chase & Leibold, 2003). Se entiende por selección de recursos a la elección entre diferentes categorías de un mismo tipo de recurso disponible (por ej. alimento, hábitat o sitio de reproducción; Krausman, 1999). En el caso de que los recursos sean limitados, esta selección diferencial de recursos es uno de los principales mecanismos que permite a las especies coexistir, y su ocurrencia depende de diversos factores que incluyen la densidad poblacional, la competencia con otras especies, la depredación, el clima desfavorable y/o la estructura del hábitat (Casey, 1976; Rosenzweig, 1981; Cody, 1985; Peek, 1986; Martin & Clobert, 1996; Martin, 1998; Ghalambor & Martin, 2001; Manly et al., 2002). Con frecuencia se asume que una especie seleccionará los recursos que satisfagan más eficientemente sus necesidades para la supervivencia y reproducción (i.e. optimización del fitness). En general, la calidad de los recursos varía en el espacio y en el tiempo. Por lo tanto, los recursos utilizados deben compararse con los recursos disponibles para demostrar que los animales realizan una selección (Manly et al., 2002; Jaksic & Marone, 2006). Probablemente, ningún otro grupo animal tenga un potencial tan grande para seleccionar su hábitat como las aves, ya que se trata en general de organismos con alta capacidad de movilidad (Cody, 1985; Wiens, 1989).

El estudio del uso y selección de hábitat por aves tiene una larga tradición y se ha abordado a través de numerosas especies pertenecientes a casi todos los órdenes (Kendeigh, 1945; Svårdson, 1949; Hildén, 1965; Block & Brennan, 1993). Sin embargo, existe una clara inclinación hacia el estudio de especies del orden Passeriformes, el cual es el más abundante y diverso, reuniendo alrededor del 60% de las especies de aves actuales (IUCN, 2018). Contrariamente, el orden Apodiformes, particularmente la familia Apodidae (a la que pertenecen los vencejos), es un grupo para el cual es escaso el conocimiento sobre aspectos de su historia natural y particularmente, sobre uso y selección de hábitat (Cruz, 2004). Esto se debe quizás a que los sitios de nidificación o posaderos se encuentran generalmente en lugares inaccesibles o presenta un alto grado de dificultad aproximarse a ellos (Whitacre, 1989; Marín & Stiles, 1992). Dentro del conocimiento actual sobre estas aves, la mayor información proviene de especies del Hemisferio Norte (del Hoyo et al., 1999), mientras que para las especies del Hemisferio Sur, y particularmente las de Sudamérica, el conocimiento es mucho más limitado y reúne información mayormente anecdótica concerniente a la distribución y nidificación (Nores, 1996; Passeggi, 2011; Salvador, 2012; de la Peña, 2013; Biancalana, 2015).

En general, los vencejos se alimentan de insectos y de otros invertebrados que capturan en vuelo. En regiones templadas, la época de reproducción coincide con la temporada de lluvia, que es también la época en la cual se produce la mayor abundancia de insectos voladores (Snow, 1962; Rowley & Orr, 1965; Collins, 1968; Ayarzagüena, 1984; Marín & Stiles, 1992; Marín, 1999). Morfológicamente, se caracterizan por tener un cuerpo aerodinámico adaptado para el vuelo a alta velocidad. Las patas son pequeñas con uñas fuertes y curvadas que les permiten el apoyo sobre superficies verticales (Fjeldsa & Krabbe, 1990), las cuales son utilizadas para nidificar y posar (generalmente grietas en rocas, huecos de árboles o construcciones humanas). Por lo tanto, si las grietas poseen una calidad diferencial en la capacidad de brindar protección contra depredadores e inclemencias climáticas, es esperable que las especies seleccionen los sitios que las protejan de estos factores o, en otras palabras, sitios de mejor calidad.

En los sistemas montañosos de la provincia de Córdoba, las especies de vencejos presentes son el Vencejo Blanco (*Aeronautes andecolus*) y el Vencejo de Collar (*Streptoprocne zonaris*), los cuales habitan quebradas bajo y alto serranas, descendiendo ocasionalmente a las llanuras, especialmente en invierno (Nores, 1996). Salvador (2012) describe colonias de *A. andecolus* localizadas en grietas finas y profundas en grandes paredones de rocas, entre los 12 y 20 m de altura. Por su parte, de la Peña (2013) describe los nidos de *S. zonaris* como expuestos y elaborados, ubicados en las salientes de rocas o repisas altas, dentro de grutas. Estas descripciones sugieren la existencia de una partición primaria del eje de recursos definido por las características de las grietas que utilizan para nidificar y/o posar.

Usualmente las especies sintópicas, como podrían ser *A. andecolus* y *S. zonaris*, utilizan diferentes micro-hábitats y exhiben diferencias en su comportamiento (Pianka & Ayala, 1982; Krebs, 1985). El hecho de utilizar grietas con características diferentes sugiere que dichas especies realizarían una selección diferencial del recurso disponible. Esta diferencia en la dimensión espacial del nicho podría determinar la coexistencia entre dichas especies, al diferir la forma y/o el tamaño de las grietas que utilizan para nidificar y/o posar.

Objetivo general

Evaluar si la partición de nicho entre el Vencejo Blanco (*Aeronautes andecolus*) y el Vencejo de Collar (*Streptoprocne zonaris*) depende de un uso y selección diferencial de grietas.

Objetivos específicos

1. Relevar y caracterizar grietas disponibles.
2. Caracterizar y comparar el patrón de uso del recurso “grieta” para las dos especies de vencejos.
3. Determinar si el Vencejo Blanco (*Aeronautes andecolus*) y el Vencejo de Collar (*Streptoprocne zonaris*) seleccionan las grietas que utilizan para nidificar y/o posar en las Sierras de Córdoba.
4. Identificar los factores que influyen en la selección de grietas por parte de *A. andecolus* y *S. zonaris*.

Hipótesis

La coexistencia entre el Vencejo Blanco (*Aeronautes andecolus*) y el Vencejo de Collar (*Streptoprocne zonaris*) depende de la partición primaria de nicho definida por el uso y selección diferencial de grietas para nidificar o posar.

Metodología

Especies bajo estudio

A. andecolus pertenece a la subfamilia Apodinae, la cual comprende 79 géneros repartidos en tres tribus, comprendiendo la tribu Apodini al género *Aeronautes*. Es un ave de unos 14 cm de longitud; posee una cola larga furcada notablemente. El dorso es pardo, mientras que la rabadilla, la nuca y el vientre son de color blanco (Figura 1A; del Hoyo et al., 1999). Son aves gregarias y altamente móviles. *A. andecolus* habita en grietas, generalmente en enormes paredes de acantilados. Los nidos se caracterizan por ser rudimentarios y los huevos son colocados sobre el sustrato o plumas (Fjeldsa & Krabbe, 1990; de la Peña, 2013).

S. zonaris pertenece a la subfamilia Cypseloidinae, que comprende 13 especies de vencejos de distribución tropical. Las especies de Cypseloidinae posan y anidan generalmente en cuevas y cavernas, a menudo en acantilados o superficies verticales, muy cerca o detrás de cascadas (Lack, 1956; Knorr, 1961; Rowley & Orr, 1965; Collins, 1968; Whitacre, 1989; Marín & Stiles, 1992; Marín & Carrión, 1994; Marín, 1997). *S. zonaris* mide 22 cm. La coloración del adulto es negruzca con un collar completo blanco (Figura 1B). El macho y la hembra son similares, mientras que el juvenil es parduzco sin collar notorio (del Hoyo et al., 1999). Son aves sociales, se las observa en bandadas, a veces de a cientos. Se desplazan grandes distancias por lo que se los puede encontrar muy lejos de los dormideros o de la colonia en su forrajeo diario (Fjeldsa & Krabbe, 1990). Su distribución comprende México, América Central, América del Sur y el Caribe (Beebe, 1949; Rowley & Orr, 1965; Whitacre, 1989).



