






Biology of Tropical Birds

Non-breeding ecology of a Neotropical-Nearctic migrant, the Common Nighthawk (*Chordeiles minor*): habitat, activity patterns, molt, and migration

Ecología en temporada no reproductiva de un migrante neotropical-neártico, el Añapero Boreal (*Chordeiles minor*): hábitat, patrones de actividad, muda y migración

[Kristina L. Cockle](#)^{1,2,3,4,5} , [Olga Villalba](#)^{1,2,3}, [Nestor Fariña](#)^{1,2,3}, [Alejandro Bodrati](#)^{2,3}, [Luis G. Pagano](#)^{2,6}, [Eliza D. Stein](#)⁷  and [Andrea R. Norris](#)⁸ 

ABSTRACT. Long-distance migratory aerial insectivores are among the most threatened groups of birds breeding in North America, yet little is published about the two-thirds of their annual cycle that unfolds in South America. To study non-breeding ecology and migration of the Common Nighthawk (*Chordeiles minor*), we observed, captured, and GPS-tagged individuals at Reserva Natural Rincón de Santa María, an Important Bird Area on the Paraná River in Corrientes, Argentina, from 2017 to 2022 (237 captures, 95 individuals, 556 GPS fixes from 8 females). Common Nighthawks arrived at the reserve (late November to mid-January) partway through flight feather molt; primaries 8, 9, and 10 molted consecutively until early February, followed by body feathers. Three tagged females spent December/January to March at the reserve, May to August in Florida (USA), and October/November to December/January in the Cerrado (Brazil), and at least one traveled 1800 km while molting P8. Recapture rates across seasons were 44% for females and 25% for males. Small body size and breeding locations in Florida are consistent with the *chapmani* subspecies previously recorded from Argentina. Direct observations and GPS tracking (8 individuals) revealed that nighthawks roosted during the day in mature exotic pines; foraged over pines and native grasslands for 26–41 min within ~40 min after sunset, nearly always in silence; and rested for the remainder of the night in native grasslands, on roads, or on rocky platforms. Common Nighthawks should be included among the growing number of migratory species that exhibit long-distance movements between stationary sites during their long non-breeding period. Our results also suggest site fidelity to non-breeding areas, a continuous molt-migration strategy, and some nuanced migratory connectivity. Programs aiming to conserve long-distance migratory aerial insectivores should support long-term monitoring led from the Global South, especially in the Cerrado and southern South America. Please see Appendix 1 for a Spanish translation of this article.

RESUMEN. Los insectívoros aéreos migratorios de larga distancia se encuentran entre los grupos de aves más amenazados que se reproducen en Norteamérica, sin embargo, poco se ha publicado sobre los dos tercios de su ciclo anual que se desarrolla en Sudamérica. Para estudiar la ecología no reproductiva y la migración del Añapero Boreal (*Chordeiles minor*), observamos, capturamos y marcamos con GPS individuos en la Reserva Natural Rincón de Santa María, un Área Importante para la Conservación de las Aves sobre el río Paraná en Corrientes, Argentina, desde 2017 hasta 2022 (237 capturas, 95 individuos, 556 GPS fijos de 8 hembras). Los *Chordeiles minor* llegaron a la reserva (finales de noviembre a mediados de enero) a mitad de la muda de las plumas de vuelo; las primarias 8, 9 y 10 mudaron consecutivamente hasta principios de febrero, seguidas de las plumas del cuerpo. Tres hembras marcadas pasaron de diciembre/enero a marzo en la reserva, de mayo a agosto en Florida (EE.UU.), y de octubre/noviembre a diciembre/enero en el Cerrado (Brasil), y al menos una viajó 1800 km mientras mudaba P8. Las tasas de recaptura entre estaciones fueron del 44% para las hembras y del 25% para los machos. El pequeño tamaño corporal y las localidades de cría en Florida concuerdan con la subespecie *chapmani* registrada previamente en Argentina. Las observaciones directas y el seguimiento por GPS (8 individuos) revelaron que los *C. minor* se posaban durante el día en pinos exóticos maduros; buscaban alimento sobre pinos y pastizales nativos durante 26-41 min en un plazo de ~40 min tras la puesta de sol, casi siempre en silencio; y descansaban el resto de la noche en pastizales nativos, en carreteras o en plataformas rocosas. *Chordeiles minor* debería incluirse entre el creciente número de especies migratorias que muestran movimientos de larga distancia entre lugares estacionarios durante su largo periodo no reproductor. Nuestros resultados sugieren también una fidelidad a las zonas donde no se reproduce, una estrategia continua de muda-migración y cierta conectividad migratoria matizada. Los programas destinados a conservar los insectívoros aéreos migratorios de larga distancia deberían apoyar un seguimiento a largo plazo dirigido desde el Sur Global, especialmente en el Cerrado y el sur de Sudamérica.

Key Words: *aerial insectivore; daily activity; foraging habitat; long-distance migration; migratory connectivity; South American grasslands*

¹Cockle, Villalba, and Fariña are co-first authors, ²Proyecto Atajacaminos, Reserva Natural Rincón de Santa María, Ituzaingó, Corrientes, Argentina, ³Proyecto Selva de Pino Paraná, San Pedro, Misiones, Argentina, ⁴Instituto de Biología Subtropical (IBS) - CONICET - UNaM, Puerto Iguazú, Misiones, Argentina, ⁵Department of Forest and Conservation Sciences, University of British Columbia, Vancouver, British Columbia, Canada, ⁶Taller de Taxidermia, División Zoología Vertebrados, Museo de la Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP, ⁷School of Renewable Natural Resources, Louisiana State University and Agricultural Center, ⁸Wildlife Research Division, Science and Technology Branch, Environment and Climate Change Canada

INTRODUCTION

Long-distance Neotropical-Nearctic migratory aerial insectivores inhabit South America for about two-thirds of their annual cycle, returning each year to North America for a brief four-month breeding period. Many of these species are known to be declining, but a single driver is unlikely (Michel et al. 2016). Efforts to identify stressors are hindered by large gaps in knowledge about the ecology, distribution, and natural history of these birds while they are in South America (Nebel et al. 2010, Spiller and Dettmers 2019, Albert et al. 2020). Researchers have identified migratory routes and linked some non-breeding and breeding areas by tracking individuals from breeding populations in North America (e.g., Fraser et al. 2017, Imlay et al. 2018, Knight et al. 2021a). However, knowledge of non-breeding habitat use, behavior, molt, group size, and movement patterns remains patchy at best (e.g., Somenzari et al. 2018), and many assumptions about non-breeding ecology are based on extrapolation from the short portion of their annual cycle that these birds spend in North America.

Filling gaps in the basic non-breeding ecology and natural history of Neotropical-Nearctic migratory aerial insectivores is critical for moving forward with in-depth studies and conservation planning. To identify areas for conservation, understand carry-over effects, assess migratory connectivity, and build conservation partnerships, it is important to connect non-breeding areas with breeding areas and stopover sites (Somenzari et al. 2018, Spiller and Dettmers 2019, Albert et al. 2020). Surveys are needed to determine seasonal distribution, occupancy, and abundance during the long non-breeding season, but first researchers need a basic understanding of group dynamics and behavior, including information about the conditions under which birds can be detected, identified, and counted, particularly for species that are difficult to distinguish visually or are active at night. Researchers also need knowledge of where and when birds molt their feathers, not only to understand the energetic trade-offs involved in molt and migration, but also to link non-breeding and breeding areas via isotope analysis of feathers (e.g., García-Pérez and Hobson 2014). To identify critical habitat and develop conservation plans, managers need information about home range size and how birds use different habitats and sites (e.g., foraging, roosting; Knight et al. 2021c). Researchers could program satellite tags to study use of space and habitat selection by aerial insectivores, but first we need an understanding of their daily activity patterns. It is important to assess whether availability of high-quality prey has long-term effects on survival and reproduction (Spiller and Dettmers 2019), but to survey prey in non-breeding areas researchers first need information about the timing, habitats, and heights at which aerial insectivores forage. Here, we offer a first step and a model to fill gaps in knowledge of non-breeding ecology for one species, the Common Nighthawk (*Chordeiles minor*), a long-distance migratory aerial insectivore that has suffered steady declines in abundance over recent decades (Nebel et al. 2010, Environment Canada 2016).

At a broad scale, conserving Common Nighthawks requires an understanding of where these birds occur throughout the non-breeding season. Nighthawks spend the non-breeding season (i.e., September to April; austral spring, summer, and fall) in South America, breed during May–August across Central and North America (Brigham et al. 2020), and migrate south through the Darien (Colombia) in September (Bayly et al. 2014, Knight et al. 2021a). Their distribution, and the timing of their movements

within South America from October to April, remain unclear. Based on observational records, from October to March they are generally assumed to occupy a non-breeding range in eastern Ecuador, eastern Peru, and southern South America (i.e., southern Brazil, Paraguay, Uruguay, and northern Argentina; Stotz et al. 1992, Bayly et al. 2014, Brigham et al. 2020, <https://ebird.org>, <https://www.wikiaves.com.br>). However, 41 of 43 Common Nighthawks satellite-tagged at 12 locations across the United States and Canada (excluding the southeastern United States) spent the non-breeding season in the northern Cerrado and southern Amazon of central Brazil (Ng et al. 2018, Knight et al. 2021a), approximately 2000 km north of the concentration of e-bird records in southern South America. The other two tracked individuals spent part of their non-breeding season in southern South America: one traveled from south Texas (United States) to the Chaco of western Paraguay, and the other traveled from New Brunswick (eastern Canada, subspecies *minor*) to southeastern Brazil.

To understand carry-over effects, differential population declines, and stressors during the non-breeding season, it is important to assess migratory connectivity: the degree to which separate breeding populations use geographically distinct non-breeding areas (Kramer et al. 2018). Results from global positioning system (GPS) tracking of Common Nighthawks contrast with direct observations. Nighthawks tagged across North America mixed indiscriminately during the non-breeding season (i.e., low migratory connectivity; Knight et al. 2021a). However, of the nine described subspecies, only *C. m. chapmani* and, to a lesser extent, *C. m. minor* have been collected in southern South America (Argentina, Paraguay, Uruguay, and southern Brazil; Hartert and Venturi 1909, Oberholser 1914, Steullet and Deautier 1935–1946, Zotta 1937, Brodkorb 1938, Cuello 1966, Belton 1978, Olog 1979, Navas and Bó 1988). The *minor* subspecies breeds across much of Canada and the northeastern United States, and the *chapmani* subspecies breeds along the Gulf slope of the United States from eastern Texas to Florida, and, on the Atlantic slope, throughout the Florida peninsula north to South Carolina (Brigham et al. 2020). Subspecies identifications in South America were based on measurements and plumage patterns, which overlap among subspecies (Pyle 1997) and are not always reliable. However, they offer a potential clue as to why only two of the 43 GPS-tagged birds migrated to southern South America: tagging in breeding areas did not include the subspecies *chapmani*, *neotropicalis*, and *panamensis* (i.e., populations in the southern part of the breeding distribution, Florida to Central America). In summary, (1) there are many records of Common Nighthawks in southern South America, (2) most of the birds collected in southern South America were identified as *C. m. chapmani* (breeding in Florida or southeastern United States), and (3) birds GPS-tracked from Canada and the United States (except Florida) rarely traveled as far as southern South America. This evidence suggests that, contrary to the hypothesis of indiscriminate mixing during the non-breeding season, *Chordeiles minor* might exhibit a chain migration pattern, whereby more southerly breeding populations spend the non-breeding season farther south (e.g., as shown for another aerial insectivore, the Common Swift, *Apus apus*; Akesson et al. 2020).

Among the major stressors thought to affect Common Nighthawks are habitat loss and insect declines, which probably affect aerial insectivores across their annual cycle (Nebel et al.

2010, Environment Canada 2016). Conservation actions to address these stressors in South America would first require an understanding of habitat and foraging requirements. Common Nighthawks appear to require open areas for hawking insects on the wing, and they may or may not be associated with water bodies on their non-breeding grounds (Environment Canada 2016, Brigham et al. 2020). In South America they occur in open areas, savannas, and scrublands; and over large rivers, second-growth forests, tree plantations, and salt flats (Costa et al. *in press*). They were observed roosting by day, alone or in groups, among the branches of *Ficus* sp. trees in brushy areas among sandy grassland; along limbs of scattered trees in city parks, campuses, and ranch headquarters; on horizontal branches of native trees (*Tipuana tipu*, *Prosopis* sp.) on a roadside in disturbed habitat along a small river; and in exotic trees (*Eucalyptus* spp., *Populus* spp., *Salix* spp.) of cities (Belton 1978, Ingels et al. 1999, Bodrati 2005, Salvador and Bodrati 2017). Lillo (1905, as cited in Steullet and Deautier 1935–1946) reported that they were very common in mountain forests in Tucumán (Argentina), in natural hedgerows, and on the margins of the Calera River. Five of the seven individuals tracked by Ng et al. (2018) to the Cerrado and Amazon had roosting home ranges in patchy landscapes composed of forest, shrubland, cropland, and grassland. The remaining two roosted in continuous forest. It is not known where they foraged or spent nights. To our knowledge, nothing has been published on Common Nighthawk sounds or daily activity in South America (Brigham et al. 2020).

To understand energy trade-offs during the non-breeding season and to develop studies using feather isotopes to link breeding and non-breeding areas, we need to know where and when migratory birds molt. Molt is energetically costly and does not usually overlap with migration (Newton 2009, Renfrew et al. 2011). However, current ideas about where and when Common Nighthawks molt are mostly based on assumptions and speculation. Like most or all Caprimulgidae (Johnson and Wolfe 2017), Common Nighthawks exhibit a “complex basic molt strategy.” Brigham et al. (2020) indicate that definitive prebasic molt occurs “on the non-breeding grounds,” suggesting a stationary area where birds molt, which we will challenge in this paper. Oberholser (1914) indicated that Common Nighthawks leave North America with flight feathers intact, molting their flight feathers distally (P1 to P10) in January and February. Brigham et al. (2020) indicated molt of flight feathers primarily from November to January, and body feathers primarily from September to December. However, Pyle (1997:105) noted that further study is needed to understand the timing of flight feather replacement, and thus the timing of age-code assignments.

Here, we contribute information on the non-breeding ecology, migration, and natural history of Common Nighthawks based on fieldwork during the austral summer from 2017 to 2022 in grasslands of northeastern Argentina. Specifically, we contribute sex-specific return rates; describe timing of molt of primaries and body feathers; link individuals to breeding areas in North America; describe the timing and location of migration routes, stopovers, and stationary non-breeding areas; and offer a preliminary analysis of habitat use, activity patterns, and daily movements. The hypothesis of low migratory connectivity in Common Nighthawks (indiscriminate mixing in non-breeding areas; Knight et al. 2021a) predicts that nighthawks from

northeastern Argentina should spend the breeding season at a variety of sites across North and Central America. In contrast, the hypothesis of chain migration predicts that Common Nighthawks from Argentina will breed in the southeastern United States or Central America. Considering the widely-held idea that Common Nighthawks prefer to forage over open water, we predicted that we would often detect them in flight over a large reservoir at our study area in northeastern Argentina. If Common Nighthawks molt flight feathers while stationary at a non-breeding area (as suggested by Oberholser [1914] and Brigham et al. [2020] and assumed for most Neotropical-Nearctic migrants, because of the energetic cost of molt), they should arrive in northeastern Argentina with a complete set of worn flight feathers, molt sequentially over 2–3 months, and leave for their breeding areas with a full set of new feathers. Our aim is not to explain why Common Nighthawks or other aerial insectivores are declining, but to fill critical gaps that currently prevent in-depth studies and conservation of these birds during the two-thirds of their lives spent in South America.

METHODS

Study area

We studied Common Nighthawks from January 2017 to March 2022 in grasslands of northeastern Argentina (northern Corrientes and southern Misiones provinces), primarily at the Reserva Natural Rincón de Santa María (RNRSM) Important Bird Area, Ituzaingó Department, Corrientes (27°31' S, 56°36' W; elevation 90 m; Krauczuk and Di Giacomo 2005). RNRSM is situated in the transition zone between the Campos District and the Atlantic Forest, with influences from the humid Chaco, Esteros del Iberá, and Delta e Islas del Paraná eco-regions (Cabrera 1971, Burkart et al. 1999). To the north, it adjoins the 160,000-ha reservoir created by the Yacyretá hydroelectric dam on the Paraná River. To the east, south, and west, it is surrounded by private properties with cattle pastures and tree plantations.

RNRSM is characterized by humid grassland with *Andropogon lateralis* and *A. virgatus* (2474 ha), dry grasslands of *Elionurus muticus* (274 ha), flooded grasslands of *Andropogon lateralis* (42 ha), native secondary forest (5 ha), and abandoned plantations of exotic pines and *Eucalyptus*, as well as areas invaded by these species (571 ha; Montiel et al. 2016). The soil has low permeability and slow drainage, such that the grasslands remain flooded by rain much of the time; however, there are three drier areas in the north, south, and west with slightly higher ground (100 m asl), where the soil is more permeable and drainage is faster (Hansen 1998). The grasslands are peppered with shrubs and vines such as guayaba chica (*Psidium guineense*, Myrtaceae), yuquerí (*Mimosa pigra*, Fabaceae), and ramilletes de campo (*Eupatorium* spp., Asteraceae). The gallery forest includes early successional species such as ambay (*Cecropia pachystachya*, Cecropiaceae), burro caá (*Casearia sylvestris*, Salicaceae), and fumo bravo (*Solanum granulatum-leprosum*, Solanaceae). There have been 21 fires in the RNRSM since 1994, with an average size of 466 ha. The largest fires occurred on 9 November 2000 (1500 ha burned), 22 January 2013 (1500 ha burned), and 24 October 2019 (1811 ha burned). The RNRSM also includes part of a paved dyke (7.4 km); artificial rocky platforms constructed to contain the reservoir; a mown-grass landing strip for small planes; and ~15 km of lightly-used, partly overgrown dirt roads. Several canals

remain from rice plantations and dam construction prior to the creation of the reserve in 1994. Pine plantations, within and adjacent to the reserve, produce seeds that invade the native grasslands. To control the invasions, contractors remove pine saplings and some stands of larger trees, leaving behind the cut trees and stumps. Reserve staff enrich the secondary forests by planting native trees to assist natural regeneration.

We include some nighthawk captures and other incidental field observations (1998–2022) from Ituzaingó, Corrientes (27°35' S, 56°41' W); Reserva Mbaracayá, contiguous with RNRSM (Ituzaingó, Corrientes, Argentina; 27°29' S, 56°42' W); Itatí (Corrientes, Argentina; 27°16' S, 58°14' W); Reserva Natural Provincial de Iberá (Corrientes, Argentina; 27°39' S, 57°02' W); pasture adjacent to Reserva Urutaú, a peri-urban area near Candelaria, Misiones, Argentina (27°30' S, 55°48' W); Parque Nacional Chaco, Chaco, Argentina (26°48' S, 59°36' W); Laguna Corá, Chaco, Argentina (27°24' S, 58°50' W); Isla del Cerrito, Chaco, Argentina (27°17' S, 58°37' W); Vuelta de Obligado (Buenos Aires, Argentina; 33°36' S, 59°49' W); and Arroyo Tagatiyami (Concepción, Paraguay; 22°40' S, 57°33' W).

Field methods

We searched for nighthawks and nightjars year-round using vehicles, reflectors, and flashlights, for a total of 530 nights, 518 of which were at RNRSM, where we searched on dirt roads, the paved dyke, artificial rocky platforms, and the landing strip (see details in Bodrati et al. 2019). We captured birds by spotlighting and using a dip net, a technique that we piloted in February 2016 after several years of experience capturing other species of nightjars by hand (without a net). A dip net is appropriate for Common Nighthawks in our study area because they rest on open ground, startle easily, and flush straight upward into the net.

We took measurements of each nighthawk (not reported here) and banded it using a numbered aluminum band. We determined age and sex by plumage (Selander 1954, Pyle 1997, Brigham et al. 2020). We examined molt of primaries (right wing) and body feathers. All nighthawks were released at the site of capture. To determine migratory routes and breeding sites, we attached Pinpoint-10 GPS loggers (Lotek) to 4 females in January 2019 and 3 females and 6 males in January and February 2020. We programmed loggers to take “swift” fixes throughout the year (every 7–10 days from January to mid-March, every 4–10 days from mid-March to mid-May, every 10–15 days from mid-May to mid-September, and every 5–10 days from mid-September to late January, while the tag battery lasted). The loggers stored GPS points and required recapture to download. To study use of habitat within the non-breeding site, we programmed another set of loggers to take frequent fixes over the course of 2 to 5 nights and affixed these loggers to an additional 5 females and 1 male. We updated the timing of attempted fixes as we learned about movements from each logger we retrieved. We attached loggers to birds using a backpack-style harness made with elastic cord (Stretch Magic) and crimp tubes. Birds were processed, from capture to release, in 12 minutes or less. We interpreted GPS fixes when the logger reached 5 or more satellites. Note that we did not recapture any males with GPS loggers, so we provide tracking results on females only.

We made opportunistic observations and recordings of Common Nighthawk foraging, roosting, vocalizations, and mechanical

sounds at RNRSM and other sites in southern South America. To better understand the seasonal and daily timing of nighthawk vocalizations and mechanical sounds in South America, we searched for audio records using the online platforms xeno-canto (<https://xeno-canto.org>), Macaulay Library of Natural Sounds (<https://www.macaulaylibrary.org>), and WikiAves (<https://www.wikiaves.com.br>). For each recording, we read the notes on timing and behavior, and contacted authors for clarification when necessary.

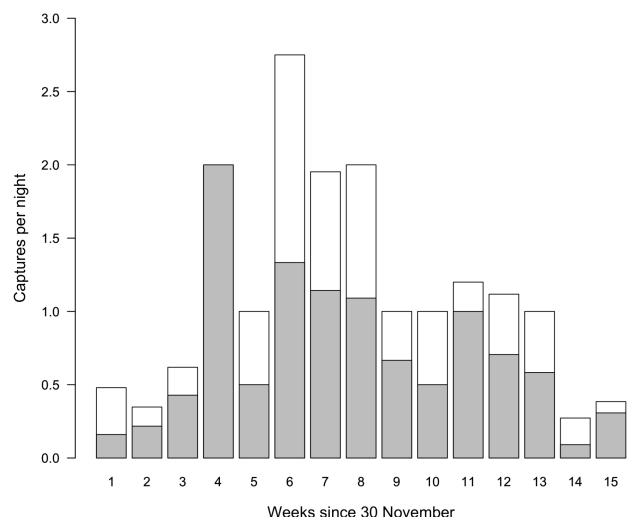
Unless otherwise indicated we present results in terms of mean \pm standard deviation and refer to non-breeding seasons in Argentina (November–March) by the new year in January (e.g., November 2020–March 2021 would be the 2021 season). We used <https://www.timeanddate.com> to determine sunrise and sunset times.

RESULTS

Seasonality and return rates at RNRSM

We made a total of 237 captures of 95 individuals (46 females, 44 males, 5 unknown sex) over 6 non-breeding seasons at RNRSM. We captured an additional 2 females and 1 male at Reserva Urutaú (January and February 2020) and 1 female and 1 male at Reserva Mbaracayá (January 2020). Common Nighthawks arrived at RNRSM from late November to January (see Migration and breeding grounds, below). For each season, our earliest captures of Common Nighthawks occurred on 19 November 2018, 3 December 2019, 4 December 2020, and 1 December 2021. Our latest captures were 15 March 2019, 13 March 2020, and 13 March 2022. Peak capture rates occurred in late December (females) and January (both sexes; Fig. 1). Both sexes were present from the first week of December to mid-March.

Fig. 1. Total number of captures of Common Nighthawk females (gray) and males (white) per sampling night, by week (30 November to 15 March), at Reserva Natural Rincón de Santa María, Corrientes, 2017–2022.



Within-season recaptures were common. If we captured an individual at the very beginning of the season (i.e., before 8 December) or the very end of the season (i.e., March), we usually also captured it mid-season (17 of 20 individuals). Of the birds we captured in December at RNRSM, 34% were recaptured in January to March of the same non-breeding season, suggesting that Common Nighthawks remain at RNRSM from arrival until northern migration.

Overall, $31 \pm 14\%$ (range: 19%–54%, $n = 5$ years) of birds marked in a given non-breeding season were recaptured the following non-breeding season (Table A2.1). After two seasons, we recaptured $33 \pm 11\%$ (range: 20%–46%, $n = 4$). After three seasons, we recaptured $22 \pm 13\%$ (range: 7%–29%, $n = 3$), and after four seasons, $15 \pm 1\%$ (range: 14%–15%, $n = 2$). However, return rates differed by sex: we were more likely to recapture females (44%) than males (25%) in the following non-breeding season (chi-squared test, $\chi^2 = 4.26$, $P = 0.039$). One individual (a male) marked in the 2017 season was recaptured as late as the 2022 season.