Figura 1. Especies bajo estudio. A) *A. andecolus*; B) *S. zonaris*.

Área de estudio

La provincia de Córdoba cuenta con un sistema montañoso constituido por tres cordones principales: las Sierras Chicas, las Sierras Grandes y las Sierras del Oeste, con una extensión Norte-Sur de aproximadamente 230 km y un ancho máximo de 130 km (Figura 2; Kraemer et al., 1995). El relieve en general es escarpado. Dichas áreas ocupan aproximadamente el 70 % de la superficie del ambiente serrano y constituyen las nacientes de los cursos de agua más importantes de la provincia. Este tipo de relieve se caracteriza por

presentar fuertes pendientes, cursos de agua angostos y encajonados (Cabido et al., 2003). Dichos cordones montañosos forman parte del Distrito Chaqueño Serrano (Cabrera, 1976). Entre los 500 y los 1.300 m.s.n.m., se desarrolla el bosque serrano en forma discontinua y con distintas fisonomías debidas a diferencias de exposición, a la heterogeneidad propia de esos ambientes y a las alteraciones provocadas por actividades antrópicas. A medida que se asciende, los elementos del bosque serrano van disminuyendo en tamaño y densidad, siendo reemplazados por el matorral serrano. Por arriba de las comunidades de bosques y matorral serranos, a partir de los 1.700 m.s.n.m, se presentan los pastizales y bosquesillos de altura. Los pastizales varían su composición de acuerdo a la altitud. En las quebradas se presentan bosques de *Polylepis australis* junto a *Maytenus boaria* (Cabido et al., 2003; Giorgis et al., 2011). En los sectores bajos del bosque serrano las precipitaciones anuales oscilan alrededor de los 670 mm promedio y la temperatura media anual es de 18.9°C, mientras que en los pastizales de altura la temperatura media anual es de 9.6°C y no existen meses libres de heladas; la precipitación media anual en estos lugares es de 870 mm concentrada entre los meses de octubre y abril. Las nevadas son frecuentes entre otoño y comienzos de la primavera (datos obtenidos en estaciones meteorológicas del INA, CIRSA Villa Carlos Paz; Lescano et al., 2015).

Las Sierras Grandes están situadas paralelamente al oeste de las Sierras Chicas, constituyendo el cordón de mayor extensión transversal, humedad y altura de las Sierras de Córdoba (Cabido et al., 2003). La mayoría de los sitios de muestreo se ubicaron en las Sierras Grandes, particularmente en la ladera oriental de la misma. La elección del área se llevó a cabo en base a datos bibliográficos y de naturalistas que indicaban la presencia de ambos vencejos en dichos lugares (Nores, 1996; Salvador, 2012).

Toma de datos y caracterización de las grietas

Se recopiló información sobre los lugares dentro de la provincia de Córdoba para los cuales existían registros de las especies bajo estudio. Se procedió a realizar un muestreo preliminar para el ajuste del método de recolección de datos y las variables a medir, como así también de la accesibilidad a los sitios. Además de los lugares recopilados, se realizaron búsquedas de vencejos en diferentes puntos de las Sierras de Córdoba, los cuales conformaban zonas potenciales para albergar dichas especies. Los sitios para los cuales se caracterizaron grietas fueron los siguientes (Figura 2; Tabla 1):

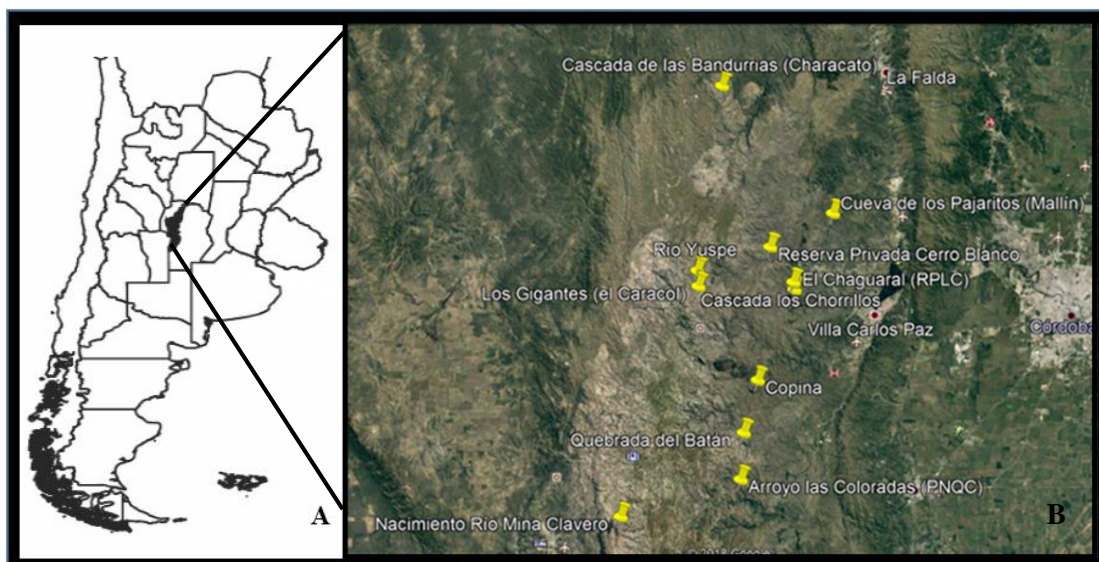


Figura 2. A) Ubicación de las Sierras de Córdoba en Argentina; B) Detalle de las Sierras Grandes con ubicación de los puntos de muestreo. RPLC: Reserva Privada Los Chorrillos; PNQC: Parque Nacional Quebrada del Condorito.

Tabla 1. Sitios para los cuales se caracterizaron grietas utilizadas por *A. andecolus*, *S. zonaris* y grietas no utilizadas por las especies, en las Sierras de Córdoba. RPLC: Reserva Privada Los Chorrillos; PNQC: Parque Nacional Quebrada del Condorito.

Sitio	Coordenadas
1. Cascada Los Chorrillos (RPLC)	31° 23' S 64° 37' O
2. El Chaguaral (RPLC)	31° 24' S 64° 37' O
3. Reserva Privada Cerro Blanco	31° 20' S 64° 40' O
4. Cueva de los Pajaritos (Mallín)	31° 18' S 64° 34' O
5. Arroyo las Coloradas (PNQC)	31° 39' S 64° 42' O
6. Río Yuspe	31° 22' S 64° 46' O
7. Los Gigantes (el Caracol)	31° 23' S 64° 47' O
8. Cascada de las Bandurrias (Characato)	31° 07' S 64° 44' O
9. Nacimiento del Río Mina Clavero	31° 42' S 64° 54' O
10. Quebrada del Batán	31° 35' S 64° 42' O
11. Copina	31° 31' S 64° 41' O

Los muestreos se distribuyeron entre octubre del año 2017 y abril del año 2018, abarcando desde la primavera hasta principios del otoño. Se accedió entre dos y tres veces a cada sitio, permaneciendo en los mismos de dos a cuatro horas, preferentemente al atardecer y al amanecer, que son los momentos del día en los cuales los vencejos generalmente se encuentran activos y se los puede observar utilizando grietas, aunque también se realizaron observaciones durante otros momentos del día. Se registraron grietas tanto con presencia como con ausencia de las especies. Estas últimas se determinaron con repetidas visitas a cada uno de

los sitios de muestreo, sin registrar las especies de vencejos mediante observación directa o indirecta (e.g. excrementos). Las grietas no utilizadas por vencejos fueron caracterizadas para estimar la disponibilidad de sitios potencialmente utilizables por estas especies y para evaluar qué características tienen influencia en el uso y selección de este tipo de recurso.