Migration and breeding grounds

We retrieved GPS loggers with migration data from three out of nine of the originally tagged individuals, all adult females (a total of 105 good fixes; Fariña et al. 2023). We tagged these individuals, identified by their band numbers, at RNRSM in January 2019 (RSM140 and RSM198) and January 2020 (RSM152). We recovered the loggers at RNRSM in December 2019, January 2020, and January 2021, respectively. All three individuals remained at RNRSM throughout February and the first half of March. They left the reserve in the second half of March, spent the breeding season (May to August) in Florida, United States, and spent ~3 months in the Brazilian Cerrado before returning to RNRSM in late December or January (Fig. 2, Figs. A2.1–A2.3). When traveling northward, they took a fairly direct route through the lowlands of Bolivia (20 and 24 March), the western Amazon (western Brazil and northeastern Peru; 25–30 March), and central Colombia. At least two (and possibly all three) of the three individuals stopped for 2 to 3 weeks in the Orinoco region of Colombia during the month of April (RSM198: at least 1–21 April 2019; RSM152: at least 4–19 April 2020). These individuals occupied sites that were 42 km from one another along the same dirt road. They crossed the Caribbean either from northern Colombia/northern Venezuela (RSM140 and RSM198) or off the east coast of central America (RSM152). They spent the breeding season in Florida at Citrus Wildlife Management Area (RSM140), in the city of Naples (RSM198), and in the Marjorie Harris Carr Cross Florida Greenway (RSM152). They left Florida in early September and traveled south through Colombia and the western Amazon of Brazil (September), then eastward across the southern Amazon/northern Cerrado of Brazil (early October), where they stopped for up to 3 months. RSM140 stayed at least from 14 November until 14 December (when the tag battery died) at Brasnorte, Mato Grosso state and was recaptured on 22 December at RNRSM. RSM198 stayed from 16 October until 8 January (when the tag battery died) at Ilha do Bananal, Tocantins state, and was recaptured on 31 January at RNRSM. RSM152 stayed at least from 8 to 22 October (when the tag battery died) at Rio Teles Pires, Mato Grosso, and was recaptured on 15 January at RNRSM.

Molt

Nearly all adults arrived in Corrientes part way through their flight feather molt (Fig. 3). We recaptured RSM140 at RNRSM 8 days after its last GPS fix in the Cerrado, with P1-8 new, P9 80% grown, and P10 old, indicating that the new P9 was almost certainly growing during the 1800-km journey south from Brasnorte to RNRSM. Of our 84 captures from November to 14 January, 79 birds (94%) had at least one flight feather (primary, secondary, or retrix) missing or growing. Fifty-nine of these birds had at least one primary missing or growing, and 20 of the remaining 25 had at least one secondary or tail feather missing or growing; eight of these were classed as juveniles (i.e., age < 1 year; primaries not molted). Two birds did not have any molt in flight feathers, and three were missing data on molt (possibly because they were not molting). We have molt data for only one individual captured in November (19 November): primaries P1-6 were new and fully grown, P7 was 60% grown, and P8-10 were old. Birds captured in the first week of December typically had new primaries 1-7, often with P8 growing or complete, and P9-10 old (Fig. 3). Thereafter they molted P9 (peak in the third week of December) and then P10 (peak in mid-January; Fig. 3). Typically, in any given capture, if one primary was missing or < 10% grown, the previous primary was 80%–100% grown, and the remaining primaries were fully grown. From mid-January through mid-March, all adults captured were molting body feathers ($n = 53$).

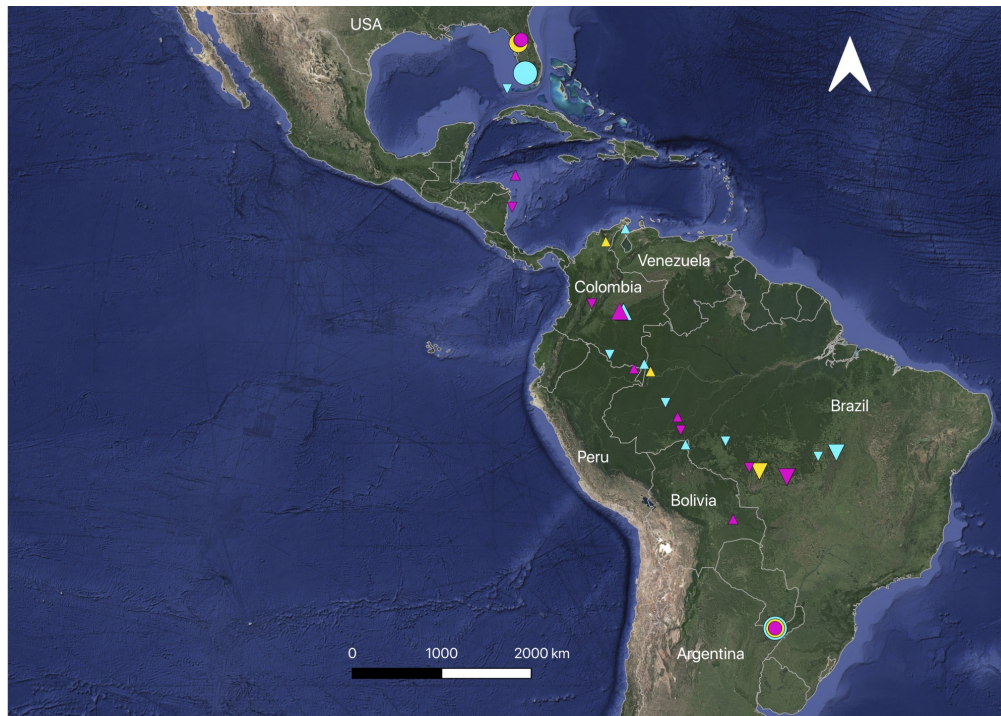
Daytime social roosting

We observed Common Nighthawks roosting during the day, always on horizontal branches, and often in groups, although it was not possible to confirm the total number of individuals unless we visited the roost at dusk (Table A2.2). At RNRSM, at least four GPS-tagged individuals shared a single roost area. On 4 March 2021 we found one Common Nighthawk sleeping there, about 20 m above ground, on a horizontal branch of a *Pinus elliottii*. It flew up from the roost at 19:15, 1 minute before sunset. The following day, 5 March, we returned to the roost site, and a Common Nighthawk, presumably the same individual, was sleeping on the same branch, in the same position as the previous day. This time it left the roost at 19:18, 5 minutes after sunset. At least seven other individuals flew up from trees within a 50 m radius around the same time. On 8 March the nighthawk was again sleeping in the same position, and left the roost at 19:24, 14 minutes after sunset, accompanied by at least three other individuals. All of these nighthawks flew up from the pines suddenly, traveling southward (away from the reservoir) above the canopy of the mature pines.

Daily activity patterns, foraging, and sounds

We observed nighthawks foraging at a height as low as 2 m and displaying at a height of ~50 m, nearly always around dusk. At a point 700 m south of the shared roost site, on 13 days in March 2021 and February 2022, OV, NF, AB and ES recorded flight displays, foraging, vocalizations, and mechanical sounds. On leaving their roost, several individuals congregated and made circular flights in a radius of about 100 m, above the pine and eucalyptus plantations, where they foraged and occasionally made sounds for a few minutes, always before dark. Every time we observed them at this foraging location, birds appeared between 2 minutes before and 16 minutes after sunset, and they dispersed between 16 and 22 minutes after sunset, always before dark. On one of the evenings, 19 March 2021, five individuals

Fig. 2. Locations of three adult female Common Nighthawks across the annual cycle, from Pinpoint-10 GPS loggers affixed to birds in Reserva Natural Rincón de Santa María, Corrientes, Argentina (southern concentric circles) in January 2019 (Band RSM140; yellow; Band RSM198: turquoise) and January 2020 (Band RSM152; pink). Northernmost circles indicate breeding grounds in Florida, USA (GPS locations throughout May–August). Triangles pointing upward indicate GPS fixes on northward migration toward breeding grounds (late March to late April); triangles pointing downward indicate GPS fixes on southward migration toward RNRSM (September to January). Small triangles indicate single points (birds in transit); large triangles indicate multiple GPS fixes over a period of 2–12 weeks.



foraged within a large swarm of dragonflies (Odonata). Upon departing, birds appeared to mostly fly off in the same direction, often toward the south (away from the reservoir), but it is unclear whether they resumed foraging at another location or ceased their evening activity. Additionally, on 29 January 2021 at 20:16 h (34 minutes after sunset) we observed an individual foraging approximately 8 m above the grassland beside the dyke at RNRSM. On 12 January 2023 at 20:10 h (24 minutes after sunset), during the strong winds and lightning leading up to an electrical storm, we observed and filmed at least six individuals foraging less than 1 m above the grassland and overgrown grassy roads at RNRSM.

We have only observed nighthawks foraging around dawn on two occasions. OV and NF observed one nighthawk foraging low over the grassland at RNRSM at 6:10 h (26 minutes before sunrise) on 25 February 2022, at the location where we previously observed groups foraging and vocalizing, 700 m south of the shared roost. AB observed 2 Common Nighthawks foraging at a height of 15–20 m over the Arroyo de los Cueros, a natural creek surrounded by espinal (thorny deciduous shrubland) and talar de barranca (dry forest on riverbank) around sunrise at Vuelta de Obligado (Buenos Aires, Argentina), in December 2000. During six dawn

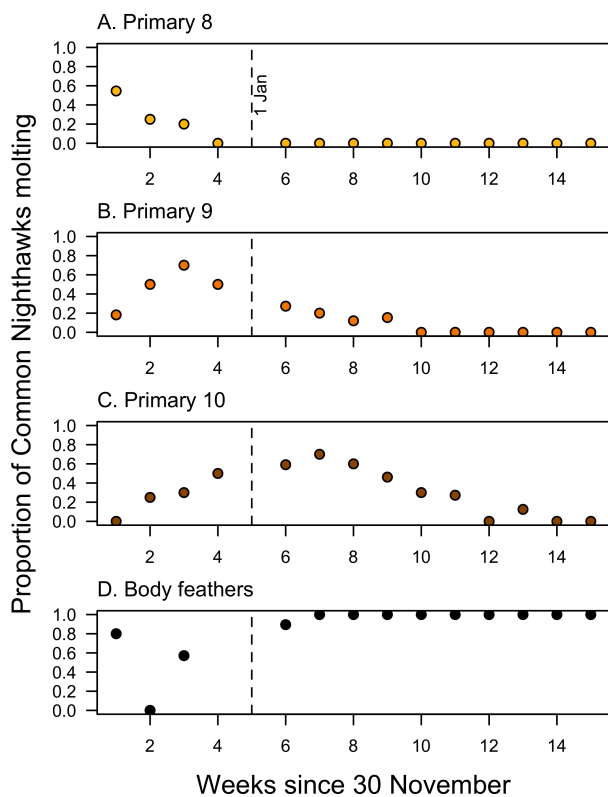
searches (2:30–6:30 AM) in December 2020 and January 2021, we did not observe Common Nighthawks foraging.

We heard vocalizations (calls in flight) or mechanical sounds (wing boom in flight) between 6 and 20 minutes after sunset on 9, 10, 11, and 12 March 2021 (Table A2.3; <https://xeno-canto.org/728651>). Birds emitted wing booms when descending rapidly in a U shape from an altitude of 40–50 m (see Miller 1925). Additionally, OV and NF heard a Common Nighthawk vocalizing in flight above the city of Ituzaingó on 23 March 2022, at dusk. Other than alarm calls of captured birds, we have not heard Common Nighthawk sounds at night in South America.

In the sound collections at <https://xeno-canto.org>, <https://www.macaulaylibrary.org>, and <https://www.wikiaves.com.br> (reviewed 5 February 2023), there are only 13 recordings of Common Nighthawks from South America (Table A2.3). They include “peent” calls, clucking, and wing booms. Wing booms (i.e., displaying males), however, are restricted to the beginning (September) and end (March, April) of the non-breeding period in South America. Recordists indicated time of day on nine of these recordings. Eight occurred between 16 minutes before and 75 minutes after sunset, and one was 60 minutes before sunrise (Table A2.3). Referring to his recording of Common Nighthawks

at Praia do Laranjal (2016, XC308563/WA2005814), F. Jacobs (2023, personal communication) reported that the small group of birds vocalized for a short time, before sunset, while there was still considerable light, and apparently just after they left a roost. They flew at medium height initially, then gained height with somewhat irregular circling movements, and after reaching a certain height they disappeared in a southerly direction. They repeated the behavior for a few days, and then they were gone. Jacobs noted that he has never heard Common Nighthawks vocalize at any other time of day, neither at dawn nor at night.

Fig. 3. Proportion of Common Nighthawks molting (A) Primary 8, (B) Primary 9, (C) Primary 10, and (D) body feathers, across the 15 weeks from 30 November to 15 March, based on 223 captures at Reserva Natural Rincón de Santa María, Corrientes, Argentina.



We obtained a total of 483 GPS fixes at RNRSM, from eight tagged individuals (Fig. 4). They included 22 fixes from the three females tracked over the full annual cycle, and 461 additional fixes from five adult females tracked over the short term. We obtained 50 fixes during the day when birds were presumably roosting (five individuals over 13 days). We obtained 69 fixes in the 45 minutes after sunset (dusk; three individuals over seven days), 357 at night (eight individuals over 41 nights), and seven in the 45 minutes before sunrise (dawn; two individuals over eight days). We have tracking data for two birds at sunset on one day each; they were still in their roost at sunset, and were flying (i.e., fixes were in different locations, birds apparently foraging) five and 15 minutes

after sunset, respectively. We last recorded birds in flight (moving) 38 ± 5 minutes (range: 32–45 min) after sunset, and we first recorded them resting 43 ± 6 minutes (range: 34–50 min) after sunset ($n = 3$ individuals on seven nights). Thereafter, throughout the night, 350 of the 357 points for the five individuals tracked frequently (every two to 60 minutes across a total of 18 nights) fell within 10 m (i.e., the error of the GPS tags) of one of seven locations, or along a 230-m stretch of road where they were apparently resting. Six points fell within 15 m of one of these locations, and the remaining point was 85 m from one of these locations (Fig. 4C).

Use of habitat in Argentina

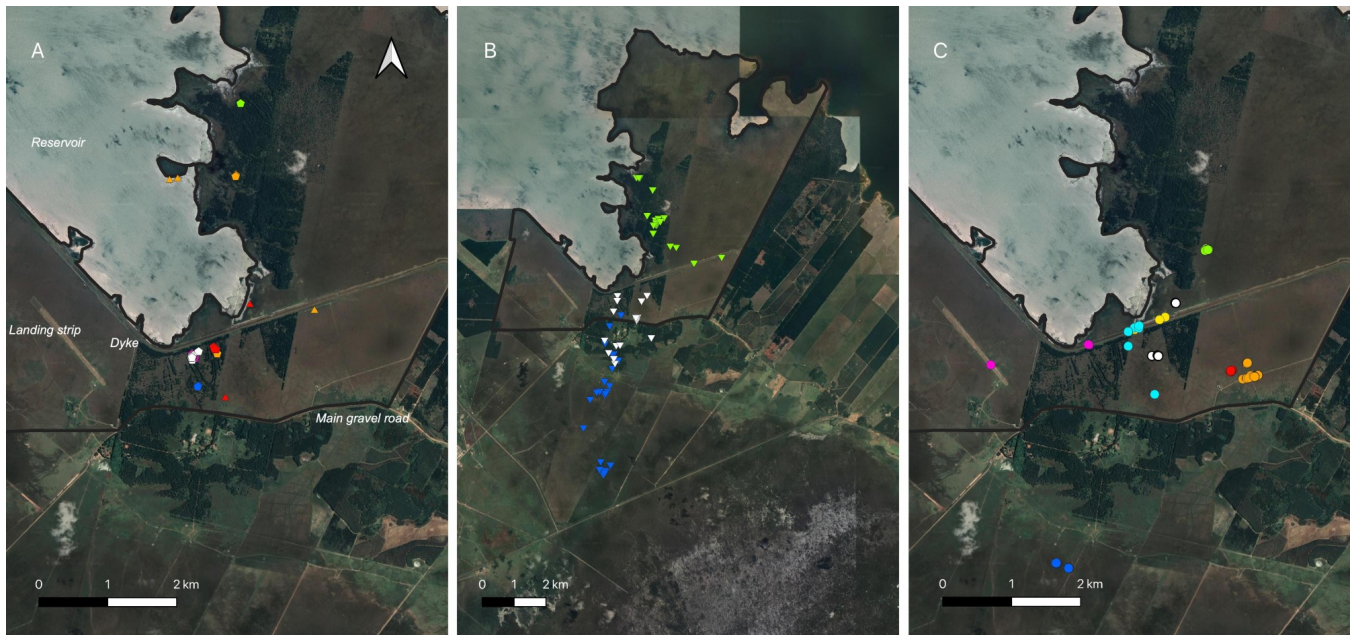
We captured Common Nighthawks at RNRSM at night on the rocky platforms (filled areas) beside the dyke, on the dyke itself, on some dirt roads, and on the landing strip. We rarely saw a Common Nighthawk on the main gravel road that passes the RNRSM, although other nightjars (*Hydropsalis torquata*, *Setopagis parvula*, *Nyctidromus albicollis*, and to a lesser extent *Eleothreptus anomalus*) frequently rest, at night, on this road, where they are sometimes killed by vehicles. We also did not find Common Nighthawks resting on roads completely overgrown with grass. Instead, they were usually found in areas partly grown over with sparse grass, especially on rocky soil with bare patches. They began to rest at night in the grassland north of the dyke after it was burned on 24 October 2019. They were common on the landing strip in 2019 (12 captures) and 2020 (16 captures), when the grass was sparse, but rare there in 2021 (four captures) and 2022 (one capture) when the grass completely covered the ground.

The Common Nighthawks we tracked by GPS tag at RNRSM generally stayed over land. They traveled within RNRSM and to neighboring properties, 2–7.4 km from their roost sites (Fig. 4). All daytime roosts located by GPS tag (six individuals) were in mature/abandoned pines near the edge of the Yacyretá Reservoir (Fig. 4A). During the night, the eight tagged birds appeared to be resting on the ground or on a log or stump, always within native grassland, on a little-used road through grassland, or on rocks adjacent to grassland (357 fixes, Fig. 4C). The two points where RSM1151 rested at night in February 2022 were both within grassland that had burned 28 days previously. In December 2021, RSM401 rested for three consecutive nights at two locations within 44 m of one another, in a grassland that was restored by clearcutting adult pines in 2018 (leaving branches and stumps). When birds appeared to be foraging on the wing (locations changing, within 45 minutes after sunset; three individuals) they were located over native grassland (28 fixes), tree plantations (21 fixes), or pine-invaded grassland (eight fixes; Fig. 4B).

Habitat use in other non-breeding areas

We obtained eight nighttime and two daytime fixes from two GPS-tagged individuals in the Orinoco region of Colombia, during their April stopover. Whereas the two daytime fixes were in gallery forest, the eight nighttime fixes were in open areas, apparently grassland, near a dirt road/track, with one fix on the road itself (Fig. A2.2). We obtained 20 nighttime and two daytime fixes from our GPS-tagged individuals at their first non-breeding site in the Cerrado (Fig. A2.3). All but two nighttime fixes were in or over what appeared to be open scrub. The remaining two nighttime fixes were in or over cultivated fields beside gallery forest, and the two daytime fixes were in gallery forest.

Fig. 4. Locations (colored points) of 8 adult female Common Nighthawks tracked using Pinpoint-10 GPS loggers at Reserva Natural Rincón de Santa María, Corrientes, Argentina (reserve outlined in black). Individual birds are identified by color. Yellow (RSM140; 18 January – 19 March 2019), turquoise (RSM198; 18 January – 15 March 2019), and pink (RSM152; 25 January – 15 March 2020) symbols correspond to the individuals tracked to Florida and shown in Figure 2. White (RSM429; 19–21 January 2021), green (RSM401; 18–21 December 2021), red (RSM424; 24–29 January 2022), orange (RSM1152; 24–30 January 2022), and blue (RSM1151; 8–10 February 2022) symbols indicate birds that were only tracked locally. Brown and light green areas are grasslands and dark green are mature exotic pine or eucalyptus, either plantations or invasions. (A) Daytime roost sites (pentagons; six individuals) and records within 45 min before sunrise (upward pointing triangles; two individuals). (B) Records within 45 min after sunset (downward pointing triangles; three individuals). (C) Records throughout the night (circles; eight individuals; many points hidden).



DISCUSSION

Our study revealed several interesting patterns in Common Nighthawk non-breeding ecology, some of them quite unexpected. The hypothesis of low migratory connectivity in Common Nighthawks (indiscriminate mixing in non-breeding areas; Knight et al. 2021a) predicted that nighthawks from northeastern Argentina should spend the breeding season at a variety of sites across North and Central America. Instead, we found that all three GPS-tagged birds spent the breeding season in Florida, United States, a finding that aligns with the *chapmani* subspecies evidence from museum specimens and the possibility of chain migration. Contrary to the hypothesis that Common Nighthawks forage over large bodies of water (Brigham et al. 2020), we did not detect any individuals foraging over the large artificial lake at RNRSM. Instead, they foraged over grasslands and exotic tree plantations. Also contrary to expectations based on published literature (Oberholser 1914, Brigham et al. 2020), our results show that flight feather molt in Common Nighthawks extends across at least two non-breeding areas, and likely also occurs during migration. Unexpectedly, we also found higher return rates for females than males. There are still important gaps in our understanding of Common Nighthawk non-breeding ecology, but our results suggest some important conclusions and new hypotheses that will support future research and conservation of aerial insectivores in South America.

Seasonality, migration, and implications for migratory connectivity

The consistent December-January arrival of Common Nighthawks at RNRSM and the GPS evidence from the three individuals that we tracked across the annual cycle suggest that Common Nighthawks only arrive in Corrientes after first spending several weeks or months at a stationary non-breeding site in the northern Cerrado. Likewise, 40 of the 43 individuals tagged by Ng et al. (2018) and Knight et al. (2021a) across North America had a stationary non-breeding site in the northern Cerrado or southern Amazon, and at least seven occupied two stationary non-breeding sites within South America. The Cerrado is a tropical savanna ecosystem that has received limited research and conservation attention compared to other ecoregions in South America, but it plays an important year-round role supporting non-breeding populations of migratory birds. For example, beyond its use by Common Nighthawks from October to December (or March), the Cerrado is occupied in November to January by Purple Martins (*Progne subis*) that breed throughout North America; in January to February by Veeries (*Catharus fuscescens*) that breed in Delaware, United States, and British Columbia, Canada; and in May to October by White-crested Elaenias (*Elaenia albiceps*) that breed in Patagonian forest of Argentina (Dornas and Pinheiro 2011, Bravo et al. 2017, Heckscher et al. 2021).

The breeding location of the three GPS-tracked individuals is consistent with the *chapmani* subspecies that breeds in the southeastern United States (Coues 1888), matching the evidence from museum specimens in southern South America (Oberholser 1914, Navas and Bó 1988). The coloration and measurements of individuals at RNRSM are also broadly consistent with the *chapmani* subspecies (wing: 187 ± 7 mm, range = 172–196; tail: 103 ± 4 mm, range: 94–110; mass = 72 ± 7 g, range = 60–85; $n = 31$ captures of individuals in February–March, not molting primaries or rectrices; Proyecto Atajacaminos, unpublished data). However, some of these measurements also overlap with those of *C. m. neotropicalis*, *C. m. panamensis*, *C. m. aserriensis*, and *C. gundlachi*, and measurements varied year-to-year in the same individuals. The migration routes of our tagged birds and their timing through northern South America and the Caribbean are broadly consistent with the results from birds tagged across Canada and the United States (Knight et al. 2021a). What differs is that we reliably detected only *C. m. chapmani* (breeding in Florida) at our field site, whereas the birds tagged across North America (except Florida) by Knight et al. (2021a) showed low migratory connectivity, apparently mixing indiscriminately in their stationary non-breeding areas, mostly in the Cerrado and Amazon. GPS-tagging nighthawks at other sites in Argentina and in the Cerrado, as well as those breeding in Florida, Mexico, Central America, and the Caribbean (including *C. gundlachi*), would vastly improve our understanding of their migratory connectivity. Foremost, to test the hypothesis of chain migration, it is important to identify the non-breeding areas of the populations that breed in Central America and determine whether all birds breeding in Florida, or just a subset, spend January to March in southern South America.

The Common Nighthawks at RNRSM exhibited annual return rates of 44% for females and 25% for males, with some birds returning to the same non-breeding area during at least 5 years. Common Nighthawks also exhibit relatively high fidelity to breeding sites. Ng et al. (2018) were able to track seven males from the boreal forest of Alberta using GPS tags, and all seven returned to within 1.3 km of their breeding site the following year. In the same region, Knight et al. (2022) found evidence for high male fidelity to specific nest sites, with 10 males showing significant overlap of wing boom areas across two years. Likewise, one female in Ohio, United States, returned to nest on the same rooftop in six separate years (Dexter 1961). In contrast, breeding Common Nighthawks exhibited very low fidelity to a highly-used foraging site, where hundreds of individuals gather along a short stretch of river in British Columbia, Canada, every night from June to late August (zero recaptures and zero detections with radio-transmitters, despite marking 10% of the population; McGuire et al. 2021). At RNRSM, we captured as many individual males as females, but we were much more likely to recapture the females, both within and between years. Males may exhibit larger non-breeding home ranges, lower site fidelity, or lower survival, or they may simply be more skittish and difficult to catch. Our high recapture rates for females meant that we were able to contribute information about the movements and habitat use of females, previously the under-represented sex in the literature on Common Nighthawks in South America (e.g., Ng et al. 2018, Knight et al. 2021a). Further studies could investigate sex differences in site

fidelity, habitat use, foraging behavior, and survival in non-breeding areas.