Se utilizó un set de variables comunes y posibles de medir en todos los sitios potenciales de usar por ambas especies de vencejos. Dado que el tamaño de las grietas que pueden usar las especies de vencejos tiene un rango de variación elevado, desde grietas finas a amplias cuevas, en este trabajo nos referiremos como “grietas” independientemente del tamaño. La caracterización de las grietas se realizó mediante la cuantificación de las siguientes variables (entre paréntesis su unidad de medida):

- altura y ancho de la entrada (metros);
- presencia/ausencia de techo (0/1);
- presencia de agua (0/1; 1= distancia al curso de agua más próximo menor o igual a 1 m; 0= distancia al curso de agua más próximo mayor a 1 m);
- distancia a la vegetación más próxima (metros);
- altura del paredón y posición de la grieta en el mismo (metros);
- especie presente (0/1).

Análisis de datos

En primera instancia se realizó un test de correlación para evitar incluir dos o más variables que pudieran estar correlacionadas y por lo tanto, aportar información redundante. A su vez, se utilizó un análisis de componentes principales (ACP) para explorar la variabilidad entre las grietas utilizadas por los vencejos (para *A. andecolus* y *S. zonaris*) y aquellas grietas no utilizadas. Esto permitió explorar a qué variables responden los patrones de agrupamiento de las grietas caracterizadas, y si las grietas que utilizan los vencejos pertenecen a un subconjunto de la variabilidad observada para las grietas con ausencia o no utilizadas. Además, se pudo observar cuáles variables están intercorrelacionadas (aquellas relacionadas al mismo eje).

Para evaluar a cuáles variables independientes responde la selección de grietas por las dos especies de vencejos, se elaboraron modelos lineales generalizados mixtos (MLGM), en los que se incluyó al sitio como factor aleatorio. La inclusión de un factor aleatorio en estos modelos permite modelar de manera implícita la dependencia espacial o temporal que pueda existir entre las observaciones (Zuur et al., 2009), de esta manera la dependencia que pueda

existir entre grietas dentro de un mismo sitio se modeló incluyendo a los sitios como factor aleatorio. Para la selección del mejor modelo para cada variable respuesta (i.e. la presencia de cada especie de vencejo, lo que indica que están utilizando las grietas), los MLGM fueron comparados utilizando el criterio de información de Akaike (AIC), con el fin de identificar aquellos con el menor valor AIC (i.e. los modelos más parsimoniosos). Dado que los modelos con valores AIC similares son candidatos igualmente buenos o parsimoniosos, se calculó un delta AIC (ΔAIC) (Burnham & Anderson, 2003); aquellos modelos con un $\Delta AIC < 2$ (respecto al valor de AIC del mejor modelo) fueron considerados con igual soporte estadístico (Mazerolle, 2006). Además, se calculó el peso de Akaike (ω_i) para cada modelo, que representa la probabilidad de que un modelo sea el mejor de todo el set de candidatos. Los análisis estadísticos se realizaron con los softwares Infostat (Di Rienzo et al., 2011) y RStudio (Team R, 2015). Para llevar a cabo el ACP se utilizaron los paquetes *vegan* (Oksanen et al., 2005) y *ggord* para graficarlo (Beck, 2016) y para realizar los MLGM se usó *lme4* (Bates et al., 2014), mientras que para seleccionar los modelos más parsimoniosos mediante el criterio de Akaike se utilizó el paquete *MuMIn* (Barton, 2009).

Resultados

Se caracterizaron en total 184 grietas, de las cuales 42 fueron utilizadas por *A. andecolus*, 30 por *S. zonaris* y 112 no fueron utilizadas por los vencejos, distribuidas en 11 sitios de las Sierras de Córdoba. Se encontraron correlaciones significativas entre las variables *altura de la entrada* y *presencia de agua* ($\rho_{x,y} = 0,68$; ver Tabla 6 y Gráfico 3, Anexo 1).

Análisis de componentes principales (ACP)

Las primeras dos dimensiones del ACP absorben el 53,69% de la varianza del conjunto de datos total. Este porcentaje es relativamente alto y por ende representa bien la variabilidad de los mismos. Se puede observar una separación entre las especies de vencejos, con superposición mínima entre ambas. La variable *altura de la pared* y la variable *presencia de agua* están correlacionadas negativamente entre sí y explicarían dicha separación. Además, se observa que la mayoría de las grietas utilizadas por *A. andecolus* pertenecen a un subconjunto de la variabilidad observada para las grietas no utilizadas; mientras que el patrón para *S. zonaris*

muestra que el conjunto de grietas utilizadas tiene mayor variabilidad que las grietas no utilizadas (Gráfico 1).

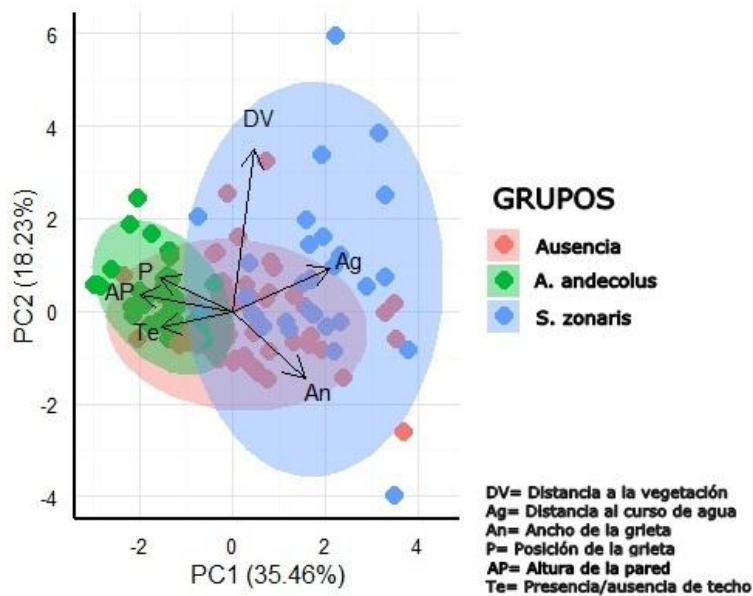


Gráfico 1. ACP para explicar a qué variables responden los patrones de agrupamiento de las grietas caracterizadas, y si las grietas que utilizan los vencejos pertenecen a un subconjunto de la variabilidad observada para las grietas no utilizadas. El análisis de los gráficos no detectó ningún valor atípico (outliers).

MLGM para la selección de grietas por parte de *A. andecolus*

Los resultados de los MLGM muestran que los modelos recuperados mediante selección con criterio de Akaike poseen similares valores de AIC y un $\Delta AIC < 2$, por ende son igual de parsimoniosos y tienen el mismo soporte estadístico. En cuanto al peso de Akaike (ω_i), los modelos con mayor peso que se observan son el modelo “*ancho + alturapared + posición*” con una probabilidad de 38% ($\omega_i = 0,38$) de ser el mejor modelo del set considerado, mientras que el modelo “*agua + ancho + alturapared + posición*” contó con el 33% ($\omega_i = 0,33$) de posibilidades de ser el mejor modelo del set (Tabla 2).

Tabla 2. MLGM para explicar la selección de grietas por *A. andecolus* ubicados en orden creciente de acuerdo al Criterio de Información de Akaike (valor AIC). Para cada modelo se muestran df: número de parámetros utilizados; AICc: valor AIC; Δ AIC: diferencia entre el valor AIC de cada modelo y el valor AIC del mejor modelo; logLik: log-probabilidad; ω_i : peso de Akaike.