Activity patterns and habitat use

Our results from observations and GPS tags suggest that Common Nighthawks at RNRSM left their roost between 1 minute before and 14 minutes after sunset, and they remained in flight until ~40 minutes after sunset, giving a 26–41 minute foraging period, which is shorter than foraging periods observed from June to August in North America. At Coeur d'Alene, Idaho, United States (48° N), Rust (1947) recorded the greatest numbers of nighthawks in flight over evening periods that lasted 75 minutes in June, 80 minutes in July, and 100 minutes in August. At Okanagan Falls, British Columbia, Canada (49° N), the average time between the first and last foraging nighthawks was 88 minutes (Brigham 1990). Near Winnipeg, Manitoba, Canada (50° N), nighthawks were typically observed foraging from 15 minutes before sunset until 40 minutes after sunset, for a total of 55 minutes (Taylor 2009). Brigham (1990) and Aldridge and Brigham (1991) suggested that the need for ambient light restricts foraging of Common Nighthawks to this short window before nightfall, and they might meet their energy needs quickly by capturing more than one prey item per attack. Shorter foraging periods at RNRSM could reflect the shorter twilight period closer to the equator. For example, nautical twilight, when the sun is 12° below the horizon, occurred 55 minutes after sunset on 31 January 2023 at RNRSM (28° S), but 88 minutes after sunset on 31 July 2022 at Okanagan Falls. Short foraging periods also suggest a high abundance of prey that allows Common Nighthawks to meet their energy requirements in a short time. The timing of foraging at RNRSM indicates that studies of their insect prey at subtropical south latitudes should focus within 40 minutes of sunset, and that GPS points taken outside of this period likely correspond to resting sites on the ground (nighttime) or in trees (daytime), not foraging. Moreover, although GPS tags, and possibly radio telemetry, could be used to study local movements and home range, points taken more than 40 min after sunset are likely to vastly under-represent both movements and home range size, given that birds rest for hours in the same location, night after night.

At no time did we detect Common Nighthawks at RNRSM foraging directly over the large body of open water that was adjacent to their roost sites. In contrast, in southern British Columbia (Canada), Common Nighthawks regularly travel up to 12 km from their roost sites to feed on the abundant insects over the Okanagan River at s̄x̄w̄ə̄x̄w̄nitk̄w̄ Provincial Park (McGuire et al. 2021). Although we did not record birds foraging directly over the reservoir at RNRSM, the whole region comprises a mosaic of temporarily flooded grasslands, rivers, lakes, and ponds, with little elevational relief, such that it is not clear whether insects captured by nighthawks over the grasslands and pines are terrestrial or aquatic. Based on their finding that terrestrial insects (especially beetles) comprised 65% of prey items in four nestling diet samples, Knight et al. (2018) suggested that Common Nighthawks in the boreal forest of Canada may be less dependent on aquatic habitats than previously thought. Upcoming genetic analyses of fecal samples will shed light on the nature of nighthawk diets at RNRSM and other sites, and help identify the sources of insect prey across the annual cycle, as a first step toward

understanding how the fate of Common Nighthawks might be linked to that of their prey populations in South America.

Beyond their brief ~40 min period of foraging at RNRSM, Common Nighthawks roosted all day in trees, and rested all night in native grasslands or on the dyke. Our result that they rested, at night, exclusively in open areas suggests that widespread afforestation of grasslands with exotic pines, as currently practiced across much of Corrientes and southeastern Brazil, could threaten non-breeding habitat for nighthawks, as already indicated for other species of resident and migratory grassland birds (Azpiroz et al. 2012). Removal of invasive pines from grasslands (as underway at RNRSM) would increase nocturnal resting habitat and, we hypothesize, would also increase prey availability, if, as we expect, flooded native grasslands are more productive than exotic pines as habitat for high-quality insect prey. Although nighthawks used the abundant pines at RNRSM for daytime roosting, this use is probably opportunistic: they also roosted in gallery forest in the Orinoco and the Cerrado, and in a wide variety of native tree species across northeastern Argentina.

Filling research and conservation gaps for long-distance migratory aerial insectivores in South America

Our study, focused on the Common Nighthawks that converge at a single protected area in December to March, helps to fill some knowledge gaps from the annual cycle of this long-distance migratory aerial insectivore. To confirm or refute our main findings with respect to site fidelity, daily activity patterns, habitat use, and timing of molt, researchers will need to conduct fieldwork at other sites in South America. In particular, we strongly recommend field-based studies in the northern Cerrado, where it appears most Common Nighthawks and many other aerial insectivores spend at least part of their annual cycle.

Researchers have successfully employed auditory surveys, including listening points and automated recording units (ARUs), to assess habitat selection, population trajectories, and distributions of Common Nighthawks in North America (Knight et al. 2021b,c). Given the paucity of vocalizations and mechanical sounds we detected at RNRSM and in recordings from across South America, auditory surveys would likely be of limited use in the non-breeding season. Cohn-Haft (2012, XC98994; 2023 personal communication) remarked that his recording was the first and only time he has heard Common Nighthawks in South America, in 35 years living in the Amazon. This coincides with the experience of AB, who has lived within the range of Common Nighthawks in central and northern Argentina since childhood (~43 years observing birds) and heard Common Nighthawks only one time, at the shared roost at RNRSM. Unfortunately, the silence of Common Nighthawks in South America means they can easily be confused with other nighthawks, especially the closely-related Antillean Nighthawk (*Chordeiles gundlachi*), which is virtually indistinguishable in flight, and has a little-known but apparently overlapping non-breeding range (Guzy 2020, Perlut and Levesque 2020, Verón 2021, Stiles et al. 2022). Given the social roosting behavior of Common Nighthawks in South America, their return to previously-used roost sites, and the timing of vocalizations around dusk, we suggest searching for dormitories in trees, particularly at points used by GPS-tagged birds (e.g., in the Cerrado), and counting individuals as they emerge to forage.

Taken together with the data from Knight et al. (2021a), our finding of two widely separated stationary non-breeding areas in South America contributes to the growing understanding of the complexity of avian migration ecology. Widely separated non-breeding areas, or nomadic-like movements, have now been observed in several species of migratory birds, including species that breed in South America, and species, like Common Nighthawk, which breed in North America (e.g., Heckscher et al. 2011, Renfrew et al. 2013, Bravo et al. 2017, Albert et al. 2020). Nevertheless, the concept of “the South American wintering grounds” is still widely employed in research, conservation, and bird-watching circles, even for birds like Common Nighthawks that do not experience winter at any point in their lives. Rejecting this oversimplification (and misnomer) is an important first step toward developing conservation initiatives that fully encompass the complex movements and physiological stages of migratory birds across their annual cycle.

Studying another long-distance Neotropical-Nearctic migrant, the Bobolink (*Dolichonyx oryzivorus*), which eats seeds and insects, Renfrew et al. (2013) found a close link between movements within South America, and net primary productivity (measured by the Normalized Difference Vegetation Index; NDVI). Bobolinks left Venezuela as local primary productivity declined, moving southward to Bolivia and Argentina as primary productivity increased there. Referring to aerial insectivores that breed in North America, these authors noted that although several species, including Common Nighthawk, “migrate south of the equator to take advantage of flushes of insects,” movements of these species “do not appear to include long stops or timing that would match peak NDVI values.” Our study shows that at least one population of Common Nighthawks does undertake long stops, with movements between two widely distant stationary areas in South America. Their timing in Corrientes (December to March) roughly coincides with austral greening and a period of high net primary productivity in the grasslands (Vassallo et al. 2013). However, net primary productivity also remains high in the Cerrado throughout the spring and summer rainy season from November to April (Ferreira and Huete 2004), suggesting that, unlike Bobolinks leaving Venezuela, Common Nighthawks are probably not triggered to migrate southward from their first stationary non-breeding area (in December-January) by local declines in net primary productivity. The reasons why some nighthawks move 1800 km southward to Argentina for two to three months, whereas others remain in the Brazilian Cerrado, remain to be studied.

Recognizing the complexity of movements within South America is key to developing the tools and research to understand, among other questions, when and where feathers molt in long-distance migratory birds. Descriptions of molt and subspecies identification from North America were generally unsuitable for the birds we captured (half-way through the non-breeding season and nearly always mid-molt). Although molt-migration overlap is unusual, presumably because of the energetic costs (Newton 2009), we confirmed that at least one Common Nighthawk was molting P8 during its 1800-km migration from the northern Cerrado to Corrientes. Considering that 94% of birds captured between 1 December and 14 January (i.e., soon after arrival) were molting at least one flight feather, and for 70% this was a primary, we propose that the GPS-tagged individual is representative, and that many Common Nighthawks travel from the Cerrado to

Corrientes while molting flight feathers. If the rate of molt while they are stationary at RNRSM is any indication, they may begin molting primaries well north of the Cerrado, perhaps in Central America. We tentatively suggest that Common Nighthawks employ a continuous molt-migration strategy (sensu Tonra and Reudink 2018). We caution that stable isotope studies of birds captured or collected on the breeding grounds (e.g., as recommended recently by Stiles et al. 2022) will likely provide limited information about molting and non-breeding areas unless researchers can sample many feathers from each individual. We suggest that isotope analysis would be most useful if researchers in breeding areas take advantage of incidental roadkills to collect all flight feathers (individually labeled) and a few body feathers from the same individual.

Our study illuminates some important potential threats to Common Nighthawks, even those that spend much of their annual cycle in protected areas. The birds that spend January to March at RNRSM may occupy protected native grasslands in Argentina and protected open pine forest in Florida but still face significant habitat loss and pesticide use on their first stationary non-breeding grounds in the Cerrado. There, large scale (industrial) agriculture has replaced 46% of the native vegetation (grassland and savannah), with 32% more predicted by 2050, leading to the expected extinction of 480 endemic plant species (Strassburg et al. 2017). In the Bananal/Cantão Island Protected Area (Tocantins, Brazil), an area used by one of our tagged nighthawks for at least 12 weeks, the area planted with soybeans recently increased by 1700% over a period of eight years, and 84% of farmers admitted to using banned pesticides (Moreira et al. 2019). Conversion to non-native vegetation and accompanying pesticide use are also widespread in the grasslands of Argentina (Etchegoyen et al. 2017), and could be an important driver of declines in multiple species of migratory birds (Jahn et al. 2017). Additionally, climate change is increasing the severity, intensity, and size of wildfires throughout the non-breeding habitat of Common Nighthawks (Ellis et al. 2022, Saucedo et al. 2023). Although nighthawks are known to rest in and forage over recently-burned areas, it is not clear how these wildfires and thick smoke affect their food supply and ability to forage.

We have demonstrated that deploying and re-deploying a small number of GPS loggers, as part of a multi-year, site-based monitoring program in South America, can provide critical data on the migratory movements, daily activity patterns, and use of non-breeding habitat (and eventually habitat selection) of a widely-ranging migratory aerial insectivore. We encourage international partnerships and networks to donate (new and used) GPS loggers to other multi-year monitoring projects led by Latin American teams, such as the growing network of Brazilian bird observatories (Figueira 2021). Such efforts are likely to have an outsized impact on our understanding of habitat use, and help fill major gaps in our understanding of the ecology of Neotropical-Nearctic migrants across their annual cycle.

Author Contributions:

LGP, NF, OV and AB developed the questions and designed the study in collaboration with KLC and ARN; NF and OV led the field research with support from LGP, AB, KLC, and EDS; KLC, ARN,

NF, EDS, and OV obtained funding, with significant help from Wendy Easton and Krista De Groot; NF, OV, and KLC managed the data; KLC analyzed the data and wrote most of the paper; all authors contributed to literature review, fact-checking, revising and editing. Please see Appendix 3 for a reflexivity statement describing how equity was promoted during this project.

Acknowledgments:

For their support of the project, we thank Lisandro Cardinale, Wendy Easton, Facundo Di Sallo, Carlos Ferreyra, Agustina Juncosa, Krista De Groot, Kathy Martin, Diego Monteleone, Mariela Pilar Morales, Helen Pargeter, Diego Pérez, Gabriel Ruiz Diaz, and Agustina Tello. For funding and equipment we are grateful to Neotropical Grassland Conservancy, Idea Wild, Environment & Climate Change Canada, Eastern Bird Banding Association, International Conservation Fund of Canada, Centro de Investigaciones del Bosque Atlántico (CeIBA), Maxwell Hanrahan Foundation and Wilson Ornithological Society. The Dirección de Parques y Reservas de la Provincia de Corrientes and the Entidad Binacional Yacyretá provided research permits and accommodation. Fundación Temaikèn financed and facilitated data collection at Reserva Urutaú, which was conducted with permission from IMiBio and the Ministerio de Ecología y RNR de Misiones.

Data Availability:

The datasets generated during the current study are available in the Movebank Data Repository, <https://doi.org/10.5441/0011.287> (Fariña N., O. Villalba, L. G. Pagano, A. Bodrati, E. Stein, A. R. Norris, and K. L. Cockle. 2023).

LITERATURE CITED

- Åkesson, S., P. W. Atkinson, A. Bermejo, J. de la Puente, M. Ferri, C. M. Hewson, J. Holmgren, E. Kaiser, L. Kearsley, R. H. G. Klaassen, et al. 2020. Evolution of chain migration in an aerial insectivorous bird, the common swift (*Apus apus*). *Evolution* 74 (10):2377-2391. <https://doi.org/10.1111/evo.14093>
- Albert, S., J. D. Wolfe, J. Kellerman, T. Sherry, B. J. M. Stutchbury, N. J. Bayly, and A. Ruiz-Sánchez. 2020. Habitat ecology of Nearctic-Neotropical migratory landbirds on the nonbreeding grounds. *Ornithological Applications* 122(4):duaa055. <https://doi.org/10.1093/condor/duaa055>
- Aldridge, H. D. J. N., and R. M. Brigham. 1991. Factors influencing foraging time in two aerial insectivores: the bird *Chordeiles minor* and the bat *Eptesicus fuscus*. *Canadian Journal of Zoology* 69(1):62-69. <https://doi.org/10.1139/z91-010>
- Azpiroz, A. B., J. P. Isacch, R. A. Días, A. S. Di Giacomo, C. S. Fontana, and C. Morales Palarea. 2012. Ecology and conservation of grassland birds in southeastern South America: a review. *Journal of Field Ornithology* 83(3):217-246. <https://doi.org/10.1111/j.1557-9263.2012.00372.x>
- Bayly, N. J., L. Cárdenas Ortiz, M. Rubio, and C. Gómez. 2014. Migration of raptors, swallows and other diurnal migratory birds through the Darien of Colombia. *Ornitología Neotropical* 25:63-71.

- Belton, W. 1978. Supplementary list of new birds for Rio Grande do Sul, Brazil. *Auk* 95(2):413-415. <https://www.jstor.org/stable/4085464>
- Bodrati, A. 2005. Notas sobre la avifauna del Parque Nacional Chaco, el Parque Provincial Pampa del Indio y otros sectores de la provincia de Chaco, Argentina. *Nuestras Aves* 49:15-23.
- Bodrati, A., N. Fariña, O. Villalba, L. Pagano, and K. L. Cockle. 2019. Notas sobre la biología reproductiva y el ciclo anual del Atajacaminos Ala Negra (*Eleothreptus anomalus*) en Argentina. *Ornitología Neotropical* 30:157-162. <https://doi.org/10.58843/ornneo.v30i0.493>
- Bravo, S. P., V. R. Cueto, and C. A. Gorosito. 2017. Migratory timing, rate, routes and wintering areas of White-crested Elaenia (*Elaenia albiceps chilensis*), a key seed disperser for Patagonian forest regeneration. *PLoS ONE* 12(2):e0170188. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170188>
- Brigham, R. M. 1990. Prey selection by Big Brown Bats (*Eptesicus fuscus*) and Common Nighthawks (*Chordeiles minor*). *American Midland Naturalist* 124(1):73-80. <https://doi.org/10.2307/2426080>
- Brigham, R. M., J. Ng, R. G. Poulin, and S. D. Grindal. 2020. Common Nighthawk (*Chordeiles minor*), version 1.0. In A. F. Poole, editor. *Birds of the world*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.comnig.01>
- Brodkorb, P. 1938. Further additions to the avifauna of Paraguay. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan* 394:1-5.
- Burkart, R., N. O. Bárbaro, R. O. Sánchez, and D. A. Gómez. 1999. Eco-Regiones de la Argentina. Administración de Parques Nacionales - Programa de Desarrollo Institucional Ambiental. Presidencia de la Nación, Administración de Parques Nacionales. Buenos Aires, Argentina.
- Cabrera, A. L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14:1-42.
- Cohn-Haft, M. 2012. Observation number XC98994. <https://xeno-canto.org/contributor/OXIRTCXSVH>
- Costa, T. V. V., A. Bodrati, and K. L. Cockle. In press. Neotropical nightjars: what is known and what is still missing? In C. Camacho, editor. *Nightjars: from mystery to model in ecology and evolution*. Wildlife Research Monographs, Springer, Cham, Switzerland.
- Coues, E. 1888. New forms of North American Chordiles. *Auk* 5:37.
- Cuello, J. 1966. First specimens of *Buteo albicaudatus* and *Chordeiles minor* in Uruguay. *Condor* 68(3):301. <https://doi.org/10.2307/1365565>
- Dornas, T., and R. T. Pinheiro. 2011. Ilha do Bananal e Planície do Cantão. Pages 111-115 in R. M. Valente, J. M. Cardoso da Silva, F. C. Straube, and J. L. X. do Nascimento, editors. *Conservação de aves migratórias neárticas no Brasil*. Conservação Internacional, Belém, Brazil.
- Dexter, R. W. 1961. Further studies on nesting of the Common Nighthawk. *Bird Banding* 32(2):79-85. <https://doi.org/10.2307/4510861>
- Ellis, T. M., D. M. J. S. Bowman, P. Jain, M. D. Flannigan, and G. J. Williamson. 2022. Global increase in wildfire risk due to climate-driven declines in fuel moisture. *Global Change Biology* 28:1544-1559. <https://doi.org/10.1111/gcb.16006>
- Environment Canada. 2016. Recovery strategy for the Common Nighthawk (*Chordeiles minor*) in Canada. Species at Risk Act Recovery Strategy Series. Environment Canada, Ottawa, Ontario, Canada.
- Etchegoyen, M. A., A. E. Ronco, P. Almada, M. Abelando, and D. J. Marino. 2017. Occurrence and fate of pesticides in the Argentine stretch of the Paraguay-Paraná basin. *Environmental Monitoring and Assessment* 189:63. <https://doi.org/10.1007/s10661-017-5773-1>
- Fariña, N., O. Villalba, L. G. Pagano, A. Bodrati, E. Stein, A. R. Norris, and K. L. Cockle. 2023. Data from: Non-breeding ecology of a Neotropical-Nearctic migrant, the Common Nighthawk (*Chordeiles minor*): habitat, activity patterns, molt, and migration. Movebank Data Repository. <https://doi.org/10.5441/001/1.287>
- Ferreira, L. G., and A. R. Huete. 2004. Assessing the seasonal dynamics of the Brazilian Cerrado vegetation through the use of spectral vegetation indices. *International Journal of Remote Sensing* 25(10):1837-1860. <https://doi.org/10.1080/0143116031000101530>
- Figueira, L. 2021. O que são observatórios de aves? Livro de Resumos, XXVII Congresso Brasileiro de Ornitologia, 1-5 August 2021.
- Fraser, K. C., A. Shave, A. Savage, A. Ritchie, K. Bell, J. Siegrist, J. D. Ray, K. Applegate, and M. Pearman. 2017. Determining fine-scale migratory connectivity and habitat selection for a migratory songbird by using new GPS technology. *Journal of Avian Biology* 48(3):339-345. <https://doi.org/10.1111/jav.01091>
- García-Pérez, B., and K. A. Hobson. 2014. A multi-isotope ($\delta^2\text{H}$, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) approach to establishing migratory connectivity of Barn Swallow (*Hirundo rustica*). *Ecosphere* 5(2):21. <http://dx.doi.org/10.1890/ES13-00116.1>
- Guzy, M. J. 2020. Antillean Nighthawk (*Chordeiles gundlachii*), version 1.0. In A. F. Poole and F. B. Gill, editors. *Birds of the world*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.antnig.01>
- Hansen, H. O. 1998. Plan de manejo Reserva Natural Santa María. Fundación Facultad de Ciencias Exactas, Química y Naturales, Universidad Nacional de Misiones, Posadas, Misiones, Argentina.
- Hartert, E., and S. Venturi. 1909. Notes sur les oiseaux de la République Argentine. *Novitates Zoologicae* 16:159-267. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.21963>
- Heckscher, C. M., D. Mendez, K. A. Hobson, A. A. Aispuro, N. Kleponis, A. H. Kneidel, M. L. Mancuso, and K. Kardynal. 2021. Miniature GPS data loggers reveal habitat affiliations and movement of veeries (*Catharus fuscescens*) during their first non-transient period in South America. *Ornitología Neotropical* 32(1):1-9. <https://doi.org/10.58843/ornneo.v32i1.777>
- Heckscher, C. M., S. M. Taylor, J. W. Fox, and V. Afanasyev. 2011. Veery (*Catharus fuscescens*) wintering locations, migratory

- connectivity, and a revision of its winter range using geolocator technology. *Auk* 128(3):531-542. <https://doi.org/10.1525/auk.2011.10280>
- Imlay, T. L., K. A. Hobson, A. Roberto-Charron, and M. L. Leonard. 2018. Wintering areas, migratory connectivity and habitat fidelity of three declining Nearctic-Neotropical migrant swallows. *Animal Migration* 5(1):1-16. <https://doi.org/10.1515/ami-2018-0001>
- Ingels, J., Y. Oniki, and E. O. Willis. 1999. Opportunistic adaptations to man-induced habitat changes by some South American Caprimulgidae. *Revista Brasileira de Biologia* 59(4):563-566. <https://doi.org/10.1590/S0034-71081999000400005>
- Jahn, A. E., V. Bejarano, V. R. Cueto, A. S. Di Giacomo, and C. S. Fontana. 2017. Movement ecology research to advance conservation of South America's grassland migratory birds. *Perspectives in Ecology and Conservation* 15(3):209-215. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pecon.2017.07.003>
- Johnson, E. I., and J. D. Wolfe. 2017. Molt in Neotropical birds: life history and aging criteria. *Studies in Avian Biology* 51. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA. <https://doi.org/10.4324/9781315119755>
- Knight, E. C., R. M. Brigham, and E. Bayne. 2021b. Specialist or generalist? It depends. Context-dependent habitat relationships provide insight into forest disturbance effects for a boreal bird species. *Forest Ecology and Management* 502:119720. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119720>
- Knight, E. C., R. M. Brigham, and E. R. Bayne. 2022. The big boom theory: the Common Nighthawk wing-boom display delineates exclusive nesting territories. *Ornithology* 139(1): ukab066. <https://doi.org/10.1093/ornithology/ukab066>
- Knight, E. C., J. W. Ng, C. E. Mader, R. M. Brigham, and E. M. Bayne. 2018. "An inordinate fondness for beetles": first description of Common Nighthawk (*Chordeiles minor*) diet in the boreal biome. *Wilson Journal of Ornithology* 130(2):525-531. <https://doi.org/10.1676/16-219.1>
- Knight, E. C., A.-L. Harrison, A. L. Scarpignato, S. L. Van Wilgenburg, E. M. Bayne, J. W. Ng, E. Angell, R. Bowman, R. M. Brigham, B. Drolet, et al. 2021a. Comprehensive estimation of spatial and temporal migratory connectivity across the annual cycle to direct conservation efforts. *Ecography* 44(5):665-679. <https://doi.org/10.1111/ecog.05111>
- Knight, E. C., A. C. Smith, R. M. Brigham, and E. M. Bayne. 2021c. Combination of targeted monitoring and Breeding Bird Survey data improves population trend estimation and species distribution modeling for the Common Nighthawk. *Ornithological Applications* 123(2):duab005. <https://doi.org/10.1093/ornithapp/duab005>
- Kramer, G. R., D. E. Andersen, D. A. Buehler, P. B. Wood, S. M. Peterson, J. A. Lehman, K. R. Aldinger, L. P. Bulluck, S. Harding, J. A. Jones, et al. 2018. Population trends in *Vermivora* warblers are linked to strong migratory connectivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115(14):E3192-E3200. <https://doi.org/10.1073/pnas.1718985115>
- Krauczuk, E., and A. S. Di Giacomo. 2005. Reserva Natural Rincón de Santa María. Pages 147-148 in A. S. Di Giacomo, editor. *Áreas importantes para la conservación de las aves en la Argentina. Sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires, Argentina.*
- McGuire, L. P., J. G. Boyles, and R. M. Brigham. 2021. Lack of foraging site fidelity between years by Common Nighthawks (*Chordeiles minor*). *American Midland Naturalist* 185(1):139-144. <https://doi.org/10.1674/0003-0031-185.1.139>
- Michel, N. L., A. C. Smith, R. G. Clark, C. A. Morrissey, and K. A. Hobson. 2016. Differences in spatial synchrony and interspecific concordance inform guild-level population trends for aerial insectivorous birds. *Ecography* 39:774-786. <https://doi.org/10.1111/ecog.01798>
- Miller, A. H. 1925. The boom-flight of the Pacific Nighthawk. *Condor* 27(4):141-143. <https://doi.org/10.2307/1362990>
- Montiel, M. del R., M. G. Gatti, J. L. Fontana, I. Zanone, and S. C. Zaninovich. 2016. Caracterización de las comunidades vegetales de la Reserva Natural Rincón de Santa María (Ituzaingó, Corrientes) y el impacto de la represa hidroeléctrica Yacyretá sobre ellas. *Extensionismo, Innovación y Transferencia Tecnológica - Claves para el Desarrollo* 3:243-250. <https://doi.org/10.30972/eitt.302767>
- Moreira, D. C., E. Collicchio, and F. B. Gamba. 2019. Panorama do cultivo e produtividades da soja na APA Ilha do Bananal/Cantão Tocantins: Safras 2008/2009 a 2015/2016. *Journal of Bioenergy and Food Science* 6(4):119-131. <https://doi.org/10.18067/jbfs.v6i4.262>
- Navas, J. R., and N. A. Bó. 1988. Aves nuevas o poco conocidas de Misiones, Argentina. II. Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo 12:1-9.
- Nebel, S., A. Mills, J. D. McCracken, and P. D. Taylor. 2010. Declines of aerial insectivores in North America follow a geographic gradient. *Avian Conservation and Ecology* 5(2):1. <https://doi.org/10.5751/ACE-00391-050201>
- Newton, I. 2009. Moulting and plumage. *Ringling and Migration* 24(3):220-226. <https://doi.org/10.1080/03078698.2009.9674395>
- Ng, J. W., E. C. Knight, A. L. Scarpignato, A.-L. Harrison, E. M. Bayne, and P. P. Marra. 2018. First full annual cycle tracking of a declining aerial insectivorous bird, the Common Nighthawk (*Chordeiles minor*), identifies migration routes, nonbreeding habitat, and breeding site fidelity. *Canadian Journal of Zoology* 96(8):869-875. <https://doi.org/10.1139/cjz-2017-0098>
- Oberholser, H. C. 1914. A monograph of the genus *Chordeiles* Swainson, type of a new family of goat-suckers. *Bulletin of the United States National Museum* 86. Smithsonian Institution, Washington, D.C., USA. <https://doi.org/10.5479/si.03629236.86.i>
- Olrog, C. C. 1979. Nueva lista de la avifauna argentina. *Opera Lilloana* 27:1-324.
- Perlut, N., and A. Levesque. 2020. Light-level geolocation reveals the migration route and non-breeding location of an Antillean Nighthawk (*Chordeiles gundlachii*). *Journal of Caribbean Ornithology* 33:49-53. <https://doi.org/10.55431/jco.2020.33.49-53>

- Pyle, P. 1997. Identification guide to North American birds. Part I. Slate Creek Press, Point Reyes Station, California, USA.
- Renfrew, R. B., S. J. K. Frey, and J. Klavins. 2011. Phenology and sequence of the complete prealternate molt of Bobolinks in South America. *Journal of Field Ornithology* 82(1):101-113. <https://doi.org/10.1111/j.1557-9263.2010.00312.x>
- Renfrew, R. B., D. Kim, N. Perlut, J. Smith, J. Fox, and P. Marra. 2013. Phenological matching across hemispheres in a long-distance migratory bird. *Diversity and Distributions* 19(8):1008-1019. <https://doi.org/10.1111/ddi.12080>
- Rust, H. J. 1947. Migration and nesting of nighthawks in northern Idaho. *Condor* 49(5):177-188. <https://doi.org/10.2307/1364338>
- Salvador, S. A., and A. Bodrati. 2017. Biología reproductiva y otros aspectos de la historia natural del Ñacunda (*Chordeiles nacunda nacunda*) en Argentina. *Historia Natural* 7:39-54.
- Saucedo, G. I., R. Perucca, and D. Kurtz. 2023. Las causas de los incendios de principio del año 2002 en la provincia de Corrientes. *Ecología Austral* 33(1):273-284. <https://doi.org/10.25260/EA.23.33.1.0.2020>
- Selander, R. K. 1954. A systematic review of the booming Nighthawks of western North America. *Condor* 56(2):57-82. <https://doi.org/10.2307/1364662>
- Somenzari, M., P. P. do Amaral, V. R. Cueto, A. C. Guaraldo, A. E. Jahn, D. Mendes Lima, P. Cerqueira Lima, C. Lugarini, C. G. Machado, J. Martinez, J. L. X. do Nascimento, et al. 2018. An overview of migratory birds in Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 58:e20185803. <http://doi.org/10.11606/1807-0205/2018.58.03>
- Spiller, K. J., and R. Dettmers. 2019. Evidence for multiple drivers of aerial insectivore declines in North America. *Condor* 121(2): duz010. <https://doi.org/10.1093/condor/duz010>
- Steullet, A. B., and E. A. Deautier. 1935-1946. Catálogo sistemático de las aves de la República Argentina. Obra del Cincuentenario del Museo de La Plata 1:1-1006.
- Stiles, F. G., O. Acevedo-Charry, and A. M. Cuervo. 2022. The first Colombian records of the Antillean Nighthawk (*Chordeiles gundlachi*), with notes on migrant *Chordeiles* in South America. *Ornitología Colombiana* 22:16-24. <https://doi.org/10.59517/oc.e541>
- Stotz, D. F., R. O. Bierregaard, M. Cohn-Haft, P. Petermann, J. Smith, A. Whittaker, and S. V. Wilson. 1992. The status of North American migrants in Central Amazonian Brazil. *Condor* 94(3):608-621. <https://doi.org/10.2307/1369246>
- Strassburg, B. B. N., T. Brooks, R. Feltran-Barbieri, A. Iribarrem, R. Crouzeilles, R. Loyola, A. E. Latawiec, F. J. B. Oliveira Filho, C. A. de M. Scaramuzza, F. R. Scarano, B. Soares-Filho, and A. Balmford. 2017. Moment of truth for the Cerrado hotspot. *Nature Ecology and Evolution* 1:0099. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0099>
- Taylor, P. 2009. Late-summer feeding and migration behaviour and numerical trends of Common Nighthawks, *Chordeiles minor*, near Pinawa, Manitoba, 1976-2009. *Canadian Field-Naturalist* 123(4):338-345. <https://doi.org/10.22621/cfn.v123i4.1003>
- Tonra, C. M., and M. W. Reudink. 2018. Expanding the traditional definition of molt-migration. *Auk* 135(4):1123-1132. <https://doi.org/10.1642/AUK-17-187.1>
- Vassallo M. M., H. D. Dieguez, M. F. Garbulsky, E. G. Jobbágy, and J. M. Paruelo. 2013. Grassland afforestation impact on primary productivity: a remote sensing approach. *Applied Vegetation Science* 16:390-403. <https://doi.org/10.1111/avsc.12016>
- Verón, S. M. 2021. Primer registro del Querequeté (*Chordeiles gundlachi*) para Argentina. *El Hornero* 36(2):127-130. <https://doi.org/10.56178/eh.v36i2.376>
- Zotta, A. R. 1937. Lista sistemática de las aves argentinas. *El Hornero* 6(3):531-554.

Appendix 1. Traducción al castellano de Cockle KL, Villalba O, Fariña N, Bodrati A, Pagano LG, Stein ED, and Norris AR. Non-breeding ecology of a Neotropical-Nearctic migrant, the Common Nighthawk (*Chordeiles minor*): habitat, activity patterns, molt, and migration. Journal of Field Ornithology.

Ecología en temporada no reproductiva de un migrante neotropical-neártico, el Añapero Boreal (*Chordeiles minor*): hábitat, patrones de actividad, muda y migración

Kristina L. Cockle^{1,2,3,4,*}, Olga Villalba^{1,2,*}, Nestor Fariña^{1,2,*}, Alejandro Bodrati^{1,2}, Luis G. Pagano^{1,5}, Eliza D. Stein⁶ and Andrea R. Norris⁷

*Estos autores contribuyeron de forma igualitaria

¹Proyecto Atajacaminos, Reserva Natural Rincón de Santa María, Ituzaingó, Corrientes, Argentina, ²Proyecto Selva de Pino Paraná, San Pedro, Misiones, Argentina, ³Instituto de Biología Subtropical (IBS) - CONICET - UNaM, Puerto Iguazú, Misiones, Argentina,

⁴Department of Forest and Conservation Sciences, University of British Columbia, Vancouver, British Columbia, Canada, ⁵Taller de Taxidermia, División Zoología Vertebrados, Museo de la Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP, ⁶School of Renewable Natural Resources, Louisiana State University and Agricultural Center, ⁷Wildlife Research Division, Science and Technology Branch, Environment and Climate Change Canada

RESUMEN

Los insectívoros aéreos migratorios de larga distancia se encuentran entre los grupos de aves más amenazados que se reproducen en Norteamérica, sin embargo, poco se ha publicado sobre los dos tercios de su ciclo anual que se desarrolla en Sudamérica. Para estudiar la ecología no reproductiva y la migración del Añapero Boreal (*Chordeiles minor*), observamos, capturamos y marcamos con GPS individuos en la Reserva Natural Rincón de Santa María, un Área Importante para la Conservación de las Aves sobre el río Paraná en Corrientes, Argentina, desde 2017 hasta 2022 (237 capturas, 95 individuos, 556 GPS fijos de 8 hembras). Los *Chordeiles minor* llegaron a la reserva (finales de noviembre a mediados de enero) a mitad de la muda de las plumas de vuelo; las primarias 8, 9 y 10 mudaron consecutivamente hasta principios de febrero, seguidas de las plumas del cuerpo. Tres hembras marcadas pasaron de diciembre/enero a marzo en la reserva, de mayo a agosto en Florida (EE.UU.), y de octubre/noviembre a diciembre/enero en el Cerrado (Brasil), y al menos una viajó 1800 km mientras mudaba P8. Las tasas de recaptura entre estaciones fueron del 44% para las hembras y del 25% para los machos. El pequeño tamaño corporal y las localidades de cría en Florida concuerdan con la subespecie *chapmani* registrada previamente en Argentina. Las observaciones directas y el seguimiento por GPS (8 individuos) revelaron que los *C. minor* se posaban durante el día en pinos exóticos maduros; buscaban alimento sobre pinos y pastizales nativos durante 26-41 min en un plazo de ~40 min tras la puesta de sol, casi siempre en silencio; y descansaban el resto de la noche en pastizales nativos, en carreteras o en plataformas rocosas. *Chordeiles minor* debería incluirse entre el creciente número de especies migratorias que muestran movimientos de larga distancia entre lugares estacionarios durante su largo periodo no reproductor. Nuestros resultados sugieren también una fidelidad a las zonas donde no se reproduce, una estrategia continua de muda-migración y cierta conectividad migratoria matizada. Los programas destinados a conservar los insectívoros

aéreos migratorios de larga distancia deberían apoyar un seguimiento a largo plazo dirigido desde el Sur Global, especialmente en el Cerrado y el sur de Sudamérica.

Palabras clave: insectívoro aéreo; actividad diaria; hábitat de forrajeo; migración de larga distancia; conectividad migratoria; pastizales sudamericanos

INTRODUCCIÓN

Los insectívoros aéreos migratorios neotropicales-neárticos de larga distancia habitan Sudamérica durante aproximadamente dos tercios de su ciclo anual y regresan cada año a Norteamérica para un breve periodo de reproducción de cuatro meses. Se sabe que muchas de estas especies están disminuyendo, pero es poco probable que haya un único factor causante (Michel et al. 2016). Los esfuerzos para identificar los factores de estrés se ven obstaculizados por grandes lagunas en el conocimiento de la ecología, la distribución y la historia natural de estas aves mientras se encuentran en América del Sur (Nebel et al. 2010, Spiller y Dettmers 2019, Albert et al. 2020). Los investigadores han identificado rutas migratorias y han vinculado algunas áreas no reproductivas y reproductivas mediante el seguimiento de individuos de poblaciones reproductoras en América del Norte (por ejemplo, Fraser et al. 2017, Imlay et al. 2018, Knight et al. 2021a). Sin embargo, el conocimiento sobre el uso del hábitat no reproductor, el comportamiento, la muda, el tamaño del grupo y los patrones de movimiento sigue siendo desigual en el mejor de los casos (por ejemplo, Somenzari et al. 2018), y muchas suposiciones sobre la ecología no reproductora se basan en la extrapolación de la corta porción de su ciclo anual que estas aves pasan en América del Norte.

Llenar las lagunas en la ecología básica no reproductiva y la historia natural de los insectívoros aéreos migratorios neotropicales-neárticos es fundamental para avanzar en los estudios en profundidad y la planificación de la conservación. Para identificar áreas para la conservación, comprender los efectos de arrastre, evaluar la conectividad migratoria y crear asociaciones de conservación, es importante conectar las áreas no reproductivas con las áreas reproductivas y los sitios de parada (Somenzari et al. 2018, Spiller y Dettmers 2019, Albert et al. 2020). Se necesitan encuestas para determinar la distribución estacional, la ocupación y la abundancia durante la larga temporada no reproductiva, pero primero los investigadores necesitan una comprensión básica de la dinámica y el comportamiento de los grupos, incluida información sobre las condiciones en las que las aves pueden ser detectadas, identificadas y contadas, en particular para las especies que son difíciles de distinguir visualmente o que son activas por la noche. Los investigadores también necesitan saber dónde y cuándo mudan las plumas las aves, no solo para comprender las compensaciones energéticas que implican la muda y la migración, sino también para vincular las zonas no reproductoras y reproductoras mediante el análisis isotópico de las plumas (p. ej., García-Pérez y Hobson 2014). Para identificar hábitats críticos y desarrollar planes de conservación, los gestores necesitan información sobre el tamaño del área de acción y los tipos específicos de uso (por ejemplo, búsqueda de alimento, descanso) que se dan a los diferentes hábitats y lugares (Knight et al. 2021b). Los investigadores podrían programar dispositivos GPS para estudiar el uso del espacio y la selección de hábitats por parte de los insectívoros aéreos, pero primero necesitamos conocer sus patrones de actividad diaria. Es importante evaluar si la disponibilidad de presas de alta calidad tiene efectos a largo plazo sobre la supervivencia y la reproducción (Spiller y Dettmers 2019), pero para estudiar las presas en zonas no reproductivas los investigadores necesitan primero información sobre el momento, los

hábitats y las alturas a las que buscan alimento los insectívoros aéreos. Aquí, ofrecemos un primer paso y un modelo para llenar las lagunas en el conocimiento de la ecología no reproductiva de una especie, *Chordeiles minor*, un insectívoro aéreo migratorio de larga distancia que ha sufrido una disminución constante de su abundancia en las últimas décadas (Nebel et al. 2010, Environment Canada 2016).

A gran escala, la conservación de los *Chordeiles minor* requiere comprender dónde se encuentran estas aves durante la época no reproductora. Los Añaperos Boreales pasan la temporada no reproductiva (es decir, de septiembre a abril; primavera, verano y otoño austral) en Sudamérica, se reproducen entre mayo y agosto en Norteamérica y Centroamérica (Brigham et al. 2020) y migran hacia el sur a través del Darién (Colombia) en septiembre (Bayly et al. 2014, Knight et al. 2021a). El resto del año, su distribución y calendario dentro de Sudamérica siguen sin estar claros. Sobre la base de los registros de observación, en general se supone que de octubre a marzo ocupan un área de distribución no reproductiva en el este de Ecuador, el este de Perú y el sur de Sudamérica (es decir, el sur de Brasil, Paraguay, Uruguay y el norte de Argentina; Stotz et al. 1992, Bayly et al. 2014, Brigham et al. 2020, <https://ebird.org>, <https://www.wikiaves.com.br>). Sin embargo, 41 de los 43 *Chordeiles minor* marcados por satélite en 12 lugares de Estados Unidos y Canadá (excluyendo el sudeste de Estados Unidos) pasaron la temporada no reproductiva en el norte del Cerrado y el sur de la Amazonía del centro de Brasil (Ng et al. 2018, Knight et al. 2021a), aproximadamente 2000 km al norte de la concentración de registros de aves con dispositivos electrónicos en el sur de Sudamérica. Los otros dos individuos rastreados pasaron parte de su temporada no reproductiva en el sur de Sudamérica: uno viajó desde el sur de Texas (Estados Unidos) hasta el Chaco del oeste de Paraguay, y el otro viajó desde New Brunswick (este de Canadá, subespecie minor) al sudeste de Brasil.

Para comprender los efectos de arrastre (carry-over effects), las disminuciones diferenciales de las poblaciones y los factores de estrés durante la temporada no reproductiva, es importante evaluar la conectividad migratoria: el grado en que poblaciones reproductoras separadas utilizan áreas no reproductoras geográficamente distintas (Kramer et al. 2018). Los resultados del seguimiento por GPS a *Chordeiles minor* contrastan con las observaciones directas. Los *C. minor* marcados en toda América del Norte se mezclaron indiscriminadamente durante la temporada no reproductiva (es decir, baja conectividad migratoria; Knight et al. 2021a). Sin embargo, de las nueve subespecies descritas, sólo *C. m. chapmani* y, en menor medida, *C. m. minor* han sido colectadas en el sur de Sudamérica (Argentina, Paraguay, Uruguay y sur de Brasil; Hartert y Venturi 1909, Oberholser 1914, Steullet y Deautier 1935-1946, Zotta 1937, Brodkorb 1938, Cuello 1966, Belton 1978, Olrog 1979, Navas y Bó 1988). La subespecie *minor* se reproduce en gran parte de Canadá y el noreste de Estados Unidos, y la subespecie *chapmani* se reproduce a lo largo de la vertiente del Golfo de Estados Unidos, desde el este de Texas hasta Florida, y, en la vertiente atlántica, en toda la península de Florida hacia el norte hasta Carolina del Sur (Brigham et al. 2020). Las identificaciones de subespecies en Sudamérica se basaron en medidas y patrones de plumaje, que se solapan entre subespecies (Pyle 1997) y no siempre son fiables. Sin embargo, ofrecen una posible pista de por qué sólo dos de las 43 aves marcadas con GPS migraron al sur de Sudamérica: el marcaje en zonas de cría no incluyó las subespecies *chapmani*, *neotropicalis* y *panamensis* (es decir, las poblaciones de la parte sur de la distribución de cría, de Florida a Centroamérica). En resumen, (1) hay muchos registros de *Chordeiles minor* en el sur de Sudamérica, (2) la mayoría de las aves colectadas en el sur de Sudamérica fueron identificadas como *C. m. chapmani* (criando en Florida o el sureste de Estados Unidos), y (3) las aves rastreadas por GPS desde Canadá y Estados Unidos (excepto Florida) raramente

viajaron tan lejos como el sur de Sudamérica. Esta evidencia sugiere la posibilidad de que, en contra de la hipótesis de mezcla indiscriminada durante la época no reproductora, *Chordeiles minor* podría mostrar un patrón de migración en cadena, por el que las poblaciones reproductoras más meridionales pasan la época no reproductora más al sur (por ejemplo, como se muestra para otro insectívoro aéreo, el vencejo común, *Apus apus*; Åkesson et al. 2020).

Entre los principales factores de estrés que se cree que afectan a los *Chordeiles minor* se encuentran la pérdida de hábitat y la disminución de insectos, que probablemente afectan a los insectívoros aéreos a lo largo de su ciclo anual (Nebel et al. 2010, Environment Canada 2016). Las acciones de conservación para abordar estos factores de estrés en América del Sur requerirían en primer lugar una comprensión de los requisitos de hábitat y alimentación. Los *Chordeiles minor* parecen necesitar zonas abiertas para cazar insectos al vuelo, y pueden o no estar asociados a masas de agua en sus zonas no reproductivas (Environment Canada 2016, Brigham et al. 2020). En Sudamérica se encuentran en áreas abiertas, sabanas y matorrales; y sobre grandes ríos, bosques secundarios, plantaciones de árboles y salinas (Costa et al. en prensa). Se las observó posadas durante el día, solas o en grupos, entre las ramas de árboles de *Ficus* sp. en zonas arbustivas entre pastizales arenosos; a lo largo de ramas de árboles dispersos en parques urbanos, campus y sedes de ranchos; en ramas horizontales de árboles nativos (*Tipuana tipu*, *Prosopis* sp.) al borde de una carretera en un hábitat perturbado a lo largo de un pequeño río; y en árboles exóticos (*Eucalyptus* spp, *Populus* spp., *Salix* spp.) de las ciudades (Belton 1978, Ingels et al. 1999, Bodrati 2005, Salvador y Bodrati 2017). Lillo (1905, citado en Steullet y Deautier 1935-1946) informó de que eran muy comunes en los bosques de montaña de Tucumán (Argentina), en setos naturales y en los márgenes del río Calera. Cinco de los siete individuos rastreados por Ng et al. (2018) en el Cerrado y el Amazonas tenían áreas de acción en paisajes irregulares compuestos por bosques, matorrales, tierras de cultivo y pastizales. Los dos restantes dormían en bosques continuos. Se desconoce dónde se alimentaban o pasaban la noche. Hasta donde sabemos, no se ha publicado nada sobre los sonidos o la actividad diaria del Añapero Boreal en Sudamérica (Brigham et al. 2020).

Para comprender las compensaciones energéticas durante la época no reproductiva y desarrollar estudios que utilicen isótopos de plumas para relacionar las zonas de cría con las de no cría, necesitamos saber dónde y cuándo mudan las aves migratorias. La muda es energéticamente costosa y no suele coincidir con la migración (Newton 2009, Renfrew et al. 2011). Sin embargo, las ideas actuales sobre dónde y cuándo mudan los *Chordeiles minor* se basan principalmente en suposiciones y especulaciones. Al igual que la mayoría o todos los Caprimulgidae (Johnson y Wolfe 2017), los *Chordeiles minor* exhiben una "estrategia de muda básica compleja." Brigham et al. (2020) indican que la muda prebásica definitiva ocurre "en las zonas no reproductivas", lo que sugiere un área estacionaria donde las aves mudan, lo que cuestionaremos en este artículo. Oberholser (1914) indicó que los *Chordeiles minor* abandonan Norteamérica con las plumas de vuelo intactas, mudando sus plumas de vuelo distalmente (P1 a P10) en enero y febrero. Brigham et al. (2020) indicaron una muda de las plumas de vuelo principalmente de noviembre a enero, y de las plumas del cuerpo principalmente de septiembre a diciembre. Sin embargo, Pyle (1997:105) señaló que se necesitan más estudios para comprender el momento de la sustitución de las plumas de vuelo y, por tanto, el momento de la asignación de los códigos de edad.

Aportamos información sobre la ecología no reproductiva, la migración y la historia natural de los *Chordeiles minor* basada en el trabajo de campo realizado durante el verano austral de

2017 a 2022 en pastizales del noreste de Argentina. Específicamente, contribuimos con tasas de retorno específicas por sexo; describimos el momento de la muda de las plumas primarias y del cuerpo; vinculamos individuos con áreas de reproducción en América del Norte; describimos el momento y la ubicación de las rutas migratorias, las escalas y las áreas estacionarias no reproductivas; y ofrecemos un análisis preliminar del uso del hábitat, los patrones de actividad y los movimientos diarios. La hipótesis de baja conectividad migratoria en el *Chordeiles minor* (mezcla indiscriminada en áreas no reproductivas; Knight et al. 2021a) predice que los *Chordeiles minor* del noreste de Argentina deberían pasar la temporada reproductiva en una variedad de sitios a lo largo de Norte y Centroamérica. Por el contrario, la hipótesis de la migración en cadena predice que los *Chordeiles minor* de Argentina se reproducirán en el sudeste de Estados Unidos o en América Central. Teniendo en cuenta la idea generalizada de que los *Chordeiles minor* prefieren buscar alimento en aguas abiertas, predijimos que a menudo los detectaríamos en vuelo sobre un gran embalse en nuestra zona de estudio en el noreste de Argentina. Si el Añapero Boreal muda las plumas de vuelo mientras está estacionado en un área no reproductiva (como sugieren Oberholser [1914] y Brigham et al. [2020] y se asume para la mayoría de los migrantes neotropicales-neárticos, debido al coste energético de la muda), debería llegar al noreste de Argentina con un juego completo de plumas de vuelo desgastadas, mudar secuencialmente a lo largo de 2-3 meses, y partir hacia sus áreas reproductivas con un juego completo de plumas nuevas. Nuestro objetivo no es explicar por qué los *Chordeiles minor* u otros insectívoros aéreos están disminuyendo, sino llenar los vacíos críticos que actualmente impiden el estudio en profundidad y la conservación de estas aves durante los dos tercios de su vida que pasan en Sudamérica.

MÉTODOS

Área de estudio

Estudiamos *Chordeiles minor* desde enero de 2017 hasta marzo de 2022 en pastizales del noreste de Argentina (norte de las provincias de Corrientes y sur de Misiones), principalmente en la Reserva Natural Rincón de Santa María (RNRSM) Área Importante para la Conservación de las Aves, Departamento de Ituzaingó, Corrientes (27°31' S, 56°36' O; elevación 90 m; Krauczuk y Di Giacomo 2005). La RNRSM está situada en la zona de transición entre el Distrito de Campos y el Bosque Atlántico, con influencias de las ecorregiones del Chaco húmedo, Esteros del Iberá y Delta e Islas del Paraná (Cabrera 1971, Burkart et al. 1999). Al norte, limita con el embalse de 160.000 ha creado por la represa hidroeléctrica de Yacyretá sobre el río Paraná. Al este, sur y oeste, está rodeado de propiedades privadas con pasturas para ganado y plantaciones de árboles.