Modelo	df	logLik	AICc	Δ AIC	ω_i
ancho + alturapared + posición	5	-38,80	88,00	0,00	0,38
agua + ancho + alturapared + posición	6	-37,85	88,27	0,26	0,33
ancho + alturapared + distvege + posición	6	-38,68	89,94	1,93	0,14
agua + ancho + alturapared + distvege + posición	7	-37,59	89,95	1,94	0,14

Dentro de cada uno de los modelos que resultaron explicativos para el set de datos analizado, tres variables resultaron significativas. Fueron estadísticamente significativas las variables: *altura de la pared* ($p = 0,009^{**}$), *ancho de la entrada* ($p = 0,002^{**}$) y *posición de la grieta en la pared* ($p = 5,6e-06^{***}$). Mientras el *ancho de la entrada* estuvo negativamente asociado a la utilización de grietas por parte de *A. andecolus*, la *altura de la pared* y la *posición de la grieta en la pared* estuvieron positivamente asociadas a la utilización de grietas por parte de esta especie (Tabla 3).

Tabla 3. Variables independientes que conforman los mejores modelos obtenidos. En negrita resaltan aquellas variables que resultaron significativas para explicar las variaciones en la utilización de grietas por parte de *A. andecolus* en 11 sitios de las sierras de Córdoba. β : coeficiente de estimación (signo + indica asociación positiva con la variable respuesta; signo - indica asociación negativa con la variable respuesta); Lower-Upper CL: límites superior e inferior del intervalo de confianza; p: significancia estadística del modelo; L-R χ^2 : log-probabilidad de que *A. andecolus* no utilice las grietas; *: variable estadísticamente significativa ($p < 0,05$).

Variable	Parámetros				
	β	Lower CL	Upper CL	L-R χ^2	p
agua	-8,069	1885,113	1900,657	0,004	0,996
alturapared	2,431	0,929	0,936	2,595	0,009**
ancho	-4,790	1,580	1,593	3,007	0,002**
posición	5,072	1,108	1,117	4,541	5,6e-06***
distvege	0,123	0,418	0,421	0,293	0,769

MLGM para la selección de grietas por parte de *S. zonaris*

Los resultados de los MLGM muestran que los modelos recuperados mediante selección con criterio de Akaike poseen similares valores de AIC y un $\Delta AIC < 2$, por ende son igual de parsimoniosos y tienen el mismo soporte estadístico. Los modelos con mayor peso de Akaike (ω_i) fueron: “*agua + ancho + distvege*” con un valor de $\omega_i = 0,35$ indicando que posee un 35% de probabilidad de ser el más adecuado para explicar la presencia de la especie sobre el resto de los modelos. El modelo “*agua + alturapared + ancho + distvege*” obtuvo un valor de $\omega_i = 0,27$ (Tabla 4).

Tabla 4: MLGM para explicar la selección de grietas por *S. zonaris* ubicados en orden creciente de acuerdo al Criterio de Información de Akaike (valor AIC). Para cada modelo se muestran df: número de parámetros utilizados; AICc: valor AIC; ΔAIC : diferencia entre el valor AIC de cada modelo y el valor AIC del mejor modelo; logLik: log-probabilidad; ω_i : peso de Akaike.

Modelo	df	logLik	AICc	ΔAIC	ω_i
agua + ancho + distvege	5	-24,78	60,00	0,00	0,35
agua + alturapared + ancho + distvege	6	-23,95	60,51	0,51	0,27
agua + techo + ancho + distvege	6	-24,09	69,79	1,79	0,24
agua + distvege	4	-26,80	61,90	1,90	0,14

Dentro de cada uno de los modelos que resultaron explicativos para el set de datos analizado, sólo dos variables resultaron significativas: la variable *presencia de agua* ($p = 0,010^*$) y la variable *distancia a la vegetación más próxima* ($p = 0,022^*$), ambas positivamente asociadas con las grietas utilizadas por *S. zonaris* (Tabla 5).

Tabla 5. Variables independientes que conforman los mejores modelos obtenidos. En negrita resaltan aquellas variables que resultaron significativas para explicar las variaciones en la utilización de grietas por parte de *S. zonaris* en 11 sitios de las sierras de Córdoba. β : coeficiente de estimación (signo + indica asociación positiva con la variable respuesta; signo - indica asociación negativa con la variable respuesta); Lower-Upper CL: límites superior e inferior del intervalo de confianza; p: significancia estadística del modelo; L-R χ^2 : log-probabilidad de que *S. zonaris* no utilice las grietas; *: variable estadísticamente significativa ($p < 0,05$).

Variable	Parámetros				
	β	Lower CL	Upper CL	L-R χ^2	p
agua	5,256	2,041	2,059	2,552	0,010 *
distvege	2,763	1,201	1,211	2,281	0,022*
ancho	1,369	0,944	0,949	1,441	0,149
alturapared	0,303	0,683	0,686	0,442	0,658
techo	0,368	0,937	0,941	0,391	0,695

Discusión

Los resultados obtenidos indican la presencia de una partición primaria de nicho para las dos especies de vencejos que coexisten en las Sierras de Córdoba. Dicha partición estaría determinada por un uso y selección diferencial de grietas que las aves utilizan como posadero o sitios de nidificación. Este uso y selección diferencial de grietas sugeriría que dicho recurso no es ilimitado, de lo contrario hubieran realizado un uso al azar del mismo. En cuanto a las características de las grietas que influyeron en la selección, *A. andecolus* seleccionó grietas a mayor altura y ubicadas en paredes más altas, mientras que *S. zonaris* seleccionó grietas próximas a cursos de agua y a mayores distancias de la vegetación más próxima, comparativamente con las cavidades disponibles. Además, las grietas utilizadas por *A. andecolus* fueron de menores dimensiones (altura y ancho de la entrada) que las que utilizó *S. zonaris*. *A. andecolus* y *S. zonaris* son especies sintópicas ya que coexisten en una misma localidad y superponen sus hábitats, pero poseen diferentes preferencias por determinados micro-hábitats según la especie (i.e diferenciación en la dimensión espacial del nicho). Esta partición primaria de nicho le permitiría a las especies coexistir en los mismos sitios, sin que haya desplazamiento de alguna de ellas. Por otra parte, la mayoría de las grietas utilizadas pertenecieron a un subconjunto de la variabilidad de las grietas no utilizadas, tal patrón fue

observado con mayor claridad en *A. andecolus*, mientras que en *S. zonaris* el conjunto de grietas utilizadas mostró mayor variabilidad que las grietas no utilizadas.

Las cavidades que las aves seleccionan podrían ofrecer protección ante condiciones climáticas desfavorables y evitar el acceso de depredadores. Las especies que las utilizan y que no pueden construirlas, como los vencejos, dependen de la disponibilidad de las mismas (Newton, 1998). Para el caso de *A. andecolus* la selección de grietas estuvo explicada principalmente por la altura de la pared y la posición de la grieta en la misma, como así también por el ancho de la entrada. Es decir, seleccionaron grietas ubicadas en paredes más altas, a mayor altura y de menor ancho, en comparación con las grietas disponibles (ver Gráfico A, B y C, Anexo 2). Los vencejos usualmente ingresan a las grietas que utilizan mediante vuelo directo, y el despegue se caracteriza por una caída libre inicial (Biancalana, 2015). Por lo tanto, las cavidades deben ser fácilmente accesibles desde el aire y ubicadas a una altura mínima. Estudios previos de vencejos pertenecientes a la tribu Apodini (a la cual pertenece *A. andecolus*) que habitan en edificios, han descrito la altura mínima de restricción. En pequeñas ciudades de España las grietas se ubicaron a partir de los 3-5 m de altura (Bernis, 1988); entre 12-16 m en casas de la República Checa (Pellantová, 1975) y superiores 6 m en Oxford (algunos cerca de Oxford estaban a sólo 3 m; Lack, 1956). Dada la variabilidad en las alturas mínimas, es posible que el despegue no requiera de una altura superior a 3 m, aunque las cavidades más altas pueden servir para conservar energía al comienzo del vuelo. La disponibilidad de alturas de las cavidades está limitada por la altura máxima de la pared y la posición relativa de las mismas. Por lo tanto, no está claro si los vencejos seleccionan las grietas a la altura máxima o simplemente evitan las que se encuentran por debajo de los 3 m (Biancalana, 2015). En el caso de *A. andecolus* la distancia mínima de la grieta a la base de la pared fue de 5 m, mientras que la distancia mínima de la grieta a la cima fue de 3,5 m. La mayoría de las grietas seleccionadas por esta especie se ubicaron en la porción superior de la pared, entre el 60 % y el 90 % de la misma (ver Gráfico B, Anexo 2). Este patrón sugiere que las grietas próximas a la base y a la cima de la pared serían inadecuadas para nidificar o posar debido a un riesgo potencialmente mayor de predación por animales terrestres (i.e. roedores, ofidios) que accedan por debajo o por encima de la misma, respectivamente (Corrales et al., 2013).