La RNRSM está caracterizada por pastizales húmedos de *Andropogon lateralis* y *A. virgatus* (2474 ha), pastizales secos de *Elionurus muticus* (274 ha), pastizales inundables de *Andropogon lateralis* (42 ha), bosque secundario nativo (5 ha) y plantaciones abandonadas de pinos exóticos y Eucalyptus, así como áreas invadidas por estas especies (571 ha; Montiel et al. 2016). El suelo tiene baja permeabilidad y drenaje lento, por lo que los pastizales permanecen inundados por la lluvia gran parte del tiempo; sin embargo, existen tres áreas más secas en el norte, sur y oeste con terrenos ligeramente más altos (100 msnm), donde el suelo es más permeable y el drenaje es más rápido (Hansen 1998). Los pastizales están salpicados de arbustos y enredaderas como guayaba chica (*Psidium guineense*, Myrtaceae), yuquerí (*Mimosa pigra*, Fabaceae) y ramilletes de campo (*Eupatorium* spp., Asteraceae). El

bosque de galería incluye especies de sucesión temprana como el ambay (*Cecropia pachystachya*, Cecropiaceae), el burro caá (*Casearia sylvestris*, Salicaceae) y el fumo bravo (*Solanum granulolum-leprosum*, Solanaceae). Desde 1994 se han producido 21 incendios en la RNRSM, con un tamaño medio de 466 ha. Los mayores incendios se produjeron el 9 de noviembre de 2000 (1500 ha quemadas), el 22 de enero de 2013 (1500 ha quemadas) y el 24 de octubre de 2019 (1811 ha quemadas). La RNRSM también incluye parte de un dique pavimentado (7,4 km); plataformas rocosas artificiales construidas para contener el embalse; una pista de aterrizaje de pasto corto para avionetas; y unos 15 km de caminos de tierra poco transitados y parcialmente cubiertos de maleza. De las plantaciones de arroz y la construcción de presas anteriores a la creación de la reserva en 1994 quedan varios canales. Las plantaciones de pinos, dentro de la reserva y adyacentes a ella, producen semillas que invaden los pastizales autóctonos. Para controlar las invasiones, los contratistas eliminan los plantines de pino y algunos rodales de árboles más grandes, dejando atrás los árboles cortados y los tocones. El personal de la reserva enriquece los bosques secundarios plantando árboles autóctonos para favorecer la regeneración natural.

Incluimos algunas capturas de *Chordeiles minor* y otras observaciones de campo incidentales (1998-2022) de Ituzaingó, Corrientes (27°35' S, 56°41' O); Reserva Mbaracayá, contigua a la RNRSM (Ituzaingó, Corrientes, Argentina; 27°29' S, 56°42' O); Itatí (Corrientes, Argentina; 27°16' S, 58°14' O); Reserva Natural Provincial de Iberá (Corrientes, Argentina; 27°39' S, 57°02' O); pastizal adyacente a la Reserva Urutaú, una zona periurbana cerca de Candelaria, Misiones, Argentina (27°30' S, 55°48' O); Parque Nacional Chaco, Chaco, Argentina (26°48' S, 59°36' O); Laguna Corá, Chaco, Argentina (27°24' S, 58°50' O); Isla del Cerrito, Chaco, Argentina (27°17' S, 58°37' O); Vuelta de Obligado (Buenos Aires, Argentina; 33°36' S, 59°49' O); y Arroyo Tagatiyamí (Concepción, Paraguay; 22°40' S, 57°33' O).

Métodos de campo

Buscamos añaperos y atajacaminos (Caprimulgidae) durante todo el año utilizando vehículos, reflectores y linternas, durante un total de 530 noches, 518 de las cuales fueron en RNRSM, donde buscamos en caminos de tierra, el dique pavimentado, plataformas rocosas artificiales y la pista de aterrizaje (ver detalles en Bodrati et al. 2019). Capturamos aves utilizando reflectores y una red de inmersión, una técnica que pusimos a prueba en febrero de 2016 tras varios años de experiencia capturando otras especies de atajacaminos a mano (sin red). Una red de inmersión es apropiada para los Añaperos en nuestra área de estudio porque descansan en terreno abierto, se sobresaltan fácilmente y se precipitan directamente hacia arriba en la red.

Tomamos las medidas de cada añapero (no se informa aquí) y lo anillamos utilizando un anillo de aluminio numerado. Determinamos la edad y el sexo por el plumaje (Selander 1954, Pyle 1997, Brigham et al. 2020). Examinamos la muda de las plumas primarias (ala derecha) y del cuerpo. Todos los añaperos fueron liberados en el lugar de captura. Para determinar las rutas migratorias y los lugares de cría, acoplamos registradores GPS Pinpoint-10 (Lotek) a 4 hembras en enero de 2019 y a 3 hembras y 6 machos en enero y febrero de 2020. Programamos los loggers para que realizaran fijaciones "rápidas" a lo largo del año (cada 7-10 días desde enero hasta mediados de marzo, cada 4-10 días desde mediados de marzo hasta mediados de mayo, cada 10-15 días desde mediados de mayo hasta mediados de septiembre, y cada 5-10 días desde mediados de septiembre hasta finales de enero, mientras durara la batería de la marca). Los registradores almacenaban puntos GPS y era necesario volver a

capturarlos para descargarlos. Para estudiar el uso del hábitat en la zona no reproductora, programamos otro conjunto de registradores para que realizaran frecuentes fijaciones en el transcurso de 2 a 5 noches y colocamos estos registradores a otras 5 hembras y 1 macho. Actualizamos la frecuencia de los intentos de fijación a medida que nos enterábamos de los movimientos de cada registrador que recuperábamos. Fijamos los registradores a las aves utilizando un arnés tipo mochila hecho con cuerda elástica (Stretch Magic) y tubos de engarce. Las aves se procesaron, desde su captura hasta su liberación, en 12 minutos o menos. Interpretamos los puntos GPS cuando el registrador alcanzó 5 o más satélites. Obsérvese que no recapturamos ningún macho con registradores GPS, por lo que sólo proporcionamos los resultados del seguimiento de las hembras.

Hicimos observaciones oportunistas y grabaciones de la búsqueda de alimento, descanso, vocalizaciones y sonidos mecánicos del Añapero Boreal en RNRSM y otros sitios en el sur de Sudamérica. Para comprender mejor la temporalidad estacional y diaria de las vocalizaciones y sonidos mecánicos de los Añaperos Boreales en Sudamérica, buscamos registros de audio utilizando las plataformas en línea xeno-canto (<https://xeno-canto.org>), Macaulay Library of Natural Sounds (<https://www.macaulaylibrary.org>) y WikiAves (<https://www.wikiaves.com.br>). Para cada grabación, leímos las notas sobre cronometraje y comportamiento, y contactamos con los autores para obtener aclaraciones cuando fue necesario.

A menos que se indique lo contrario, presentamos los resultados en términos de media \pm desviación estándar y nos referimos a las temporadas no reproductivas en Argentina (noviembre-marzo) por el nuevo año en enero (por ejemplo, noviembre 2020-marzo 2021 sería la temporada 2021). Utilizamos <https://www.timeanddate.com> para determinar las horas de salida y puesta del sol.

RESULTADOS

Estacionalidad y tasas de retorno en la RNRSM

Realizamos un total de 237 capturas de 95 individuos (46 hembras, 44 machos, 5 sexo desconocido) durante 6 temporadas no reproductivas en la RNRSM. Capturamos 2 hembras y 1 macho adicionales en la Reserva Urutaú (enero y febrero de 2020) y 1 hembra y 1 macho en la Reserva Mbaracayá (enero de 2020). Los *Chordeiles minor* llegaron a la RNRSM desde fines de noviembre hasta enero (ver Migración y áreas de reproducción, abajo). Para cada temporada, nuestras capturas más tempranas de *Chordeiles minor* ocurrieron el 19 de noviembre de 2018, el 3 de diciembre de 2019, el 4 de diciembre de 2020 y el 1 de diciembre de 2021. Nuestras capturas más tardías fueron el 15 de marzo de 2019, el 13 de marzo de 2020 y el 13 de marzo de 2022. Los picos de capturas se produjeron a finales de diciembre (hembras) y enero (ambos sexos; Fig. 1). Ambos sexos estuvieron presentes desde la primera semana de diciembre hasta mediados de marzo.

Las recapturas dentro de la temporada fueron frecuentes. Si capturamos un individuo al principio de la temporada (es decir, antes del 8 de diciembre) o al final de la temporada (es decir, en marzo), normalmente también lo capturamos a mitad de temporada (17 de 20 individuos). De las aves que capturamos en diciembre en la RNRSM, el 34% fueron recapturadas en los meses de enero a marzo de la misma estación no reproductora, lo que

sugiere que los *Chordeiles minor* permanecen en la RNRSM desde su llegada hasta la migración boreal.

En total, el $31 \pm 14\%$ (rango: 19%-54%, $n = 5$ años) de las aves marcadas en una temporada no reproductora determinada fueron recapturadas en la siguiente temporada no reproductora (Tabla A2.1). Tras dos temporadas, recapturamos el $33 \pm 11\%$ (rango: 20%-46%, $n = 4$). Después de tres temporadas, recapturamos el $22 \pm 13\%$ (rango: 7%-29%, $n = 3$), y después de cuatro temporadas, el $15 \pm 1\%$ (rango: 14%-15%, $n = 2$). Sin embargo, las tasas de retorno difirieron en función del sexo: tuvimos más probabilidades de recapturar hembras (44%) que machos (25%) en la siguiente temporada no reproductora (prueba de chi cuadrado, $\chi^2 = 4,26$, $P = 0,039$). Un individuo (un macho) marcado en la temporada 2017 fue recapturado hasta la temporada 2022.

Migración y zonas de reproducción

Recuperamos los registradores GPS con datos de migración de 3 de los 9 individuos marcados originalmente, todas hembras adultas (un total de 105 buenas fijaciones). Marcamos a estos individuos, identificados por sus números de anillo, en RNRSM en enero de 2019 (RSM140 y RSM198) y enero de 2020 (RSM152). Recuperamos los marcadores en la RNRSM en diciembre de 2019, enero de 2020 y enero de 2021, respectivamente. Los tres individuos permanecieron en la RNRSM durante febrero y la primera quincena de marzo. Abandonaron la reserva en la segunda mitad de marzo, pasaron la temporada de cría (mayo a agosto) en Florida, Estados Unidos, y pasaron ~3 meses en el Cerrado brasileño antes de regresar a la RNRSM a finales de diciembre o enero (Fig. 2, Figs. A2.1-A2.3). Cuando viajaron hacia el norte, tomaron una ruta bastante directa a través de las tierras bajas de Bolivia (20 y 24 de marzo), la Amazonía occidental (oeste de Brasil y noreste de Perú; 25-30 de marzo), y el centro de Colombia. Al menos dos (y posiblemente los tres) de los tres individuos se detuvieron durante 2 a 3 semanas en la región del Orinoco de Colombia durante el mes de abril (RSM198: al menos 1-21 de abril de 2019; RSM152: al menos 4-19 de abril de 2020). Estos individuos ocuparon sitios que estaban a 42 km el uno del otro a lo largo del mismo camino de tierra. Cruzaron el Caribe desde el norte de Colombia/norte de Venezuela (RSM140 y RSM198) o desde la costa este de América central (RSM152). Pasaron la temporada de cría en Florida en Citrus Wildlife Management Area (RSM140), en la ciudad de Naples (RSM198) y en la Marjorie Harris Carr Cross Florida Greenway (RSM152). Abandonaron Florida a principios de septiembre y viajaron hacia el sur a través de Colombia y la Amazonia occidental de Brasil (septiembre), y luego hacia el este a través de la Amazonia meridional/el Cerrado septentrional de Brasil (principios de octubre), donde se detuvieron hasta 3 meses. RSM140 permaneció al menos desde el 14 de noviembre hasta el 14 de diciembre (cuando se agotó la batería del dispositivo) en Brasnorte, estado de Mato Grosso y fue recapturado el 22 de diciembre en la RNRSM. RSM198 permaneció desde el 16 de octubre hasta el 8 de enero (cuando la batería del dispositivo terminó) en Ilha do Bananal, estado de Tocantins, y fue recapturada el 31 de enero en la RNRSM. RSM152 permaneció por lo menos del 8 al 22 de octubre (cuando la batería se agotó) en Río Teles Pires, Mato Grosso, y fue recapturada el 15 de enero en la RNRSM.

Muda

Casi todos los adultos llegaron a Corrientes a mitad de su muda de plumas de vuelo (Fig. 3). Recapturamos a RSM140 en la RNRSM 8 días después de su último punto de GPS en el Cerrado, con P1-8 nuevas, P9 80% crecidas, y P10 viejas, indicando que la nueva P9 casi con seguridad estaba creciendo durante el viaje de 1800 km al sur desde Brasnorte a la RNRSM. De nuestras 84 capturas entre noviembre y el 14 de enero, a 79 aves (94%) les faltaba o les había crecido al menos una pluma de vuelo (primaria, secundaria o retrix). A 59 de estas aves les faltaba o les estaba creciendo al menos una pluma primaria, y a 20 de las 25 restantes les faltaba o les estaba creciendo al menos una pluma secundaria o de la cola; ocho de ellas se clasificaron como juveniles (es decir, edad < 1 año; primarias sin mudar). Dos aves no presentaban ninguna muda en las plumas de vuelo, y a tres les faltaban datos sobre la muda (posiblemente porque no estaban mudando). Sólo tenemos datos de muda de un individuo capturado en noviembre (19 de noviembre): las primarias P1-6 eran nuevas y completamente crecidas, la P7 estaba crecida en un 60% y las P8-10 eran viejas. Las aves capturadas en la primera semana de diciembre tenían típicamente nuevas primarias 1-7, a menudo con P8 creciendo o completa, y P9-10 viejas (Fig. 3). A partir de entonces mudaron P9 (pico en la tercera semana de diciembre) y luego P10 (pico a mediados de enero; Fig. 3). Por lo general, en una captura determinada, si faltaba una primaria o ésta había crecido menos del 10%, la primaria anterior había crecido entre el 80% y el 100%, y el resto de las primarias habían crecido completamente. Desde mediados de enero hasta mediados de marzo, todos los adultos capturados estaban mudando las plumas del cuerpo (n = 53).

Reposo social diurno

Durante el día se observaron dormideros de Añapero Boreal, siempre en ramas horizontales y a menudo en grupos, aunque no fue posible confirmar el número total de individuos a menos que se visitara el dormidero al anochecer (Tabla A2.2). En RNRSM, al menos cuatro individuos marcados con GPS compartieron un mismo dormidero. El 4 de marzo de 2021 encontramos a un *Chordeiles minor* durmiendo allí, a unos 20 m sobre el suelo, en una rama horizontal de un *Pinus elliottii*. Salió volando del dormidero a las 19:15, 1 minuto antes de la puesta del sol. Al día siguiente, 5 de marzo, volvimos al dormidero, y un *Chordeiles minor*, presumiblemente el mismo individuo, estaba durmiendo en la misma rama, en la misma posición que el día anterior. Esta vez abandonó el dormidero a las 19:18, 5 minutos después de la puesta de sol. Al menos otros siete individuos volaron desde árboles situados en un radio de 50 m alrededor de la misma hora. El 8 de marzo, el añapero dormía de nuevo en la misma posición y abandonó el dormidero a las 19:24, 14 minutos después de la puesta del sol, acompañado de al menos otros tres individuos. Todos estos añaperos volaron repentinamente desde los pinos, desplazándose hacia el sur (alejándose del embalse) por encima de las copas de los pinos maduros.

Patrones de actividad diaria, búsqueda de alimento y sonidos

Observamos a los añaperos boreales alimentándose a una altura tan baja como 2 m y exhibiéndose a una altura de ~50 m, casi siempre al anochecer. En un punto a 700 m al sur del dormidero compartido, durante 13 días de marzo de 2021 y febrero de 2022, OV, NF, AB y ES grabaron exhibiciones de vuelo, búsqueda de alimento, vocalizaciones y sonidos mecánicos. Al salir de su dormidero, varios individuos se congregaban y realizaban vuelos circulares en un radio de unos 100 m, por encima de las plantaciones de pinos y eucaliptos, donde buscaban alimento y ocasionalmente emitían sonidos durante unos minutos, siempre

antes del anochecer. Cada vez que las observamos en este lugar de alimentación, las aves aparecieron entre 2 minutos antes y 16 minutos después de la puesta del sol, y se dispersaron entre 16 y 22 minutos después de la puesta del sol, siempre antes del anochecer. Una de las noches, la del 19 de marzo de 2021, cinco individuos buscaron alimento entre un gran enjambre de libélulas (Odonata). Al marcharse, las aves parecían volar en su mayoría en la misma dirección, a menudo hacia el sur (lejos del embalse), pero no está claro si reanudaron la búsqueda de alimento en otro lugar o si cesaron su actividad vespertina. Además, el 29 de enero de 2021 a las 20:16 h (34 minutos después de la puesta de sol) observamos un individuo buscando alimento aproximadamente a 8 m por encima de pastizal junto al dique en RNRSM. El 12 de enero de 2023 a las 20:10 h (24 minutos después de la puesta del sol), durante los fuertes vientos y relámpagos que precedieron a una tormenta eléctrica, observamos y filmamos al menos seis individuos forrajeando a menos de 1 m por encima de los pastizales y caminos cubiertos de hierba de la RNRSM.

Sólo en dos ocasiones hemos observado a los añaperos boreales buscando alimento hacia el amanecer. OV y NF observaron un añapero boreal buscando alimento a baja altura sobre el pastizal en RNRSM a las 6:10 h (26 minutos antes del amanecer) el 25 de febrero de 2022, en el lugar donde previamente observamos grupos buscando alimento y vocalizando, 700 m al sur del dormitorio compartido. AB observó 2 *Chordeiles minor* forrajeando a una altura de 15-20 m sobre el Arroyo de los Cueros, un arroyo natural rodeado de espinal (matorral espinoso caducifolio) y talar de barranca (bosque semixerófilo en la barranca del río) alrededor del amanecer en Vuelta de Obligado (Buenos Aires, Argentina), en diciembre de 2000. Durante seis búsquedas al amanecer (2:30-6:30 AM) en diciembre de 2020 y enero de 2021, no observamos al Añapero Boreal forrajeando.

Escuchamos vocalizaciones (llamadas en vuelo) o sonidos mecánicos (estampido alar en vuelo) entre 6 y 20 minutos después de la puesta de sol los días 9, 10, 11 y 12 de marzo de 2021 (Tabla A2.3; <https://xeno-canto.org/728651>). Las aves emitieron estampidos alares al descender rápidamente en forma de U desde una altitud de 40-50 m (véase Miller 1925). Además, OV y NF escucharon vocalizar en vuelo a un Añapero Boreal sobre la ciudad de Ituzaingó el 23 de marzo de 2022, al atardecer. Aparte de las llamadas de alarma de las aves capturadas, no hemos escuchado sonidos nocturnos del Añapero Boreal en Sudamérica.

En las colecciones de sonidos de <https://xeno-canto.org>, <https://www.macaulaylibrary.org> y <https://www.wikiaves.com.br> (revisadas el 5 de febrero de 2023), sólo hay 13 grabaciones de *Chordeiles minor* de Sudamérica (Tabla A2.3). Incluyen llamadas "peent", cacareos y estampidos alares. Sin embargo, los estampidos alares (es decir, la exhibición de los machos) se limitan al comienzo (septiembre) y al final (marzo, abril) del período no reproductivo en Sudamérica. Los grabadores indicaron la hora del día en nueve de estas grabaciones. Ocho ocurrieron entre 16 minutos antes y 75 minutos después de la puesta del sol, y unos 60 minutos antes de la salida del sol (Tabla A2.3). Refiriéndose a su grabación de *Chordeiles minor* en Praia do Laranjal (2016, XC308563/WA2005814), F. Jacobs (2023, comunicación personal) informó que el pequeño grupo de aves vocalizó durante un corto tiempo, antes de la puesta del sol, mientras todavía había bastante luz, y aparentemente justo después de salir de un dormitorio. Volaron a media altura inicialmente, luego ganaron altura con movimientos en círculos algo irregulares, y después de alcanzar cierta altura desaparecieron en dirección sur. Repitieron el comportamiento durante unos días y luego desaparecieron. Jacobs señaló que nunca había oído vocalizar a los *Chordeiles minor* en ningún otro momento del día, ni al amanecer ni por la noche.

Obtuvimos un total de 483 puntos GPS en la RNRSM, de ocho individuos marcados (Fig. 4). Incluyeron 22 puntos de las tres hembras seguidas durante el ciclo anual completo, y 461 puntos adicionales de cinco hembras adultas seguidas a corto plazo. Obtuvimos 50 fijaciones durante el día cuando las aves estaban presumiblemente posadas (cinco individuos durante 13 días). Obtuvimos 69 observaciones en los 45 minutos posteriores a la puesta de sol (tres individuos en siete días), 357 durante la noche (ocho individuos en 41 noches) y siete en los 45 minutos anteriores a la salida del sol (dos individuos en ocho días). Tenemos datos de seguimiento de dos aves al atardecer en un día cada una; estaban todavía en su dormitorio al atardecer, y estaban volando (es decir, las fijaciones estaban en lugares diferentes, las aves aparentemente forrajeando) cinco y 15 minutos después del atardecer, respectivamente. Registramos por última vez aves en vuelo (moviéndose) 38 ± 5 minutos (rango: 32-45 min) después de la puesta de sol, y las registramos por primera vez descansando 43 ± 6 minutos (rango: 34-50 min) después de la puesta de sol ($n = 3$ individuos en siete noches). Posteriormente, a lo largo de la noche, 350 de los 357 puntos de los cinco individuos seguidos con frecuencia (cada dos a 60 minutos en un total de 18 noches) cayeron a menos de 10 m (es decir, el error de los dispositivos GPS) de uno de los siete lugares, o a lo largo de un tramo de 230 m de carretera donde aparentemente estaban descansando. Seis puntos cayeron a menos de 15 m de una de estas localizaciones, y el punto restante estaba a 85 m de una de estas localizaciones (Fig. 4C).

Uso del hábitat en Argentina

Capturamos Añaperos Boreales en la RNRSM durante la noche en las plataformas rocosas (áreas rellenas) junto al dique, sobre el propio dique, en algunos caminos de tierra y en la pista de aterrizaje. Rara vez vimos un Añapero Boreal en la carretera principal de grava que pasa por la RNRSM, aunque otros atajacaminos (*Hydropsalis torquata*, *Setopagis parvula*, *Nyctidromus albicollis* y, en menor medida, *Eleothreptus anomalus*) descansan con frecuencia, por la noche, en esta carretera, donde a veces mueren atropellados por vehículos. Tampoco encontramos al Añapero Boreal descansando en carreteras completamente cubiertas de hierba. Por el contrario, normalmente se encontraban en zonas parcialmente cubiertas de hierba rala, especialmente en suelo rocoso con parches desnudos. Comenzaron a descansar por la noche en pastizales al norte del dique después de que se quemara el 24 de octubre de 2019. Fueron comunes en la pista de aterrizaje en 2019 (12 capturas) y 2020 (16 capturas), cuando la hierba era escasa, pero raros allí en 2021 (cuatro capturas) y 2022 (una captura), cuando la hierba cubría completamente el suelo.

Los *Chordeiles minor* que rastreamos con dispositivo GPS en la RNRSM generalmente permanecieron en tierra. Viajaron dentro de la RNRSM y a propiedades vecinas, a 2-7,4 km de sus dormitorios (Fig. 4). Todos los dormitorios diurnos localizados por dispositivo GPS (seis individuos) estaban en pinos maduros/abandonados cerca del borde del Embalse de Yacyretá (Fig. 4A). Durante la noche, las ocho aves marcadas parecían estar descansando en el suelo o sobre un tronco o tocón, siempre dentro de pastizales nativos, en un camino poco transitado a través de pastizales, o sobre rocas adyacentes a pastizales (357 fijos, Fig. 4C). Los dos puntos donde RSM1151 descansó por la noche en febrero de 2022 estaban ambos dentro de pastizales que se habían quemado 28 días antes. En diciembre de 2021, RSM401 descansó durante tres noches consecutivas en dos localizaciones a 44 m una de otra, en un pastizal que fue restaurado mediante la tala de pinos adultos en 2018 (dejando ramas y tocones). Cuando las aves parecían estar forrajeando al vuelo (localizaciones cambiantes, dentro de los 45 minutos posteriores a la puesta de sol; tres individuos) fueron localizadas

sobre pastizal nativo (28 fijaciones), plantaciones de árboles (21 fijaciones), o pastizal invadido por pinos (ocho fijaciones; Fig. 4B).