Para explicar la selección de grietas por parte de *S. zonaris* resultaron significativas las variables presencia de agua y distancia a la vegetación más próxima (ver Gráfico A y B, Anexo 3). Dichos resultados concuerdan con descripciones realizadas sobre la misma especie en “La Cueva de los Pajaritos” ubicada en la provincia de Córdoba (Passeggi, 2011), y en Parque

Estatal Intervalos (ISP), Municipio de Ribeirão Grande, São Paulo, Brasil (Biancalana, 2015) y para vencejos de la subfamilia Cypseloidinae en general, que caracterizan colonias ubicadas cerca o detrás de cascadas en quebradas y cuevas húmedas (Lack, 1956; Rowley & Orr, 1965; Whitacre, 1989; Marín & Stiles, 1992; de la Peña, 2013). A diferencia de otros vencejos, estas especies dependerían principalmente de la humedad para construir y adherir sus nidos (Rowley & Orr, 1965; Collins, 1968; Marín & Stiles, 1992; Pichorím, 2002). La proximidad a cursos de agua podría estar relacionada con la obtención de material para la construcción de los nidos, los cuales consisten generalmente en placas circulares con una depresión central conformadas por briófitas y pteridófitas, principalmente, adheridas con barro (Passeggi, 2011; Biancalana, 2015). Dichos componentes se encuentran en su mayoría en sitios húmedos y sin incidencia directa de luz, los cuales coinciden con las cavidades seleccionadas por *S. zonaris* para nidificar y/o posar. Esto facilitaría el aprovisionamiento de materiales para el nido, lo que concuerda además con lo observado por Biancalana (2015), que describe una adhesión constante de elementos a los mismos, debido a que el movimiento de pichones y adultos, como así también la humedad propia de las cavidades, contribuyen al deterioro de los nidos. En este estudio se observó que todas las grietas utilizadas por *S. zonaris* se ubicaron sobre cursos de agua o detrás de cascadas, lo que coincide con antecedentes para otros miembros de Cypseloidinae, los cuales se benefician de la facilidad con la que se pueden recolectar los materiales de nidificación (del Hoyo et al., 1999). En cuanto a la distancia a la vegetación más próxima, el hecho de que *S. zonaris* haya seleccionado grietas a mayores distancias de la misma podría deberse a que arbustos y árboles de pequeño porte generalmente no crecen sobre los márgenes de cursos de agua cuando los mismos se encuentran en sitios encajonados o con pendientes pronunciadas, que son usualmente los lugares donde se ubican las grietas utilizadas por *S. zonaris*. Si ocasionalmente un árbol o arbusto lograra establecerse en dichos sitios, impediría el ingreso de los vencejos a las cavidades próximas, por ende serían difícilmente utilizables por esta especie.

Adicionalmente, las dimensiones de las grietas utilizadas por ambas especies de vencejos diferirían entre sí (Gráfico C y D, Anexo 2 y 3; Figura 3 y 4). Para el caso de *A. andecolus* las dimensiones de la mayoría de las grietas utilizadas oscilaron entre 0,15 y 1,8 m para el ancho de la entrada y entre 0,08 y 0,4 m para el alto de la entrada (ver Gráfico C y D, Anexo 2); en el caso de *S. zonaris* la mayoría de las grietas oscilaron entre 1 y 4 m para el ancho de la entrada y entre 2,5 y 10 m para el alto de la entrada (ver Gráfico C y D, Anexo 3). Esto puede deberse a que el tamaño entre las especies es diferente; mientras que *A. andecolus* presenta 14 cm de longitud, *S. zonaris* posee 22 cm de longitud y un cuerpo robusto (del Hoyo et al., 1999), lo cual es proporcionalmente mayor y no le permitiría a esta especie acceder a las

pequeñas grietas ocupadas por *A. andecolus*, tanto para nidificar como para posar, ya que las dimensiones de las cavidades deben estar correlacionadas con tales medidas (*S. zonaris* además elabora nidos prominentes, diámetro interno = 12 cm, altura exterior = 7 cm y profundidad interna = 1,4 cm; Biancalana, 2015). En cambio, *A. andecolus* coloca los huevos directamente sobre el sustrato o plumas (Salvador, 2012) por lo que necesitaría cavidades que respondan sólo a su tamaño corporal. El tamaño de las grietas utilizadas por *A. andecolus* impediría el ingreso de *S. zonaris*, no obstante, no ocurriría lo mismo al revés, dicho de otra manera, el tamaño de las grietas que utiliza *S. zonaris* no impediría el ingreso de *A. andecolus*. Quizás el tamaño de las grietas depende de otros factores, es decir, las “grietas grandes” dependerían de los cursos de agua que las moldeen, lo que además está relacionado con la facilidad de obtención de materiales necesarios para la construcción de nidos por *S. zonaris*, como helechos y musgos, mientras que las “grietas finas” dependerían de paredes elevadas donde las rocas se parten, que corresponden a las cavidades utilizadas por *A. andecolus* para nidificar y/o posarse (Figura 3 y 4).



Figura 3. Grietas utilizadas por *A. andecolus*. A) Paredes en las que se ubican las grietas; B) y C) Grietas utilizadas. Las fotos corresponden al sitio “Cascada de Los Chorrillos”.



Figura 4. A) Grieta utilizada por *S. zonaris*; B) Individuos de *S. zonaris* posados dentro de la grieta. Las fotos corresponden al sitio “Arroyo las Coloradas”, dentro del Parque Nacional Quebrada del Condorito.

En cuanto a otras dimensiones del nicho, podría darse una diferenciación en la dimensión trófica entre ambas especies. *A. andecolus* y *S. zonaris* comparten ciertos ítems alimentarios, entre los que se encuentran insectos pertenecientes a los órdenes Ephemeroptera, Hymenoptera: Formicidae (*Atta* sp.). Además, *S. zonaris* consume insectos del orden Odonata: Anisoptera (Salvador, 2017). El hábitat de los vencejos, en su expresión más simple, consiste en un sitio donde pueden capturar sus presas. Para muchas especies, esto significa viajes regulares lejos de la zona de cría o descanso, lo que implica menos problema para las especies grandes que para las pequeñas (Collins, 2015). *S. zonaris* es capaz de utilizar la amplia gama de hábitats disponibles a varios kilómetros de los sitios donde anida y descansa. Cuando ocurren precipitaciones, se mueven a las tierras bajas adyacentes para alimentarse (del Hoyo et al., 1999). Dicho comportamiento fue observado en las colonias de *S. zonaris* presentes en las Sierras de Córdoba (obs. pers.). Al amanecer, la mayoría de los individuos abandonaban las grietas para alimentarse en otros sitios; en el caso de *A. andecolus* no se observó tal comportamiento, sino que constantemente durante el transcurso del día se alimentaban sobre vegetación y cursos de agua cercanos, entrando y saliendo regularmente de las grietas (obs. pers.). Por otra parte, el tamaño de la presa en vencejos se ha correlacionado con el tamaño del cuerpo, con vencejos más grandes consumiendo presas mayores (Brooke, 1973; Hespeneide, 1975). También se pensaba que el peso corporal era el "mejor" predictor del tamaño de la presa consumida (Hespeneide, 1971). Estas suposiciones se han documentado como ciertas para

vencejos de los géneros *Apus* y *Tachymarptis* (Collins et al., 2009), y sucede algo similar para los géneros *Chaetura* y *Aeronautes* en Venezuela (Collins, 2015). Para el caso de *A. andecolus* y *S. zonaris* en las Sierras de Córdoba, podría darse una partición en la dimensión trófica del nicho. Si bien los datos existentes indicarían una superposición en los ítems alimentarios a nivel de órdenes de insectos (Salvador, 2017), podría diferir no sólo el tamaño de las especies de las que se alimentan, sino también los sitios o momentos del día en los cuales los vencejos lo harían, aunque para corroborar dicha hipótesis se necesitarían análisis detallados sobre contenidos estomacales y comportamiento alimenticio (Collins, 2015), ya que se observó en otras especies de vencejos que la superposición trófica puede evitarse al consumir diferentes tamaños de presas y utilizando distintos estratos altitudinales o sitios para hacerlo, seleccionando generalmente mayores altitudes y/o sitios más lejanos las especies de vencejos de mayor tamaño (del Hoyo et al., 1999).

Este trabajo aporta información relevante para comprender las variables que condicionarían la selección de grietas por parte de *A. andecolus* y *S. zonaris* en las Sierras de Córdoba. Constituye una fuente de información en cuanto a uso y partición de recursos dentro del orden Apodiformes, especialmente en el Hemisferio Sur.

Otros interrogantes

Durante este trabajo se observaron en varias oportunidades la presencia de otras especies nidificando en las mismas cavidades, como el Picaflor Cometa (*Sappho sparganurus*), el Zorzal Chiguanco (*Turdus chiguanco*) y la Golondrina Negra (*Progne elegans*), por lo que sería interesante evaluar en estudios posteriores la relación entre estas especies y los vencejos. Este tipo de interacciones en el período reproductivo podría tener beneficios mutuos, por ejemplo, para facilitar la detección de potenciales depredadores. También se podría considerar la presencia/ausencia de depredadores aéreos tales como el Halcón Peregrino (*Falco peregrinus*), que habita paredones rocosos similares a los que utiliza *A. andecolus*, o depredadores de nidos como la Culebra Vanzolini (*Lygophis vanzolinii*), la cual se encuentra asociada a cursos de agua serranos y podría eventualmente depredar sobre pichones de *S. zonaris*, lo que influiría en la calidad de las cavidades disponibles. Otra variable a tener en cuenta podría ser la presencia humana (i.e turistas) y el lugar del sitio por donde los mismos acceden, ya que los vencejos podrían seleccionar aquellas grietas más alejadas de dichos lugares por el disturbio y molestias que pueden ocasionar los visitantes, alterando los hábitats disponibles para las aves (Fernández-Juricic et al., 2005).

Por otro lado, se podrían plantear también estudios a futuro que evalúen la selección de hábitat a una escala mayor, por ejemplo, describiendo grietas en sitios similares a los mencionados pero sin vencejos, y midiendo variables tales como el número de grietas de cada tipo, el número de paredes, etc. en cada sitio, con el fin de evaluar el efecto de la “cuenca” en la selección de grietas por estas especies. Adicionalmente sería interesante medir la profundidad de la grieta. Se ha demostrado en otras especies de vencejos, por ejemplo *Apus apus*, que las cavidades utilizadas tenían al menos 12 cm de profundidad (Corrales et al., 2013). La profundidad resulta importante ya que determina, entre otros factores, el clima generado dentro de las cavidades, lo que afectará la calidad de las grietas disponibles. Por ello, sería interesante evaluar la importancia de las variables micro-ambientales (i.e. temperatura, humedad) en las grietas utilizadas por *A. andecolus* y *S. zonaris*, ya que resultarían significativas a la hora de seleccionar las más óptimas (del Hoyo et al., 1999).

Agradecimientos

Agradezco a Guillermo Sferco y David Vergara-Tabares por sus enseñanzas, consejos y sugerencias tanto en el trabajo de campo como en la escritura del presente estudio. Al equipo del Centro de Zoología Aplicada, por brindarme el lugar para realizar mi trabajo. A la administración del Parque Nacional Quebrada del Condorito, de la Reserva Privada Cascada los Chorrillos (en especial a los Guardaparques Fede y Sami), de la Reserva Privada Cerro Blanco y de la Cueva de los Pajaritos, por permitirme el ingreso y facilitarme la toma de datos necesarios para este estudio. A todas las personas que de manera desinteresada me acompañaron a las campañas de muestreo, e hicieron de las mismas una actividad amena. Agradezco a Pablo Eguía y Jorge M. Spinuzza por las fotos de las especies utilizadas en el manuscrito. Finalmente a mi familia y amigos que fueron mi contención y apoyo durante todo este tiempo de carrera. Quiero dedicarle este trabajo a mi madrina Rosa, que aunque en persona no pudo estar presente hasta el final, me acompañó en todo momento y me ayudó a seguir. A todos ellos, ¡gracias!

Bibliografía

- Abramsky, Z., Bowers, M. A., & Rosenzweig, M. L. (1986). Detecting interspecific competition in the field: testing the regression method. *Oikos*, 47(2), 199-204.
- Ayarzagüena, J. (1984). Sobre la nidificación del Vencejo Castaño (*Cypseloides cryptus*) (Aves: Apodidae). *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales la Salle*, 122, 141-147.
- Barton, K. (2009). MuMIn: multi-model inference, *R package version 0.12.0*. <http://r-forge.r-project.org/projects/mumin/>.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2014). lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. *R package version, 1(7)*, 1-23.
- Beck, M. W. (2016). ggord: Ordination Plots with ggplot2. 0.11, 9000.
- Beebe, W. (1949). The swifts of Rancho Grande, north-central Venezuela, with special reference to migration. *Zoologica*, 34, 53-62.
- Bernis, F. (1988). Los Vencejos. Su biología, su presencia en las mesetas españolas como aves urbanas. *Universidad Complutense de Madrid*. Madrid.
- Biancalana, R. N. (2015). Breeding biology of the White-collared Swift (*Streptoprocne zonaris*) in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Ornitologia-Brazilian Journal of Ornithology*, 22(4), 341-346.
- Block, W. M., & Brennan, L. A. (1993). The habitat concept in ornithology. *In Current ornithology* (pp. 35-91). Springer US.
- Brooke, R. K. (1973). Distributional and biological notes on the Mottled Swift in Rhodesia. *Ostrich*, 44(2), 106-110.
- Bucher, E., & Abalos, J. (1979). Fauna (p. 369 434). Geografía física de la provincia de Córdoba (Vásquez, JB; RA Miatello y ME Roque Eds.). *Editorial Bolt.*, Buenos Aires.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2003). Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. *Springer Science & Business Media*.
- Cabido, D. C., Garré, M. R., Gorgas, S. M., Miatello, J. A., Ravelo, R. A., Rambaldi, A. C. & Báez, L. (2003). Regiones naturales de la provincia de Córdoba.
- Cabrera, Á. L. (1976). Regiones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería*, 2, 1-85.