Uso del hábitat en otras zonas no reproductivas

Obtuvimos ocho registros nocturnos y dos diurnos de dos individuos marcados con GPS en la región del Orinoco, Colombia, durante su escala de abril. Mientras que los dos registros diurnos fueron en bosque de galería, los ocho registros nocturnos fueron en áreas abiertas, aparentemente pastizales, cerca de un camino de tierra, con un registro en el mismo camino (Fig. A2.2). Obtuvimos 20 observaciones nocturnas y dos diurnas de nuestros individuos marcados con GPS en su primer lugar no reproductivo en el Cerrado (Fig. A2.3). Todas las observaciones nocturnas, excepto dos, fueron en o sobre lo que parecía ser matorral abierto. Los dos puntos nocturnos restantes estaban en o sobre campos cultivados al lado del bosque de galería, y los dos puntos diurnos estaban en el bosque de galería.

DISCUSIÓN

Nuestro estudio reveló varios patrones interesantes en la ecología no reproductiva del Añapero Boreal, algunos de ellos bastante inesperados. La hipótesis de la baja conectividad migratoria en el *Chordeiles minor* (mezcla indiscriminada en áreas no reproductivas; Knight et al. 2021a) predecía que los *Chordeiles minor* del noreste de Argentina deberían pasar la temporada reproductiva en una variedad de sitios a lo largo de Norte y Centroamérica. En cambio, encontramos que las tres aves marcadas con GPS pasaron la temporada reproductiva en Florida, Estados Unidos, un hallazgo que se alinea con la evidencia de la subespecie *chapmani* a partir de especímenes de museo y la posibilidad de migración en cadena. Contrariamente a la hipótesis de que los *Chordeiles minor* se alimentan en grandes masas de agua (Brigham et al. 2020), no detectamos ningún individuo alimentándose en el enorme lago artificial de la RNRSM. En su lugar, se alimentaron en pastizales y plantaciones de árboles exóticos. También contrariamente a las expectativas basadas en la literatura publicada (Oberholser 1914, Brigham et al. 2020), nuestros resultados muestran que la muda de las plumas de vuelo en el *Chordeiles minor* se extiende a través de al menos dos áreas no reproductivas, y probablemente también ocurre durante la migración. Inesperadamente, también encontramos mayores tasas de retorno en las hembras que en los machos. Aún existen importantes lagunas en nuestra comprensión de la ecología no reproductiva del *Chordeiles minor*, pero nuestros resultados sugieren algunas conclusiones importantes y nuevas hipótesis que apoyarán la investigación futura y la conservación de los insectívoros aéreos en Sudamérica.

Estacionalidad, migración e implicaciones para la conectividad migratoria

La llegada constante de los *Chordeiles minor* en diciembre-enero a la RNRSM y la evidencia del GPS de los tres individuos que rastreamos a lo largo del ciclo anual sugieren que los *Chordeiles minor* solo llegan a Corrientes después de pasar primero varias semanas o meses en un sitio estacionario no reproductivo en el Cerrado norte. Del mismo modo, 40 de los 43 individuos marcados por Ng et al. (2018) y Knight et al. (2021a) en toda América del Norte tenían un sitio estacionario no reproductivo en el norte del Cerrado o el sur del Amazonas, y al menos siete ocuparon dos sitios estacionarios no reproductivos dentro de América del Sur.

El Cerrado es un ecosistema de sabana tropical que ha recibido poca atención en investigación y conservación en comparación con otras ecorregiones de América del Sur, pero desempeña un papel importante durante todo el año en el apoyo a las poblaciones no reproductoras de aves migratorias. Por ejemplo, más allá de su uso por parte de los *Chordeiles minor* de octubre a diciembre (o marzo), el Cerrado está ocupado de noviembre a enero por Golondrinas Purpúreas (*Progne subis*) que se reproducen en toda América del Norte; de enero a febrero por el Zorzalito Colorado (*Catharus fuscescens*) que se reproducen en Delaware, Estados Unidos, y Columbia Británica, Canadá; y de mayo a octubre por el Fiofío Silbón (*Elaenia albiceps*) que se reproducen en el Bosque Patagónico de Argentina (Dornas y Pinheiro 2011, Bravo et al. 2017, Heckscher et al. 2021).

La ubicación de cría de los tres individuos rastreados por GPS es consistente con la subespecie *chapmani* que se reproduce en el sureste de Estados Unidos (Coues 1888), coincidiendo con la evidencia de especímenes de museo en el sur de Sudamérica (Oberholser 1914, Navas y Bó 1988). La coloración y las medidas de los individuos en la RNRSM también concuerdan ampliamente con la subespecie *chapmani* (ala: 187 ± 7 mm, rango = 172-196; cola: 103 ± 4 mm, rango: 94-110; masa = 72 ± 7 g, rango = 60-85; n = 31 capturas de individuos en febrero-marzo, sin muda de primarias ni rectrices; Proyecto Atajacaminos, datos inéditos). Sin embargo, algunas de estas medidas también se solapan con las de *C. m. neotropicalis*, *C. m. panamensis*, *C. m. aserriensis* y *C. gundlachii*, y las medidas variaron de un año a otro en los mismos individuos. Las rutas migratorias de nuestras aves marcadas y su cronología a través del norte de Sudamérica y el Caribe son ampliamente consistentes con los resultados de aves marcadas a través de Canadá y Estados Unidos (Knight et al. 2021a). Lo que difiere es que nosotros detectamos confiablemente sólo *C. m. chapmani* (reproduciéndose en Florida) en nuestro sitio de campo, mientras que las aves marcadas a través de Norteamérica (excepto Florida) por Knight et al. (2021a) mostraron baja conectividad migratoria, aparentemente mezclándose indiscriminadamente en sus áreas estacionarias no reproductivas, principalmente en el Cerrado y la Amazonía. El marcaje por GPS de los añaperos boreales en otros lugares de Argentina y del Cerrado, así como de los que se reproducen en Florida, México, América Central y el Caribe (incluido *C. gundlachii*), mejoraría enormemente nuestra comprensión de su conectividad migratoria. Sobre todo, para probar la hipótesis de la migración en cadena, es importante identificar las áreas no reproductivas de las poblaciones que se reproducen en Centroamérica y determinar si todas las aves que se reproducen en Florida, o sólo un subconjunto, pasan de enero a marzo en el sur de Sudamérica.

Los *Chordeiles minor* de la RNRSM mostraron tasas de retorno anuales del 44% para las hembras y del 25% para los machos, y algunas aves regresaron a la misma zona no reproductora durante al menos 5 años. Los *Chordeiles minor* también exhiben una fidelidad relativamente alta a los sitios de reproducción. Ng et al. (2018) pudieron rastrear a siete machos del bosque boreal de Alberta utilizando dispositivos GPS, y los siete regresaron a menos de 1,3 km de su lugar de cría al año siguiente. En la misma región, Knight et al. (2022) encontraron evidencias de una alta fidelidad de los machos a lugares específicos de nidificación, con 10 machos que mostraron un solapamiento significativo de las áreas de auge de las alas a lo largo de dos años. Asimismo, una hembra en Ohio, Estados Unidos, volvió a anidar en el mismo tejado en seis años distintos (Dexter 1961). Por el contrario, los *Chordeiles minor* reproductores mostraron una fidelidad muy baja a un lugar de alimentación muy utilizado, donde cientos de individuos se reúnen a lo largo de un corto tramo de río en la Columbia Británica, Canadá, todas las noches desde junio hasta finales de agosto (cero recapturas y cero detecciones con radiotransmisores, a pesar de marcar al 10% de la

población; McGuire et al. 2021). En RNRSM, capturamos tantos machos individuales como hembras, pero tuvimos muchas más probabilidades de recapturar a las hembras, tanto dentro de un mismo año como entre años. Los machos pueden presentar áreas de acción no reproductivas más extensas, menor fidelidad al lugar o menor supervivencia, o simplemente pueden ser más asustadizos y difíciles de capturar. Nuestras altas tasas de recaptura de hembras significaron que pudimos contribuir con información sobre los movimientos y el uso del hábitat de las hembras, anteriormente el sexo menos representado en la literatura sobre el Añapero Boreal en Sudamérica (p. ej., Ng et al. 2018, Knight et al. 2021a). Otros estudios podrían investigar las diferencias de sexo en la fidelidad al sitio, el uso del hábitat, el comportamiento de forrajeo y la supervivencia en áreas no reproductivas.

Patrones de actividad y uso del hábitat

Nuestros resultados de las observaciones y de los dispositivos GPS sugieren que los *Chordeiles minor* de la RNRSM abandonaron su dormidero entre 1 minuto antes y 14 minutos después de la puesta de sol, y permanecieron en vuelo hasta ~40 minutos después de la puesta de sol, lo que supone un periodo de búsqueda de alimento de 26-41 minutos, que es más corto que los periodos de búsqueda de alimento observados de junio a agosto en Norteamérica. En Coeur d'Alene, Idaho, Estados Unidos (48° N), Rust (1947) registró el mayor número de añapero boreal en vuelo durante periodos vespertinos que duraron 75 minutos en junio, 80 minutos en julio y 100 minutos en agosto. En Okanagan Falls, Columbia Británica, Canadá (49° N), el tiempo medio transcurrido entre el inicio y el final de la actividad de forrajeo fue de 88 minutos (Brigham 1990). Cerca de Winnipeg, Manitoba, Canadá (50° N), se observó a los *Chordeiles minor* buscando alimento desde 15 minutos antes de la puesta del sol hasta 40 minutos después, para un total de 55 minutos (Taylor 2009). Brigham (1990) y Aldridge y Brigham (1991) sugirieron que la necesidad de luz ambiental restringe el forrajeo de los *Chordeiles minor* a esta breve ventana antes del anochecer, y que podrían satisfacer sus necesidades energéticas rápidamente capturando más de una presa por ataque. Los periodos de búsqueda de alimento más cortos en la RNRSM podrían reflejar el periodo crepuscular más corto cerca del ecuador. Por ejemplo, el crepúsculo náutico, cuando el sol está 12° por debajo del horizonte, se produjo 55 minutos después de la puesta de sol el 31 de enero de 2023 en RNRSM (28° S), pero 88 minutos después de la puesta de sol el 31 de julio de 2022 en Okanagan Falls. Los periodos cortos de búsqueda de alimento también sugieren una gran abundancia de presas que permite a los *Chordeiles minor* satisfacer sus necesidades energéticas en poco tiempo. El momento de la búsqueda de alimento en la RNRSM indica que los estudios de sus presas insectívoras en latitudes subtropicales meridionales deberían centrarse en los 40 minutos posteriores a la puesta del sol, y que los puntos GPS tomados fuera de este periodo probablemente correspondan a lugares de descanso en el suelo (durante la noche) o en los árboles (durante el día), y no a la búsqueda de alimento. Además, aunque los dispositivos GPS, y posiblemente la radiotelemetría, podrían utilizarse para estudiar los movimientos locales y el área de acción, es probable que los puntos tomados más de 40 minutos después de la puesta de sol infra-representen tanto los movimientos como el tamaño del área de acción, dado que las aves descansan durante horas en el mismo lugar, noche tras noche.

En ningún momento detectamos en la RNRSM que los *Chordeiles minor* buscaran alimento directamente sobre la gran masa de agua abierta adyacente a sus dormideros. Por el contrario, en el sur de la Columbia Británica (Canadá), los añaperos boreales viajan regularmente hasta 12 km desde sus dormideros para alimentarse de los abundantes insectos sobre el río

Okanagan en el Parque Provincial S̓x̓w̓ə̓x̓nitk̓w (McGuire et al. 2021). Aunque no registramos aves forrajeando directamente sobre el embalse en RNRSM, toda la región se compone de un mosaico de pastizales temporalmente inundados, ríos, lagos y estanques, con relieve poco elevado, de modo que no está claro si los insectos capturados por los *Chordeiles minor* sobre los pastizales y los pinos son terrestres o acuáticos. Basándose en su hallazgo de que los insectos terrestres (especialmente los escarabajos) comprendían el 65% de los elementos de presa en cuatro muestras de dieta de polluelos, Knight et al. (2018) sugirieron que los *Chordeiles minor* en el bosque boreal de Canadá pueden ser menos dependientes de los hábitats acuáticos de lo que se pensaba anteriormente. Los próximos análisis genéticos de muestras fecales arrojarán luz sobre la naturaleza de las dietas de los *Chordeiles minor* en RNRSM y otros sitios, y ayudarán a identificar las fuentes de presas de insectos a lo largo del ciclo anual, como un primer paso hacia la comprensión de cómo el destino de los *Chordeiles minor* podría estar vinculado al de sus poblaciones de presas en América del Sur.

Más allá de su breve período de ~40 minutos de búsqueda de alimento en la RNRSM, los *Chordeiles minor* se posaban todo el día en los árboles y descansaban toda la noche en los pastizales nativos o en el dique. Nuestro resultado de que descansaban, por la noche, exclusivamente en áreas abiertas sugiere que la forestación generalizada de pastizales con pinos exóticos, como se practica actualmente en gran parte de Corrientes y el sudeste de Brasil, podría amenazar el hábitat no reproductivo de los añaperos, como ya se ha indicado para otras especies de aves de pastizales residentes y migratorias (Azpiroz et al. 2012). La eliminación de los pinos invasores de los pastizales (como se está haciendo en la RNRSM) aumentaría el hábitat de descanso nocturno y, según nuestra hipótesis, también aumentaría la disponibilidad de presas, si, como esperamos, los pastizales nativos inundados son más productivos que los pinos exóticos como hábitat para presas de insectos de alta calidad. Aunque los *Chordeiles minor* utilizaron los abundantes pinos de la RNRSM para el descanso diurno, este uso es probablemente oportunista: también se posaron en bosques de galería en el Orinoco y el Cerrado, y en una amplia variedad de especies de árboles nativos en todo el noreste de Argentina.

Llenar las lagunas de investigación y conservación de los insectívoros aéreos migratorios de larga distancia en Sudamérica

Nuestro estudio, centrado en los *Chordeiles minor* que convergen en una única área protegida entre diciembre y marzo, contribuye a colmar algunas lagunas de conocimiento sobre el ciclo anual de este insectívoro aéreo migratorio de larga distancia. Para confirmar o refutar nuestras principales conclusiones con respecto a la fidelidad al lugar, los patrones de actividad diaria, el uso del hábitat y el momento de la muda, los investigadores tendrán que realizar trabajo de campo en otros lugares de Sudamérica. En particular, recomendamos encarecidamente la realización de estudios de campo en el Cerrado septentrional, donde parece que la mayoría de los *Chordeiles minor* y muchos otros insectívoros aéreos pasan al menos parte de su ciclo anual.

Los investigadores han empleado con éxito estudios auditivos, incluyendo puntos de escucha y unidades de registro automatizadas (ARUs), para evaluar la selección de hábitat, trayectorias poblacionales y distribuciones de los *Chordeiles minor* en Norteamérica (Knight et al. 2021b,c). Dada la escasez de vocalizaciones y sonidos mecánicos que detectamos en la RNRSM y en las grabaciones de toda Sudamérica, es probable que los estudios auditivos tengan una utilidad limitada en la temporada no reproductiva. Cohn-Haft (2012, XC98994;

2023 comunicación personal) remarcó que su grabación fue la primera y única vez que escuchó al Añapero Boreal en Sudamérica, en 35 años viviendo en la Amazonía. Esto coincide con la experiencia de AB, quien ha vivido dentro del área de distribución de los Añaperos Boreales en el centro y norte de Argentina desde su infancia (~43 años observando aves) y escuchó esta especie una sola vez, en el dormitorio compartido en RNRSM. Desafortunadamente, el silencio de los *Chordeiles minor* en Sudamérica significa que pueden ser fácilmente confundidos con otros añaperos, especialmente con *Chordeiles gundlachii*, el cual es virtualmente indistinguible en vuelo, y tiene un área de distribución no reproductiva poco conocida pero aparentemente superpuesta (Guzy 2020, Perlut y Levesque 2020, Verón 2021, Stiles et al. 2022). Dado el comportamiento social de los halcones comunes en Sudamérica, su regreso a dormitorios previamente utilizados y el momento de las vocalizaciones en torno al anochecer, sugerimos buscar dormitorios en los árboles, particularmente en puntos utilizados por aves marcadas con GPS (por ejemplo, en el Cerrado), y contar los individuos cuando salen a buscar alimento.

Junto con los datos de Knight et al. (2021a), nuestro hallazgo de dos áreas no reproductoras estacionarias ampliamente separadas en Sudamérica contribuye a la creciente comprensión de la complejidad de la ecología de la migración aviar. Actualmente se han observado áreas no reproductivas ampliamente separadas, o movimientos de tipo nómada, en varias especies de aves migratorias, incluidas especies que se reproducen en Sudamérica y especies, como el Añapero Boreal, que se reproducen en Norteamérica (p. ej., Heckscher et al. 2011, Renfrew et al. 2013, Bravo et al. 2017, Albert et al. 2020). Sin embargo, el concepto de "las zonas de invernada sudamericanas" se sigue empleando ampliamente en los círculos de investigación, conservación y observación de aves, incluso para aves como el Añapero Boreal que no experimenta el invierno en ningún momento de su vida. Rechazar esta simplificación excesiva (y esta denominación errónea) es un primer paso importante hacia el desarrollo de iniciativas de conservación que abarquen plenamente los complejos movimientos y etapas fisiológicas de las aves migratorias a lo largo de su ciclo anual.

Renfrew et al. (2013) estudiaron otro migrante neotropical-neártico de larga distancia, *Dolichonyx oryzivorus*, que se alimenta de semillas e insectos, y hallaron una estrecha relación entre los desplazamientos dentro de Sudamérica y la productividad primaria neta (medida por NDVI). El Charlatán abandonó Venezuela a medida que disminuía la productividad primaria local, y se desplazaron hacia el sur, a Bolivia y Argentina, a medida que aumentaba allí la productividad primaria. Refiriéndose a los insectívoros aéreos que crían en Norteamérica, estos autores señalaron que, aunque varias especies, entre ellas el Añapero Boreal, "migran al sur del ecuador para aprovechar las oleadas de insectos", los movimientos de estas especies "no parecen incluir paradas largas ni un calendario que coincida con los valores máximos de NDVI". Nuestro estudio muestra que al menos una población de *Chordeiles minor* sí realiza paradas largas, con movimientos entre dos áreas estacionarias muy distantes en Sudamérica. Su cronología en Corrientes (diciembre a marzo) coincide aproximadamente con el reverdecer austral y un período de alta productividad primaria neta en los pastizales (Vassallo et al. 2013). Sin embargo, la productividad primaria neta también se mantiene alta en la sabana durante toda la estación lluviosa de primavera y verano, de noviembre a abril (Ferreira y Huete 2004), lo que sugiere que, a diferencia de los *Dolichonyx oryzivorus* que abandonan Venezuela, es probable que la disminución local de la productividad primaria neta no provoque la migración hacia el sur del Añapero Boreal desde su primera zona estacionaria no reproductora (en diciembre-enero). Quedan por estudiar las razones por las que algunos *Chordeiles minor* se desplazan 1800 km hacia el sur, a Argentina, durante dos o tres meses, mientras que otros permanecen en la sabana brasileña.

Reconocer la complejidad de los movimientos dentro de Sudamérica es clave para desarrollar las herramientas y la investigación necesarias para comprender, entre otras cuestiones, cuándo y dónde mudan las plumas las aves migratorias de larga distancia. Las descripciones de la muda y la identificación de subespecies procedentes de Norteamérica no se ajustaban en general a las aves que capturamos (a mitad de la temporada no reproductora y casi siempre a mitad de muda). Aunque el solapamiento muda-migración es inusual, presumiblemente debido a los costes energéticos (Newton 2009), confirmamos que al menos un Añapero Boreal estaba mudando P8 durante su migración de 1800 km desde el norte del Cerrado a Corrientes. Teniendo en cuenta que el 94% de las aves capturadas entre el 1 de diciembre y el 14 de enero (es decir, poco después de la llegada) estaban mudando al menos una pluma de vuelo, y que para el 70% se trataba de una pluma primaria, proponemos que el individuo marcado con GPS es representativo, y que muchos *Chordeiles minor* viajan desde el Cerrado a Corrientes mientras mudan las plumas de vuelo. Si la tasa de muda mientras están estacionarios en la RNRSM es una indicación, pueden comenzar a mudar las primarias mucho más al norte del Cerrado, tal vez en América Central. Sugerimos tentativamente que los *Chordeiles minor* emplean una estrategia de muda-migración continua (sensu Tonra y Reudink 2018). Advertimos que los estudios de isótopos estables de aves capturadas o recogidas en las zonas de cría (p. ej., como recomendaron recientemente Stiles et al. 2022) probablemente proporcionarán información limitada sobre las zonas de muda y de no cría a menos que los investigadores puedan tomar muestras de muchas plumas de cada individuo. Sugerimos que el análisis isotópico sería más útil si los investigadores de las zonas de cría aprovecharan los atropellos accidentales para recoger todas las plumas de vuelo (etiquetadas individualmente) y unas pocas plumas del cuerpo del mismo individuo.

Nuestro estudio arroja luz sobre algunas importantes amenazas potenciales para los *Chordeiles minor*, incluso para aquellos que pasan gran parte de su ciclo anual en áreas protegidas. Las aves que pasan de enero a marzo en la RNRSM pueden ocupar pastizales nativos protegidos en Argentina y pinares abiertos protegidos en Florida, pero siguen enfrentándose a una importante pérdida de hábitat y al uso de pesticidas en su primera zona estacionaria no reproductora en el Cerrado. Allí, la agricultura (industrial) a gran escala ha reemplazado el 46% de la vegetación nativa (pastizales y sabanas), con un 32% más previsto para 2050, lo que llevará a la extinción esperada de 480 especies de plantas endémicas (Strassburg et al. 2017). En el Área Protegida de Bananal/Isla Cantão (Tocantins, Brasil), una zona utilizada por uno de nuestros añaperos marcados durante al menos 12 semanas, la superficie plantada con soja aumentó recientemente en un 1700% en un período de ocho años, y el 84% de los agricultores admitieron utilizar pesticidas prohibidos (Moreira et al. 2019). La conversión a vegetación no nativa y el uso de plaguicidas que la acompaña también están muy extendidos en los pastizales de Argentina (Etchegoyen et al. 2017), y podrían ser un motor importante de la disminución de múltiples especies de aves migratorias (Jahn et al. 2017). Además, el cambio climático está aumentando la gravedad, la intensidad y el tamaño de los incendios forestales en todo el hábitat no reproductivo de los *Chordeiles minor* (Ellis et al. 2022, Saucedo et al. 2023). Aunque se sabe que los añaperos descansan y buscan alimento en zonas quemadas recientemente, no está claro cómo afectan estos incendios forestales y el denso humo a su suministro de alimentos y a su capacidad para buscar comida.

Hemos demostrado que el despliegue y redespliegue de un pequeño número de registradores GPS, como parte de un programa de monitoreo plurianual en Sudamérica, puede proporcionar datos críticos sobre los movimientos migratorios, los patrones de actividad diaria y el uso de hábitats no reproductivos (y eventualmente la selección de hábitats) de un

insectívoro aéreo migratorio de amplio rango. Animamos a las asociaciones y redes internacionales a donar registradores GPS (nuevos y usados) a otros proyectos de seguimiento plurianuales dirigidos por equipos latinoamericanos, como la creciente red de observatorios de aves brasileños (Figueira 2021). Es probable que estos esfuerzos tengan un gran impacto en nuestra comprensión del uso del hábitat y ayuden a llenar grandes lagunas en nuestra comprensión de la ecología de los migrantes neotropicales-neárticos a lo largo de su ciclo anual.

CONTRIBUCIONES DE LOS AUTORES

LGP, NF, OV y AB desarrollaron las preguntas y diseñaron el estudio en colaboración con KLC y ARN; NF y OV dirigieron la investigación de campo con el apoyo de LGP, AB, KLC y EDS; KLC, ARN, NF, EDS y OV obtuvieron la financiación, con la importante ayuda de Wendy Easton y Krista De Groot; NF, OV y KLC gestionaron los datos; KLC analizó los datos y escribió la mayor parte del artículo; todos los autores contribuyeron a la revisión de la literatura, la comprobación de los hechos, la revisión y la edición. Véase en el Apéndice 3 una declaración de reflexividad en la que se describe cómo se promovió la equidad durante este proyecto.

AGRADECIMIENTOS

Por su apoyo al proyecto, agradecemos a Lisandro Cardinale, Wendy Easton, Facundo Di Sallo, Carlos Ferreyra, Agustina Juncosa, Krista De Groot, Kathy Martin, Diego Monteleone, Mariela Pilar Morales, Helen Pargeter, Diego Pérez, Gabriel Ruiz Díaz y Agustina Tello. Agradecemos la financiación y el equipamiento a Neotropical Grassland Conservancy, Idea Wild, Environment & Climate Change Canada, Eastern Bird Banding Association, International Conservation Fund of Canada, Centro de Investigaciones del Bosque Atlántico (CeIBA), Maxwell Hanrahan Foundation y Wilson Ornithological Society. La Dirección de Parques y Reservas de la Provincia de Corrientes y la Entidad Binacional Yacyretá facilitaron permisos de investigación y alojamiento. La Fundación Temaikèn financió y facilitó la recolección de datos en la Reserva Urutaú, que se realizó con permiso del IMiBio y del Ministerio de Ecología y RNR de Misiones.

DISPONIBILIDAD DE LOS DATOS

Los datos de movimientos a larga distancia están disponibles al público en movebank.org.

LITERATURA CITADA

Åkesson, S., P. W. Atkinson, A. Bermejo, J. de la Puente, M. Ferri, C. M. Hewson, J. Holmgren, E. Kaiser, L. Kearsley, R. H. G. Klaassen, et al. 2020. Evolution of chain migration in an aerial insectivorous bird, the common swift (*Apus apus*). *Evolution* 74(10):2377-2391. <https://doi.org/10.1111/evo.14093>

Albert, S., J. D. Wolfe, J. Kellerman, T. Sherry, B. J. M. Stutchbury, N. J. Bayly, and A. Ruiz-Sánchez. 2020. Habitat ecology of Nearctic-Neotropical migratory landbirds on the

nonbreeding grounds. *Ornithological Applications* 122(4):duaa055. <https://doi.org/10.1093/condor/duaa055>

Aldridge, H. D. J. N., and R. M. Brigham. 1991. Factors influencing foraging time in two aerial insectivores: the bird *Chordeiles minor* and the bat *Eptesicus fuscus*. *Canadian Journal of Zoology* 69(1):62-69. <https://doi.org/10.1139/z91-010>

Azpiroz, A. B., J. P. Isacch, R. A. Días, A. S. Di Giacomo, C. S. Fontana, and C. Morales Palarea. 2012. Ecology and conservation of grassland birds in southeastern South America: a review. *Journal of Field Ornithology* 83(3):217-246. <https://doi.org/10.1111/j.1557-9263.2012.00372.x>

Bayly, N. J., L. Cárdenas Ortiz, M. Rubio, and C. Gómez. 2014. Migration of raptors, swallows and other diurnal migratory birds through the Darien of Colombia. *Ornitología Neotropical* 25:63-71.

Belton, W. 1978. Supplementary list of new birds for Rio Grande do Sul, Brazil. *Auk* 95(2):413-415. <https://www.jstor.org/stable/4085464>

Bodrati, A. 2005. Notas sobre la avifauna del Parque Nacional Chaco, el Parque Provincial Pampa del Indio y otros sectores de la provincia de Chaco, Argentina. *Nuestras Aves* 49:15-23.

Bodrati, A., N. Fariña, O. Villalba, L. Pagano, and K. L. Cockle. 2019. Notas sobre la biología reproductiva y el ciclo anual del Atajacaminos Ala Negra (*Eleothreptus anomalus*) en Argentina. *Ornitología Neotropical* 30:157-162. <https://doi.org/10.58843/ornneo.v30i0.493>

Bravo, S. P., V. R. Cueto, and C. A. Gorosito. 2017. Migratory timing, rate, routes and wintering areas of White-crested Elaenia (*Elaenia albiceps chilensis*), a key seed disperser for Patagonian forest regeneration. *PLoS ONE* 12(2):e0170188. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170188>

Brigham, R. M. 1990. Prey selection by Big Brown Bats (*Eptesicus fuscus*) and Common Nighthawks (*Chordeiles minor*). *American Midland Naturalist* 124(1):73-80. <https://doi.org/10.2307/2426080>

Brigham, R. M., J. Ng, R. G. Poulin, and S. D. Grindal. 2020. Common Nighthawk (*Chordeiles minor*), version 1.0. In A. F. Poole, editor. *Birds of the world*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.comnig.01>

Brodkorb, P. 1938. Further additions to the avifauna of Paraguay. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan* 394:1-5.

Burkart, R., N. O. Bárbaro, R. O. Sánchez, and D. A. Gómez. 1999. *Eco-Regiones de la Argentina*. Administración de Parques Nacionales - Programa de Desarrollo Institucional Ambiental. Presidencia de la Nación, Administración de Parques Nacionales. Buenos Aires, Argentina.

Cabrera, A. L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 14:1-42.

Costa, T. V. V., A. Bodrati, and K. L. Cockle. In press. Neotropical nightjars: what is known and what is still missing? In C. Camacho, editor. Nightjars: from mystery to model in ecology and evolution. Wildlife Research Monographs, Springer, Cham, Switzerland.

Coues, E. 1888. New forms of North American Chordiles. Auk 5:37.

Cuello, J. 1966. First specimens of *Buteo albicaudatus* and *Chordeiles minor* in Uruguay. Condor 68(3):301. <https://doi.org/10.2307/1365565>

Dornas, T., and R. T. Pinheiro. 2011. Ilha do Bananal e Planície do Cantão. Pages 111-115 in R. M. Valente, J. M. Cardoso da Silva, F. C. Straube, and J. L. X. do Nascimento, editors. Conservação de aves migratórias neárticas no Brasil. Conservação Internacional, Belém, Brazil.

Dexter, R. W. 1961. Further studies on nesting of the Common Nighthawk. Bird Banding 32(2):79-85. <https://doi.org/10.2307/4510861>

Ellis, T. M., D. M. J. S. Bowman, P. Jain, M. D. Flannigan, and G. J. Williamson. 2022. Global increase in wildfire risk due to climate-driven declines in fuel moisture. Global Change Biology 28:1544-1559. <https://doi.org/10.1111/gcb.16006>

Environment Canada. 2016. Recovery strategy for the Common Nighthawk (*Chordeiles minor*) in Canada. Species at Risk Act Recovery Strategy Series. Environment Canada, Ottawa, Ontario, Canada.

Etchegoyen, M. A., A. E. Ronco, P. Almada, M. Abelando, and D. J. Marino. 2017. Occurrence and fate of pesticides in the Argentine stretch of the Paraguay-Paraná basin. Environmental Monitoring and Assessment 189:63. <https://doi.org/10.1007/s10661-017-5773-1>

Ferreira, L. G., and A. R. Huete. 2004. Assessing the seasonal dynamics of the Brazilian Cerrado vegetation through the use of spectral vegetation indices. International Journal of Remote Sensing 25(10):1837-1860. <https://doi.org/10.1080/0143116031000101530>

Figueira, L. 2021. O que são observatórios de aves? Livro de Resumos, XXVII Congresso Brasileiro de Ornitologia, 1-5 August 2021.

Fraser, K. C., A. Shave, A. Savage, A. Ritchie, K. Bell, J. Siegrist, J. D. Ray, K. Applegate, and M. Pearman. 2017. Determining fine-scale migratory connectivity and habitat selection for a migratory songbird by using new GPS technology. Journal of Avian Biology 48(3):339-345. <https://doi.org/10.1111/jav.01091>

García-Pérez, B., and K. A. Hobson. 2014. A multi-isotope ($\delta^2\text{H}$, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) approach to establishing migratory connectivity of Barn Swallow (*Hirundo rustica*). Ecosphere 5(2):21. <https://dx.doi.org/10.1890/ES13-00116.1>

Guzy, M. J. 2020. Antillean Nighthawk (*Chordeiles gundlachii*), version 1.0. In A. F. Poole and F. B. Gill, editors. Birds of the world. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.antnig.01>

Hansen, H. O. 1998. Plan de manejo Reserva Natural Santa María. Fundación Facultad de Ciencias Exactas, Química y Naturales, Universidad Nacional de Misiones, Posadas, Misiones, Argentina.

Hartert, E., and S. Venturi. 1909. Notes sur les oiseaux de la Republique Argentine. Novitates Zoologicae 16:159-267. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.21963>

Heckscher, C. M., D. Mendez, K. A. Hobson, A. A. Aispuro, N. Kleponis, A. H. Kneidel, M. L. Mancuso, and K. Kardynal. 2021. Miniature GPS data loggers reveal habitat affiliations and movement of veeries (*Catharus fuscescens*) during their first non-transient period in South America. Ornitología Neotropical 32(1):1-9. <https://doi.org/10.58843/ornneo.v32i1.777>

Heckscher, C. M., S. M. Taylor, J. W. Fox, and V. Afanasyev. 2011. Veery (*Catharus fuscescens*) wintering locations, migratory connectivity, and a revision of its winter range using geolocator technology. Auk 128(3):531-542. <https://doi.org/10.1525/auk.2011.10280>

Imlay, T. L., K. A. Hobson, A. Roberto-Charron, and M. L. Leonard. 2018. Wintering areas, migratory connectivity and habitat fidelity of three declining Nearctic-Neotropical migrant swallows. Animal Migration 5(1):1-16. <https://doi.org/10.1515/ami-2018-0001>

Ingels, J., Y. Oniki, and E. O. Willis. 1999. Opportunistic adaptations to man-induced habitat changes by some South American Caprimulgidae. Revista Brasileira de Biologia 59(4):563-566. <https://doi.org/10.1590/S0034-71081999000400005>

Jahn, A. E., V. Bejarano, V. R. Cueto, A. S. Di Giacomo, and C. S. Fontana. 2017. Movement ecology research to advance conservation of South America's grassland migratory birds. Perspectives in Ecology and Conservation 15(3):209-215. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pecon.2017.07.003>

Johnson, E. I., and J. D. Wolfe. 2017. Molt in Neotropical birds: life history and aging criteria. Studies in Avian Biology 51. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA. <https://doi.org/10.4324/9781315119755>

Knight, E. C., R. M. Brigham, and E. Bayne. 2021b. Specialist or generalist? It depends. Context-dependent habitat relationships provide insight into forest disturbance effects for a boreal bird species. Forest Ecology and Management 502:119720. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119720>

Knight, E. C., R. M. Brigham, and E. R. Bayne. 2022. The big boom theory: the Common Nighthawk wing-boom display delineates exclusive nesting territories. Ornithology 139(1):ukab066. <https://doi.org/10.1093/ornithology/ukab066>

Knight, E. C., J. W. Ng, C. E. Mader, R. M. Brigham, and E. M. Bayne. 2018. "An inordinate fondness for beetles": first description of Common Nighthawk (*Chordeiles minor*) diet in the

boreal biome. *Wilson Journal of Ornithology* 130(2):525-531. <https://doi.org/10.1676/16-219.1>

Knight, E. C., A.-L. Harrison, A. L. Scarpignato, S. L. Van Wilgenburg, E. M. Bayne, J. W. Ng, E. Angell, R. Bowman, R. M. Brigham, B. Drolet, et al. 2021a. Comprehensive estimation of spatial and temporal migratory connectivity across the annual cycle to direct conservation efforts. *Ecography* 44(5):665-679. <https://doi.org/10.1111/ecog.05111>

Knight, E. C., A. C. Smith, R. M. Brigham, and E. M. Bayne. 2021c. Combination of targeted monitoring and Breeding Bird Survey data improves population trend estimation and species distribution modeling for the Common Nighthawk. *Ornithological Applications* 123(2):duab005. <https://doi.org/10.1093/ornithapp/duab005>

Kramer, G. R., D. E. Andersen, D. A. Buehler, P. B. Wood, S. M. Peterson, J. A. Lehman, K. R. Aldinger, L. P. Bulluck, S. Harding, J. A. Jones, et al. 2018. Population trends in *Vermivora* warblers are linked to strong migratory connectivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115(14):E3192-E3200. <https://doi.org/10.1073/pnas.1718985115>

Krauczuk, E., and A. S. Di Giacomo. 2005. Reserva Natural Rincón de Santa María. Pages 147-148 in A. S. Di Giacomo, editor. *Áreas importantes para la conservación de las aves en la Argentina. Sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata*, Buenos Aires, Argentina.

McGuire, L. P., J. G. Boyles, and R. M. Brigham. 2021. Lack of foraging site fidelity between years by Common Nighthawks (*Chordeiles minor*). *American Midland Naturalist* 185(1):139-144. <https://doi.org/10.1674/0003-0031-185.1.139>

Michel, N. L., A. C. Smith, R. G. Clark, C. A. Morrissey, and K. A. Hobson. 2016. Differences in spatial synchrony and interspecific concordance inform guild-level population trends for aerial insectivorous birds. *Ecography* 39:774-786. <https://doi.org/10.1111/ecog.01798>

Miller, A. H. 1925. The boom-flight of the Pacific Nighthawk. *Condor* 27(4):141-143. <https://doi.org/10.2307/1362990>

Montiel, M. del R., M. G. Gatti, J. L. Fontana, I. Zanone, and S. C. Zaninovich. 2016. Caracterización de las comunidades vegetales de la Reserva Natural Rincón de Santa María (Ituzaingó, Corrientes) y el impacto de la represa hidroeléctrica Yacyretá sobre ellas. *Extensionismo, Innovación y Transferencia Tecnológica - Claves para el Desarrollo* 3:243-250. <https://doi.org/10.30972/eitt.302767>

Moreira, D. C., E. Collicchio, and F. B. Gamba. 2019. Panorama do cultivo e produtividades da soja na APA Ilha do Bananal/Cantão Tocantins: Safras 2008/2009 a 2015/2016. *Journal of Bioenergy and Food Science* 6(4):119-131. <https://doi.org/10.18067/jbfs.v6i4.262>

Navas, J. R., and N. A. Bó. 1988. Aves nuevas o poco conocidas de Misiones, Argentina. II. *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 12:1-9.

Nebel, S., A. Mills, J. D. McCracken, and P. D. Taylor. 2010. Declines of aerial insectivores in North America follow a geographic gradient. *Avian Conservation and Ecology* 5(2):1. <https://doi.org/10.5751/ACE-00391-050201>

Newton, I. 2009. Moults and plumage. *Ringed and Migration* 24(3):220-226. <https://doi.org/10.1080/03078698.2009.9674395>

Ng, J. W., E. C. Knight, A. L. Scarpignato, A.-L. Harrison, E. M. Bayne, and P. P. Marra. 2018. First full annual cycle tracking of a declining aerial insectivorous bird, the Common Nighthawk (*Chordeiles minor*), identifies migration routes, nonbreeding habitat, and breeding site fidelity. *Canadian Journal of Zoology* 96(8):869-875. <https://doi.org/10.1139/cjz-2017-0098>

Oberholser, H. C. 1914. A monograph of the genus *Chordeiles* Swainson, type of a new family of goat-suckers. *Bulletin of the United States National Museum* 86. Smithsonian Institution, Washington, D.C., USA. <https://doi.org/10.5479/si.03629236.86.i>

Olrog, C. C. 1979. Nueva lista de la avifauna argentina. *Opera Lilloana* 27:1-324.

Perlut, N., and A. Levesque. 2020. Light-level geolocation reveals the migration route and non-breeding location of an Antillean Nighthawk (*Chordeiles gundlachii*). *Journal of Caribbean Ornithology* 33:49-53. <https://doi.org/10.55431/jco.2020.33.49-53>

Pyle, P. 1997. Identification guide to North American birds. Part I. Slate Creek Press, Point Reyes Station, California, USA.

Renfrew, R. B., S. J. K. Frey, and J. Klavins. 2011. Phenology and sequence of the complete prealternate molt of Bobolinks in South America. *Journal of Field Ornithology* 82(1):101-113. <https://doi.org/10.1111/j.1557-9263.2010.00312.x>

Renfrew, R. B., D. Kim, N. Perlut, J. Smith, J. Fox, and P. Marra. 2013. Phenological matching across hemispheres in a long-distance migratory bird. *Diversity and Distributions* 19(8):1008-1019. 12080 <https://doi.org/10.1111/ddi.12080>

Rust, H. J. 1947. Migration and nesting of nighthawks in northern Idaho. *Condor* 49(5):177-188. <https://doi.org/10.2307/1364338>

Salvador, S. A., and A. Bodrati. 2017. Biología reproductiva y otros aspectos de la historia natural del Ñacunda (*Chordeiles nacunda nacunda*) en Argentina. *Historia Natural* 7:39-54.

Saucedo, G. I., R. Perucca, and D. Kurtz. 2023. Las causas de los incendios de principio del año 2002 en la provincia de Corrientes. *Ecología Austral* 33(1):273-284. <https://doi.org/10.25260/EA.23.33.1.0.2020>

Selander, R. K. 1954. A systematic review of the booming Nighthawks of western North America. *Condor* 56(2):57-82. <https://doi.org/10.2307/1364662>

Somenzari, M., P. P. do Amaral, V. R. Cueto, A. C. Guaraldo, A. E. Jahn, D. Mendes Lima, P. Cerqueira Lima, C. Lugarini, C. G. Machado, J. Martinez, J. L. X. do Nascimento, et al.

2018. An overview of migratory birds in Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 58:e20185803. <http://doi.org/10.11606/1807-0205/2018.58.03>
- Spiller, K. J., and R. Dettmers. 2019. Evidence for multiple drivers of aerial insectivore declines in North America. *Condor* 121(2):duz010. <https://doi.org/10.1093/condor/duz010>
- Steullet, A. B., and E. A. Deautier. 1935-1946. Catálogo sistemático de las aves de la República Argentina. *Obra del Cincuentenario del Museo de La Plata* 1:1-1006.
- Stiles, F. G., O. Acevedo-Charry, and A. M. Cuervo. 2022. The first Colombian records of the Antillean Nighthawk (*Chordeiles gundlachii*), with notes on migrant *Chordeiles* in South America. *Ornitología Colombiana* 22:16-24. <https://doi.org/10.59517/oc.e541>
- Stotz, D. F., R. O. Bierregaard, M. Cohn-Haft, P. Petermann, J. Smith, A. Whittaker, and S. V. Wilson. 1992. The status of North American migrants in Central Amazonian Brazil. *Condor* 94(3):608-621. <https://doi.org/10.2307/1369246>
- Strassburg, B. B. N., T. Brooks, R. Feltran-Barbieri, A. Iribarrem, R. Crouzeilles, R. Loyola, A. E. Latawiec, F. J. B. Oliveira Filho, C. A. de M. Scaramuzza, F. R. Scarano, B. Soares-Filho, and A. Balmford. 2017. Moment of truth for the Cerrado hotspot. *Nature Ecology and Evolution* 1:0099. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0099>
- Taylor, P. 2009. Late-summer feeding and migration behaviour and numerical trends of Common Nighthawks, *Chordeiles minor*, near Pinawa, Manitoba, 1976-2009. *Canadian Field-Naturalist* 123(4):338-345. <https://doi.org/10.22621/cfn.v123i4.1003>
- Tonra, C. M., and M. W. Reudink. 2018. Expanding the traditional definition of molt-migration. *Auk* 135(4):1123-1132. <https://doi.org/10.1642/AUK-17-187.1>
- Vassallo M. M., H. D. Dieguez, M. F. Garbulsky, E. G. Jobbágy, and J. M. Paruelo. 2013. Grassland afforestation impact on primary productivity: a remote sensing approach. *Applied Vegetation Science* 16:390-403. <https://doi.org/10.1111/avsc.12016>
- Verón, S. M. 2021. Primer registro del Querequeté (*Chordeiles gundlachii*) para Argentina. *El Hornero* 36(2):127-130. <https://doi.org/10.56178/eh.v36i2.376>
- Zotta, A. R. 1937. Lista sistemática de las aves argentinas. *El Hornero* 6(3):531-554.

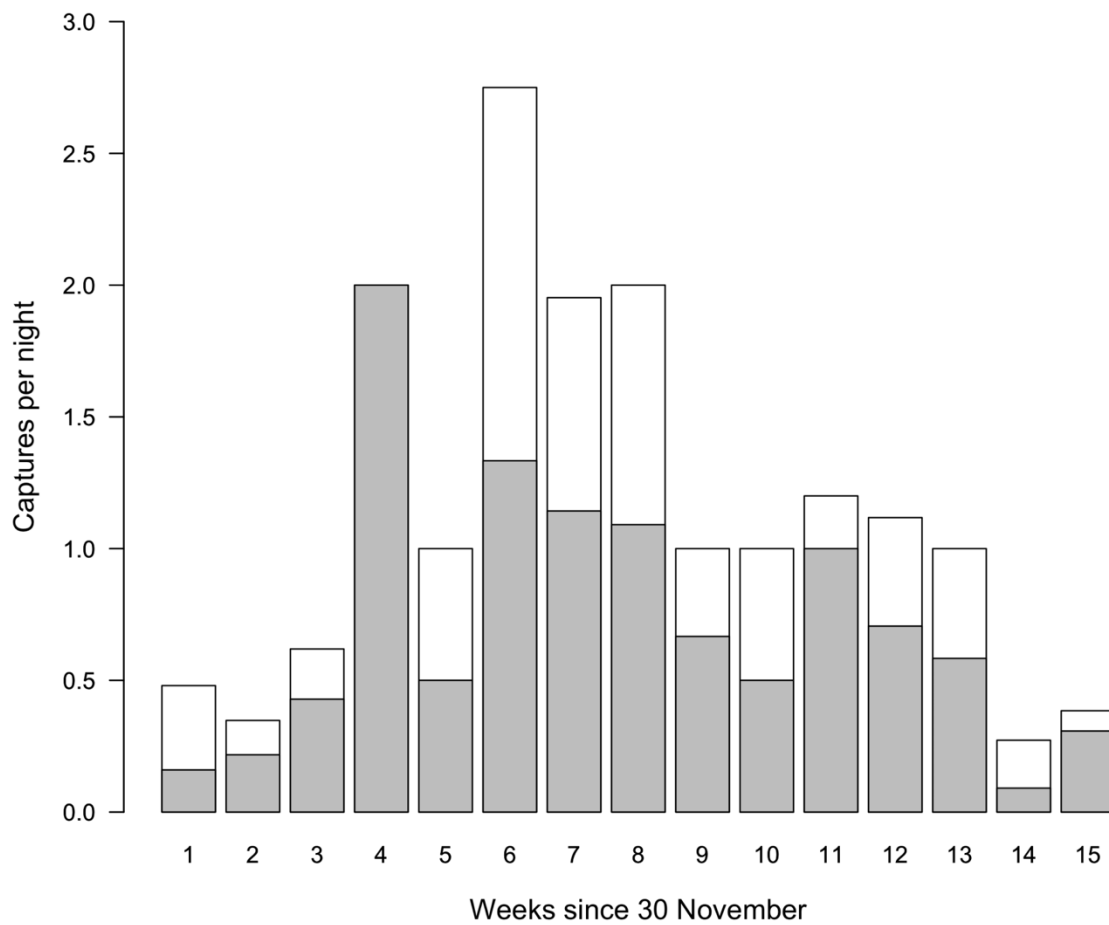


Fig. 1. Número total de capturas de hembras (gris) y machos (blanco) de Añapero Boreal por noche de muestreo, por semana (30 de noviembre al 15 de marzo), en la Reserva Natural Rincón de Santa María, Corrientes, 2017-2022.

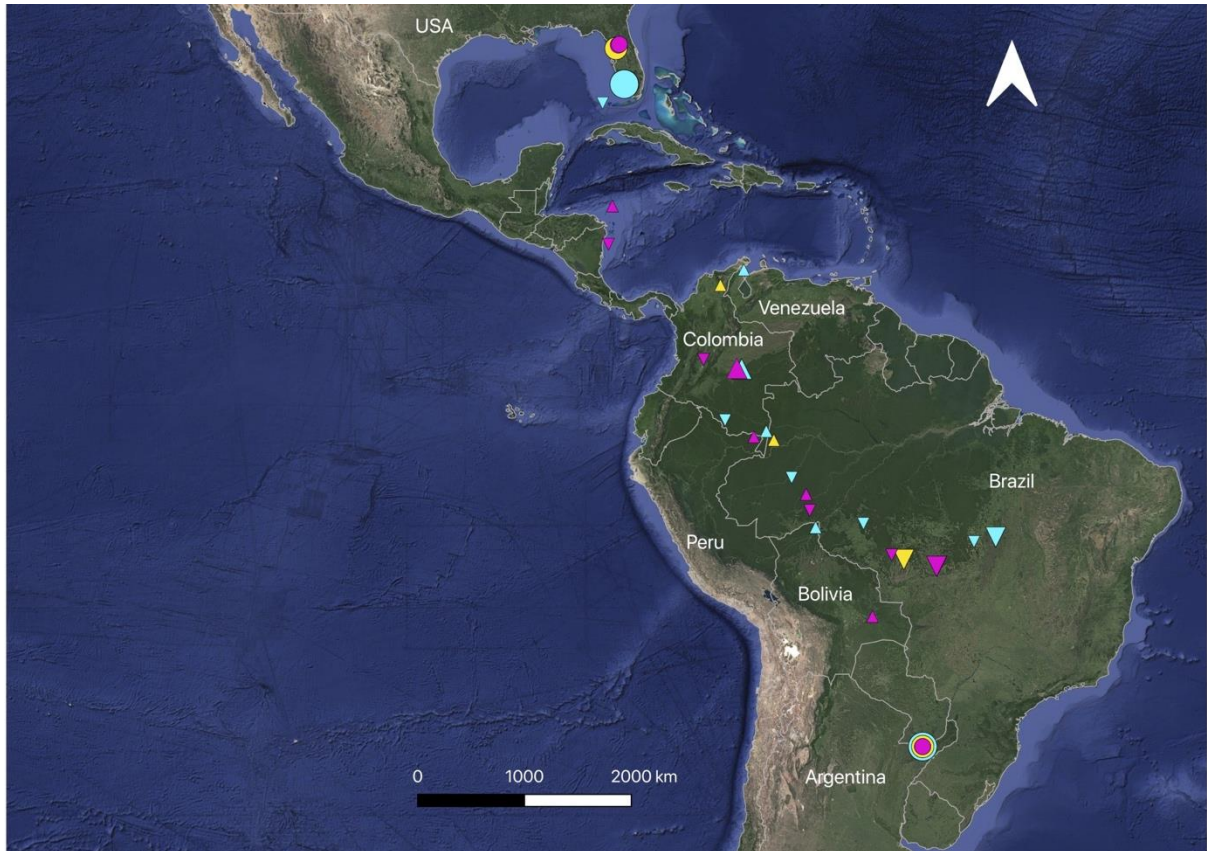


Fig. 2. Localizaciones de tres hembras adultas de Añapero Boreal a lo largo del ciclo anual, a partir de registradores GPS Pinpoint-10 fijados a aves en la Reserva Natural Rincón de Santa María, Corrientes, Argentina (círculos concéntricos del sur) en enero de 2019 (Banda RSM140; amarillo; Banda RSM198: turquesa) y enero de 2020 (Banda RSM152: rosa). Los círculos más septentrionales indican zonas de cría en Florida, EE.UU. (localizaciones GPS a lo largo de mayo-agosto). Los triángulos que apuntan hacia arriba indican puntos GPS en la migración hacia el norte, hacia las zonas de cría (de finales de marzo a finales de abril); los triángulos que apuntan hacia abajo indican puntos GPS en la migración hacia el sur, hacia la RNRSM (de septiembre a enero). Los triángulos pequeños indican puntos únicos (aves en tránsito); los triángulos grandes indican múltiples puntos GPS durante un periodo de 2 a 12 semanas.