- Casey, T. M. 1976. Activity patterns, body temperature and thermal ecology in two desert caterpillars (Lepidoptera: Sphingidae). *Ecology* 57, 485–497.
- Chase, J. M., & Leibold, M. A. (2003). Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. *University of Chicago Press*.
- Chesson, P. (2000). General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. *Theoretical population biology*, 58(3), 211-237.
- Cody, M. L. (Ed.). (1985). Habitat selection in birds. *Academic Press*.
- Collins, C. T. (1968). The comparative biology of two species of swifts in Trinidad, West Indies. *University of Florida*.
- Collins, C. T., Tella, J. L., & Colahan, B. D. (2009). Food habits of the Alpine Swift on two continents: intra-and interspecific comparisons.
- Collins, C. T. (2015). Food habits and resource partitioning in a guild of Neotropical swifts. *The Wilson Journal of Ornithology*, 127(2), 239-248.
- Corrales, L., Bautista, L. M., Santamaría, T., & Mas, P. (2013). Hole selection by nesting swifts in medieval city-walls of central Spain. *Ardeola*, 60(2), 291-304.
- Cruz, L. A. P. (2004). Selección de edificaciones en la nidificación del Vencejo Pálido (*Apus pallidus*) en núcleos urbanos de la provincia de Castellón. *Toll Negre*, 33.
- Del Hoyo, J., Elliott, A., & Sargatal, J. (1999). Handbook of the birds of the world. Volume 5. *Barn-owls to hummingbirds*. Lynx Edicions, Barcelona.
- De la Peña, M.R. (2013). Nidos y reproducción de las aves argentinas: Ediciones Biológica. *Serie Naturaleza, Conservación y Sociedad N° 8*. Santa Fe, Argentina. 590 pp.
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W. & Mouquet, N. (2010). Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*, 47(1), 15-25.
- Di Rienzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, M. G., González, L., Tablada, M., & Robledo, Y. C. (2011). InfoStat versión 2011. *Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina*. URL <http://www.infostat.com.ar>, 8, 195-199.
- Fernández-Juricic, E., Venier, M. P., Renison, D., & Blumstein, D. T. (2005). Sensitivity of wildlife to spatial patterns of recreationist behavior: a critical assessment of minimum

- approaching distances and buffer areas for grassland birds. *Biological Conservation*, 125(2), 225-235.
- Fjeldså, J., & Krabbe, N. K. (1990). Birds of the high Andes. *Museum Tusulanum*.
- Ghalambor, C. K., & Martin, T. E. (2001). Fecundity-survival trade-offs and parental risk-taking in birds. *Science*, 292(5516), 494-497.
- Giorgis, M. A., Cingolani, A. M., Chiarini, F., Chiapella, J., Barboza, G., Ariza Espinar, L. & Cabido, M. (2011). Composición florística del Bosque Chaqueño Serrano de la provincia de Córdoba, Argentina. *Kurtziana*, 36(1), 9-43.
- Hespenheide, H. A. (1971). Food preference and the extent of overlap in some insectivorous birds, with special reference to the Tyrannidae. *Ibis*, 113(1), 59-72.
- Hespenheide, H. A. (1975). Selective predation by two swifts and a swallow in Central America. *Ibis*, 117(1), 82-99.
- Hildén, O. (1965). Habitat selection in birds: a review. *Annales Zoologici Fennici* (Vol. 2, No. 1, pp. 53-75). Finnish Zoological and Botanical Publishing Board.
- Hromada, M., Kuczynski, L., Kristin, A., & Tryjanowski, P. (2003). Animals of different phenotype differentially utilise dietary niche-the case of the Great Grey Shrike *Lanius excubitor*. *Ornis Fennica*, 80(2), 71-78.
- Hutchinson, G. E. (1957). Cold spring harbor symposium on quantitative biology. *Concluding remarks*, 22, 415-427.
- IUCN (2018). The IUCN Red List of Threatened Species. *Version 2018-1*.
- Jaksic, F. M., & Marone, L. (2006). Ecología de Comunidades. (*Ediciones Universidad Católica de Chile, Segunda Edición Ampliada: Santiago de Chile*).
- Kendeigh, S. C. (1945). Community selection by birds on the Helderberg Plateau of New York. *The Auk*, 62(3), 418-436.
- Knorr, O. A. (1961). The geographical and ecological distribution of the Black Swift in Colorado. *The Wilson Bulletin*, 73(2), 155-170.
- Kraemer, P. E., Escayola, M. P., & Martino, R. D. (1995). Hipótesis sobre la evolución tectónica neoproterozoica de las Sierras Pampeanas de Córdoba (30 40'-32 40'), Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 50(1-4), 47-59.

- Krausman, P. R. (1999). Some basic principles of habitat use. *Grazing behavior of livestock and wildlife*, 70, 85-90.
- Krebs, C. J. (1985). *Ecología: estudio de la distribución y la abundancia* (No. 574.5 K92e). México, MX: Edit. Harla.
- Lack, D. (1956). A review of the genera and nesting habits of swifts. *The Auk*, 73(1), 1-32.
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., & Loreau, M. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology letters*, 7(7), 601-613.
- Lescano, J. N., Nori, J., Verga, E., Robino, F., Bonino, A., Miloch, D., & Leynaud, G. C. (2015). Anfíbios de las Sierras Pampeanas Centrales de Argentina: diversidad y distribución altitudinal. *Cuadernos de herpetología*, 29(2), 103-115.
- MacArthur, R., & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101(921), 377-385.
- Manly, B. F. J., McDonald, L. L., Thomas, D. L., McDonald, T. L., & Erickson, W. P. (2002). *Resource selection by animals: statistical analysis and design for field studies*. Nordrecht, The Netherlands: Kluwer.
- Marín, A. M., & FG Stiles. (1992). On the biology of five species of swifts (Apodidae, Cypseloidinae) in Costa Rica. In *Proceedings of the Western Foundation of Vertebrate Zoology* (Vol. 4, pp. 287-351).
- Marín, M., & Carrión, B. J. B. (1994). Additional notes on nest and eggs of some Ecuadorian birds. *Ornitología Neotropical*, 5, 121-124.
- Marín, M. (1997). Some aspects of the breeding biology of the Black Swift. *The Wilson Bulletin*, 109(2), 290-306.
- Marín, M. (1999). Food, foraging, and timing of breeding of the Black Swift in California. *The Wilson Bulletin*, 111(1), 30-37.
- Martin, T. E., & Clobert, J. (1996). Nest predation and avian life-history evolution in Europe versus North America: a possible role of humans? *The American Naturalist*, 147(6), 1028-1046.
- Martin, T. E. (1998). Are microhabitat preferences of coexisting species under selection and adaptive? *Ecology*, 79(2), 656-670.

- Mazerolle, M. J. (2006). Improving data analysis in herpetology: using Akaike's Information Criterion (AIC) to assess the strength of biological hypotheses. *Amphibia-Reptilia*, 27(2), 169-180.
- Newton, I. (1998). Population limitation in birds. *Academic press*.
- Nores, M. (1996). Avifauna de la provincia de Córdoba. *Biodiversidad de la Provincia de Córdoba*, 1, 255-337.
- Oksanen, J., Kindt, R., & O'Hara, B. (2005). *Vegan: R functions for vegetation ecologists*. Available at: <http://cc.oulu.fi/jarioksa/softhelp/vegan.html>.
- Passeggi, J. M. (2011). First description of the breeding chronology of the White-collared Swift (*Streptoprocne zonaris*) in Argentina. *The Wilson Journal of Ornithology*, 123(3), 613-618.
- Peek, J. M. (1986). *A review of wildlife management* (No. 719.36 P4).
- Pellantová, J. (1975). The course of breeding of the swift (*Apus apus* Linn.). *Zoologické Listy*, 24(3), 249-262.
- Pianka, E. R., & Ayala, J. (1982). *Ecología evolutiva* (Vol. 365). *Barcelona: Omega*.
- Pichorím, M. (2002). The breeding biology of the Biscutate Swift (*Streptoprocne biscutata*) in southern Brazil. *Ornitologia Neotropical*, 13(1), 61-84.
- Pielou, E. C. (1972). Niche width and niche overlap: a method for measuring them. *Ecology*, 53(4), 687-692.
- Rosenzweig, M. L. (1981). A theory of habitat selection. *Ecology*, 62(2), 327-335.
- Rowley, J. S., & Orr, R. T. (1965). Nesting and feeding habits of the White-collared Swift. *The Condor*, 67(6), 449-456.
- Salvador, S., & Salvador, L. (2012). Reproducción de aves de Pampa de Achala, Córdoba, Argentina. *Hist. Nat. (tercera ser.)*, 2, 119-145.
- Salvador, S., Salvador, L., & Ferrari, C. (2017). Aves de la provincia de Córdoba, distribución e historia natural. *DP Argentina SA, Buenos Aires, Argentina. Google Scholar*.
- Snow, D. W. (1962). Notes on the biology of some Trinidad swifts. *Zoologica*, 47(12), 129-139.

- Soberon, J., & Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2(unknown), 1-10.
- Svärdson, G. (1949). Competition and habitat selection in birds. *Oikos*, 1(2), 157-174.
- Team, R. (2015). RStudio: integrated development for R. *RStudio, Inc., Boston, MA URL* <http://www.rstudio.com>, 42.
- Whitacre, D. F. (1989). Conditional use of nest structures by White-naped and White-collared Swifts. *Condor*, 9(1), 813-825.
- Whittaker, R. H., Levin, S. A., & Root, R. B. (1973). Niche, habitat, and ecotope. *The American Naturalist*, 107(955), 321-338.
- Wiens, J. A. (1981). Scale problems in avian censusing. *Stud Avian Biol*, 6, 513-521.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). Mixed effects models and extensions in ecology with R. Gail M, Krickeberg K, Samet JM, Tsiatis A, Wong W, editors. *New York, NY: Spring Science and Business Media*.

Anexo

1. Análisis de correlación entre variables. Tanto en la Tabla 6 como en el Gráfico 3 se observa que las variables “alto” (altura de la entrada) y “agua” (presencia de agua) están correlacionadas entre sí.

Tabla 6: Análisis de correlación entre variables. Se muestran valores del Coeficiente de Correlación de Pearson ($\rho_{x,y}$).

Coefficientes de correlación

Correlación de Pearson: Coeficientes\probabilidades

	ancho	agua	techo	posicion	distveg	alturapared	alto
ancho	1,00	7,8E-07	0,02	0,03	0,24	1,8E-04	1,5E-04
agua	0,35	1,00	1,5E-06	2,0E-03	1,8E-03	7,6E-09	0,00
techo	-0,17	-0,35	1,00	0,02	0,52	2,5E-03	3,5E-07
posicion	-0,16	-0,23	0,17	1,00	0,90	8,0E-08	9,6E-05
distveg	-0,09	0,23	-0,05	-0,01	1,00	0,48	7,2E-04
alturapared	-0,27	-0,41	0,22	0,38	-0,05	1,00	1,5E-08
alto	0,28	0,68	-0,37	-0,28	0,25	-0,40	1,00

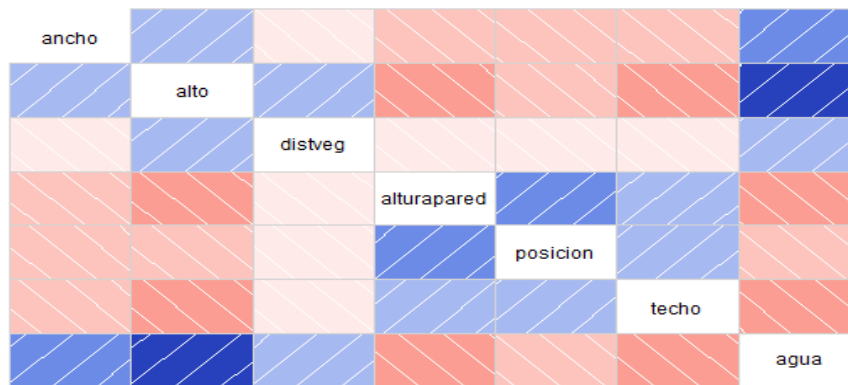
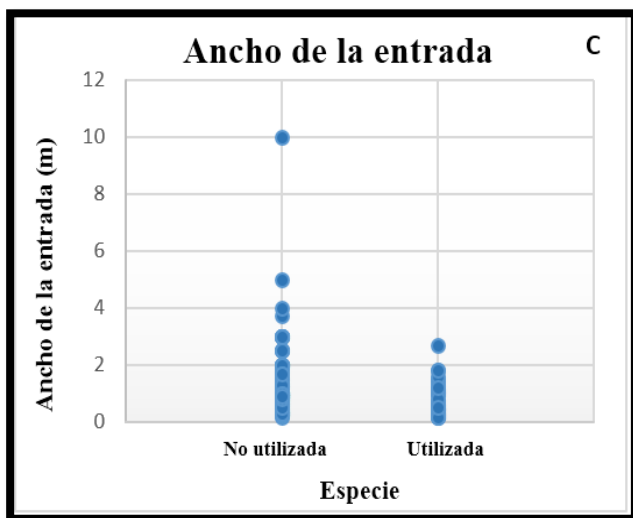
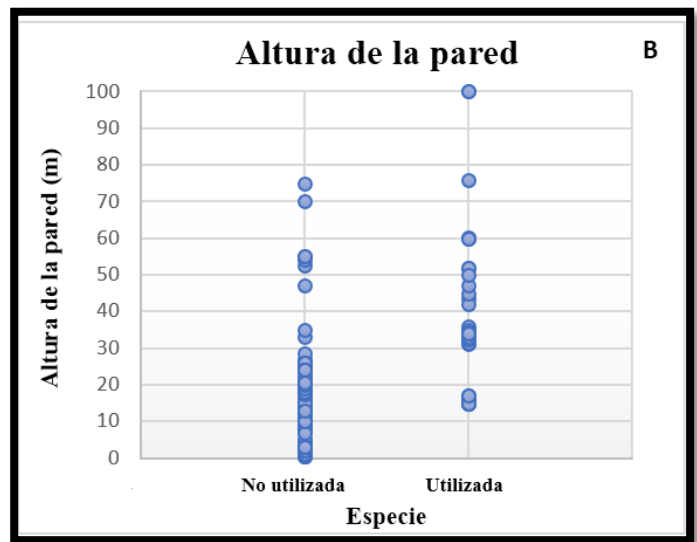
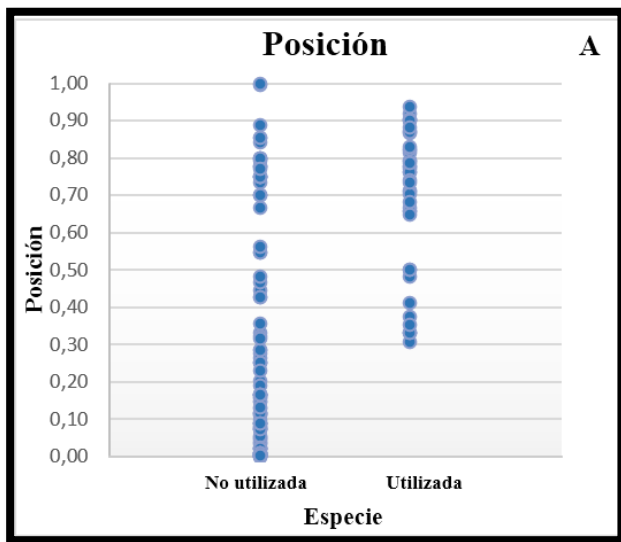


Gráfico 3. Análisis de correlación lineal entre variables. Se observa que a mayor oscuridad del color (i.e. azul), mayor correlación entre variables.

2. Diagramas de dispersión para *A. andecolus*.



3. Diagramas de dispersión para *S. zonaris*.