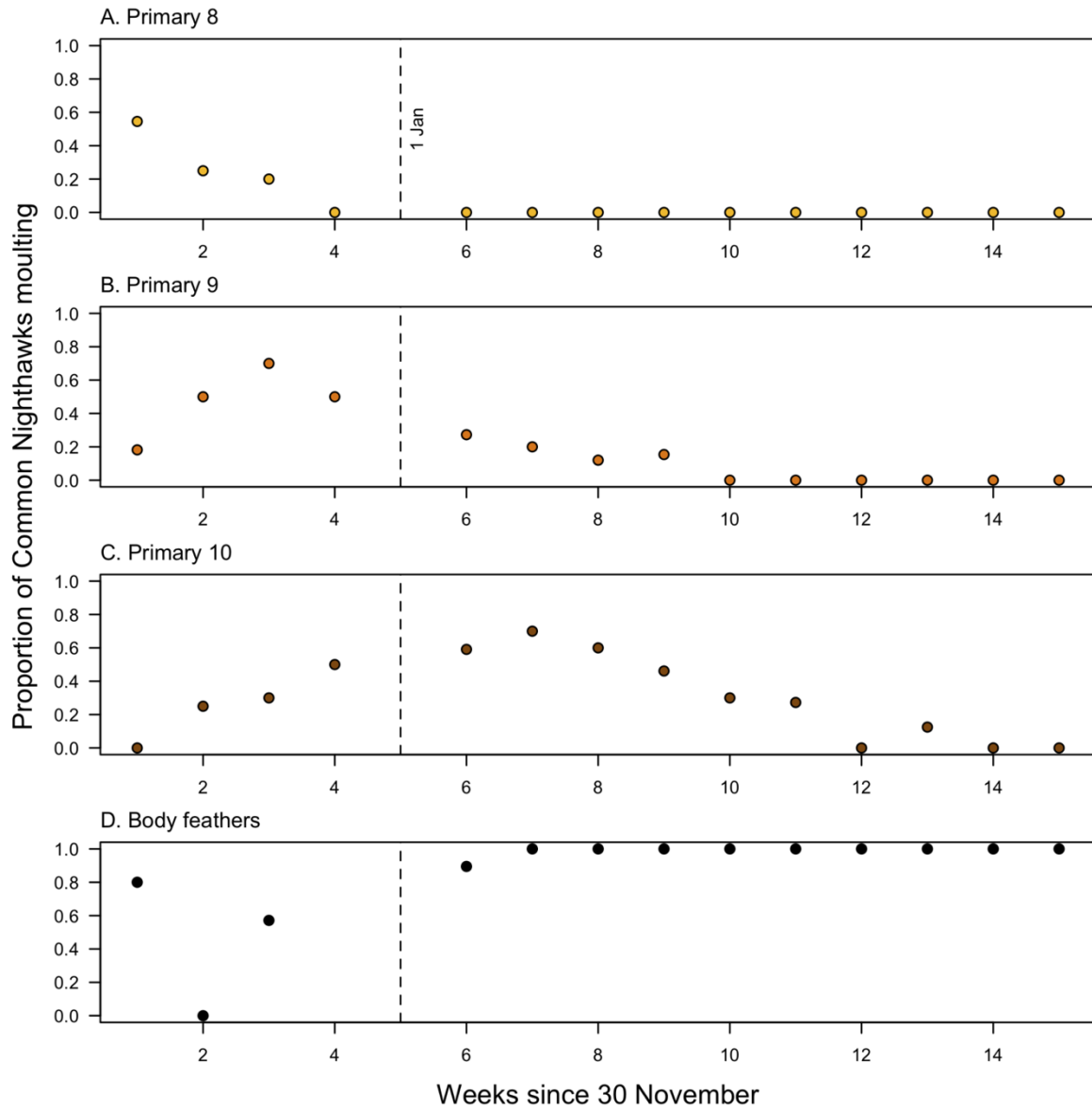


Fig. 3. Proporción de *Chordeiles minor* mudando (A) plumas primarias 8, (B) plumas primarias 9, (C) plumas primarias 10, y (D) plumas corporales, a lo largo de las 15 semanas comprendidas entre el 30 de noviembre y el 15 de marzo, en base a 223 capturas en la Reserva Natural Rincón de Santa María, Corrientes, Argentina.

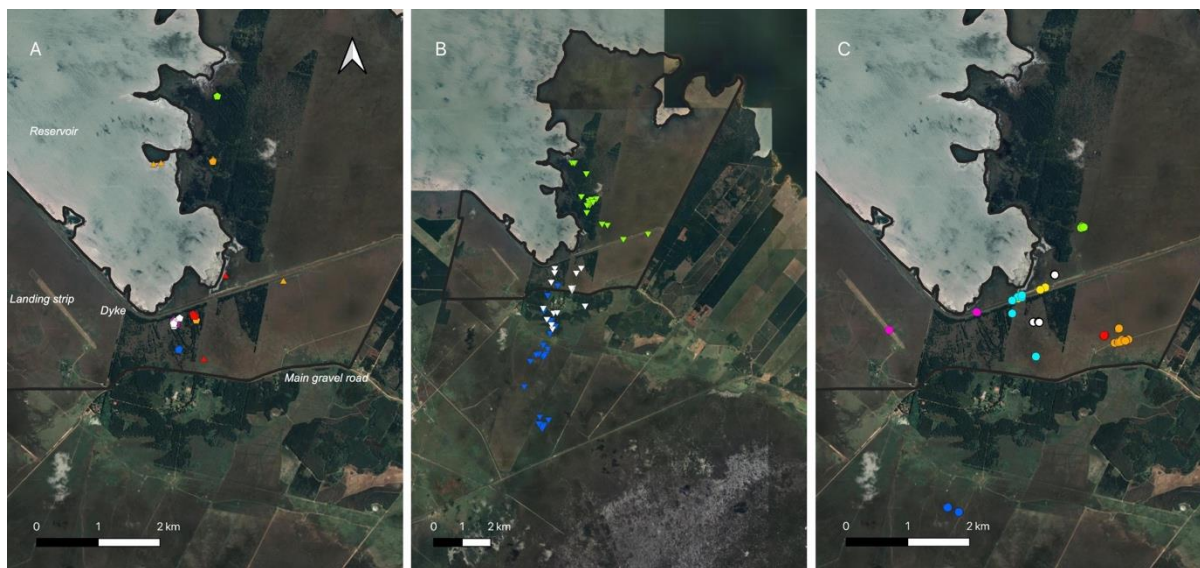


Fig. 4. Localizaciones (puntos coloreados) de 8 hembras adultas de Añapero Boreal rastreadas utilizando GPS loggers Pinpoint-10 en la Reserva Natural Rincón de Santa María, Corrientes, Argentina (reserva delineada en negro). Las aves individuales se identifican por el color. Los símbolos amarillos (RSM140; 18 de enero - 19 de marzo de 2019), turquesa (RSM198; 18 de enero - 15 de marzo de 2019) y rosa (RSM152; 25 de enero - 15 de marzo de 2020) corresponden a los individuos rastreados hasta Florida y mostrados en la Figura 2. Los símbolos blancos (RSM429; 19-21 de enero de 2021), verde (RSM401; 18-21 de diciembre de 2021), rojo (RSM424; 24-29 de enero de 2022), naranja (RSM1152; 24-30 de enero de 2022) y azul (RSM1151; 8-10 de febrero de 2022) indican aves que solo fueron rastreadas localmente. Las zonas marrones y verde claro son pastizales y las verde oscuro son pinos o eucaliptos exóticos maduros, ya sean plantaciones o invasiones. (A) Posaderos diurnos (pentágonos; seis individuos) y registros en los 45 minutos anteriores al amanecer (triángulos apuntando hacia arriba; dos individuos). (B) Registros en los 45 minutos posteriores a la puesta de sol (triángulos apuntando hacia abajo; tres individuos). (C) Registros durante toda la noche (círculos; ocho individuos; muchos puntos ocultos).

Tabla A2.1. Número de *Chordeiles minor* marcados en la Reserva Natural Rincón de Santa María (Corrientes, Argentina) cada año, y el número de estos individuos que fueron recapturados en cada año siguiente.

Año	Número marcado	Número de recapturas				
		2018	2019	2020	2021	2022
2017	14	5	5	4	2	1
2018	13		7	6	4	2
2019	14			3	4	1
2020	15				4	3
2021	32					6
2022	7					

Tabla A2.2. Observaciones de campo de *Chordeiles minor* en dormideros diurnos en el noreste de Argentina y Paraguay.

Localidad	Fecha	Especies arbóreas	Entorno	N individuos	Observadores
Itatí, Itatí, Corrientes, Argentina	10 de enero de 2017	<i>Tipuana tipu</i> , <i>Peltophorum dubium</i>	Área recreativa urbana junto al río Paraná	Al menos 3	AB, LGP
Tagatiyami, Concepción, Paraguay	13 de noviembre de 1999	Desconocido (nativo)	Bosque de sabana abierto	Al menos 10	AB, Alberto Madroño
Laguna Corá, 1 de mayo, Chaco, Argentina	10 de diciembre de 1999	<i>Chloroleucon tenuiflorum</i> y <i>Prosopis</i> spp.	Galería borde de bosque (Arroyo Tragadero)	Al menos 3	AB
Isla del Cerrito, Bermejo, Chaco	13 de diciembre de 1999	<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	Parque público en la ciudad, cerca del río Paraguay	Al menos 2	AB
Parque Nacional Chaco, Sargento Cabral, Chaco, Argentina	18-22 de enero de 1998	<i>Melia azedarach</i>	Zona de acampada abierta	Al menos 1	AB
Ituzaingó, Corrientes, Argentina	13 feb 2015	<i>Jacaranda mimosifolia</i>	Zona residencial	Al menos 1	L. Cardinale
RNRSM	5-8 mar 2021	<i>Pinus</i> spp.	Invasión de pinos, maduros	Al menos 8	NF, OV
Reserva Natural Prov. Iberá-Reserva Yermalito, Corrientes, Argentina	20 y 26 de enero de 2020; 1 de marzo de 2020	<i>Phytolacca dioica</i> , <i>Handroanthus heptaphyllus</i> , <i>Pterogyne nitens</i>		4-7	H. Pargeter

Tabla A2.3. Grabaciones de *Chordeiles minor* en Sudamérica, en colecciones de sonidos en xeno-canto.org, macaulaylibrary.org, y wikiaves.com.br (revisado el 5 de febrero de 2023). Los registros están ordenados por época del año, desde el comienzo (septiembre) hasta el final (abril) de la temporada no reproductiva en Sudamérica.

Ubicación	Fecha	Hora local	Tipo de sonido	Cita
Cáqueza, Cundinamarca, Colombia	12 Sep 2020	19:11 (1 h 15 min después de la puesta de sol)	del ala	Villafañe 2022, ML485705401
Foz do Iguaçú, Paraná, Brasil ¹	19 de octubre de 2020	18:40 (7 minutos antes de la puesta de sol)	llamado	Farias 2022, WA5094489
Goiânia, Goiás, Brasil ²	27 oct 2021	18:12 (8 min antes de la puesta de sol)	llamado	Araujo de Oliveira, XC683145/WA4568681
Campo Formoso, Cercadinho, Bahía, Brasil	1 de noviembre de 2020		llamado	Santos 2020, ML291497161
Mateiros, Galhão, Tocantins, Brasil	3 de noviembre de 2022		cacareando	Lopes Nascimento 2022, ML506463721
Arroyo Algodón, General San Martín, Córdoba, Argentina ³	3 de noviembre de 1983	19:30 (10 minutos antes de la puesta de sol)	llamado	Fraga 1983, XC465123
Foz do Iguaçú, Paraná, Brasil ⁴	23 de enero de 2023	5:40 (16 min antes del amanecer)	llamado	Farias 2023, WA5237841
Praia do Laranjal, Pelotas, Rio Grande do Sul, Brasil	31 de enero de 2016	20:33 (2 min después de la puesta de sol) ⁵	llamado	Jacobs 2016, XC308563

Río Cuarto, Córdoba, Argentina	8 feb 2019		llamado	Avalos 2019, ML140215841
Reserva Biológica das Perobas, Tuneiras do Oeste, Paraná, Brasil	9 de febrero de 2020	5:15 (1 h antes del amanecer)	llamado	Silva 2020, ML208496301/WA3680492
Goiânia, Goiás, Brasil	12 feb 2018	crepúsculo ⁶	llamado	D'Acosta 2018, XC405407
RNRSM, Ituzaingó, Corrientes, Argentina	10 mar 2021	19:19 (11 min después de la puesta de sol)	llamada, wing boom	Fariña 2021, XC728651; este estudio
Rio Aiuanã, Amazonas, Brasil	12 Abr 2012	18:34 (5 min antes de la puesta de sol)	llamada, wing boom	Cohn-Haft 2012, XC98994

¹Ave en bandada de 8 individuos, volando a media altura e interactuando con otras.

²Fotografiado, posado en una rama horizontal.

³Nighthawks volando sobre una zona pantanosa.

⁴Adulto en vuelo

⁵La hora dada como 08:33 en Wikiaves y Xeno-canto, pero la hora correcta es 20:33 (F. Jacobs in litt., 5 de febrero de 2023).

⁶Individuo posado en una rama horizontal, preparándose para el vuelo nocturno. Decenas de individuos volando en el cielo casi oscuro alimentándose de insectos crepusculares.



Figura A2.1. Localizaciones de tres hembras adultas de *Chordeiles minor* en zonas de cría en Florida, Estados Unidos, para los individuos A) RSM140, por la noche del 18 de mayo, 7, 17 y 27 de junio de 2019 (puntos del norte) y 7, 17, 27 de julio y 6, 16 y 26 de agosto (puntos del sur, 1 oculto) en bosque abierto de pinos en Citrus Wildlife Management Area; B) RSM198, por la noche de los días 29 de abril, 3, 7, 11, 15 y 22 de mayo, 5, 19 de junio, 3, 17 y 31 de julio, y 14 y 28 de agosto de 2019 (1 punto oculto), en la ciudad de Nápoles; y C) RSM152, por la noche (rosa oscuro) los días 9 y 19 de mayo, 18 de junio y 17 de agosto de 2020, y durante el día (rosa claro) los días 14 de mayo, 3 de junio, 3 de julio, 2 de agosto y 1 de septiembre (2 puntos ocultos) en Marjorie Harris Carr Cross Florida Parkway, cerca de la autopista I-75.

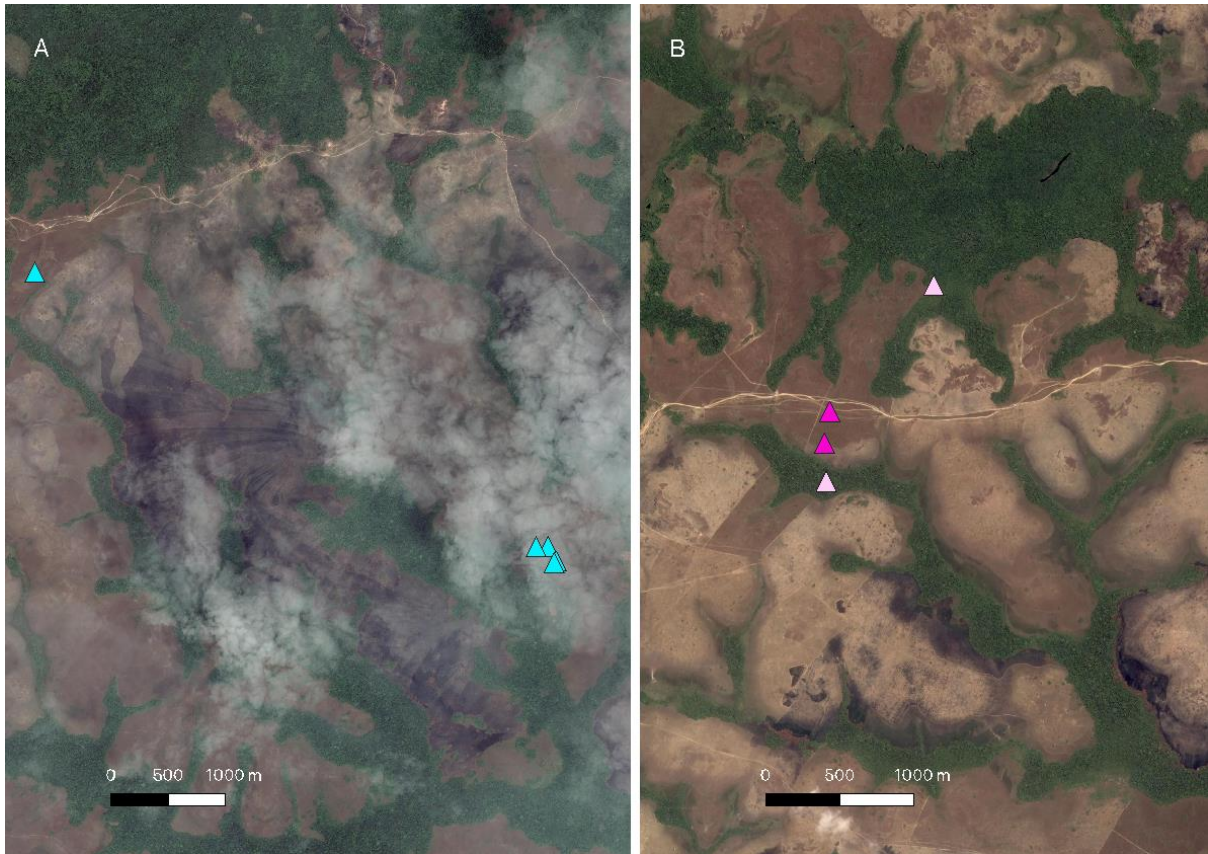


Figura A2.2. Ubicaciones de dos hembras adultas de *Chordeiles minor* en sitios de parada hacia el norte, a 43 km el uno del otro, en la región del Orinoco de Colombia, superpuestas en imágenes de Google Earth. Triángulos indican fijaciones tomadas para A) RSM198 en la noche los días 1, 5, 9, 13, 17 y 21 de abril de 2019 (1 punto oculto) y B) RSM152 en la noche (rosa oscuro) los días 9 y 19 de abril de 2020 y durante el día (dormideros, rosa claro) los días 4 y 14 de abril de 2020. El verde oscuro es bosque de galería y el marrón claro parece ser pastizal, probablemente utilizado para la ganadería.

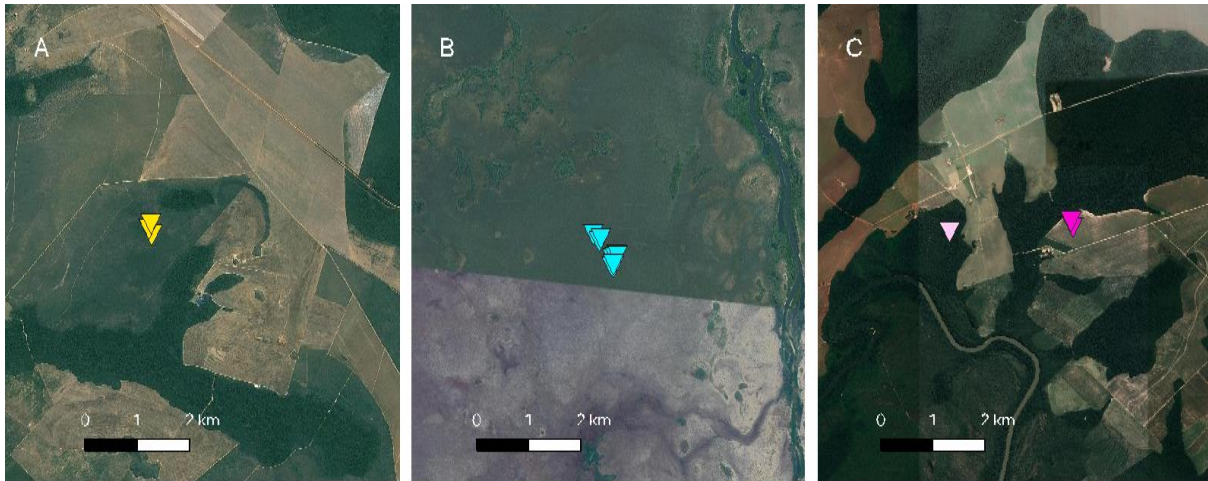


Figura A2.3. Localizaciones de tres hembras adultas de *C. minor* en las primeras zonas no reproductivas en la región del Cerrado de Brasil, para los individuos: A) RSM140, de noche los días 14 y 24 de noviembre y 4 y 14 de diciembre de 2019 (1 punto oculto) en el municipio de Brasnorte, Mato Grosso, aparentemente en o sobre vegetación nativa de matorral entre bosque de galería del Río Papagaio (verde oscuro) y tierras cultivadas (beige); B) RSM198, de noche los días 16, 23 y 30 de octubre; 6, 13, 20 y 27 de noviembre; 4, 11, 18, y 25 de diciembre de 2019, y 1 y 8 de enero de 2020 (5 ocultas), en Isla do Bananal, Tocantins, aparentemente en o sobre matorral abierto; y C) RSM152 tomada de noche (rosa oscuro) el 8 y 18 de octubre de 2020 en o sobre tierras cultivadas (beige), y de día (rosa claro, dormidero; 1 oculta) el 12 y 22 de octubre de 2020, en bosque de galería del Río Teles Pires, en el municipio de Sorriso, Mato Grosso. Característica lineal más oscura a la derecha de la imagen en (B) es el Río Riozinho.

Declaración de reflexividad

La siguiente afirmación se basa en el marco recomendado por Ruelas Inzunza et al. (2023)** para las revistas de ornitología de ámbito global.

Autoría e inclusión

1. *¿Participaron investigadores locales/del país o miembros de la comunidad en el diseño del estudio?*

Sí. Las preguntas y el diseño del estudio fueron desarrollados por [Autor 5] (un técnico argentino del Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina); [Autor 3] y [Autor 2] (guardaparques de San Pedro, Misiones, Argentina, que trabajan en la Reserva Natural Rincón de Santa María); en consulta con [Autor 4] (un naturalista argentino) y [Autor 1] (un científico canadiense que trabaja en el Instituto de Biología Subtropical, Misiones, Argentina). [Autor 6] y [Autor 7], afiliados en el Norte Global, fueron invitados como colaboradores a mitad del proyecto.

2. *¿Cómo se compartirán los productos de la investigación para responder a las necesidades locales?*

En el Apéndice 3 figura una versión traducida del manuscrito. Informamos sobre los resultados del proyecto a los supervisores de la Provincia de Corrientes y de la Entidad Binacional Yacyretá. Los guardaparques del equipo utilizan los resultados del estudio para mejorar la restauración de pastizales y bosques de galería dentro del área de estudio. Elaboraremos un comunicado de prensa para los medios locales de Corrientes y Misiones.

3. *¿Se incluye como autores a investigadores de la región (en particular, mujeres, minorías de género e investigadores que inician su carrera)?*

KLC (co-primer autor) es un canadiense afiliado como Investigador Científico en la región de estudio (noreste de Argentina). OV y NF (co-primer autor) han pasado toda su vida en la región de estudio y trabajan como guardaparques en el área de estudio desde 2009. AB (4º autor) es un naturalista argentino que vive en la región de estudio desde 2003. LGP es un argentino de fuera de la región de estudio, empleado como técnico en una importante universidad de Argentina. OV y NF prefirieron que sus nombres aparecieran en segundo y tercer lugar, para evitar dar a entender que habían realizado los análisis o redactado el primer borrador del artículo.

Cita ética

4. *¿Buscaron los autores publicaciones pertinentes en revistas regionales, incluidas las redactadas en idiomas distintos del inglés?*

Sí, revisamos la bibliografía en *Nuestras Aves* y *El Hornero*, y realizamos búsquedas en Google Scholar utilizando términos en español y portugués. Dimos prioridad a citar trabajos dirigidos por equipos de América Latina, cuando procedía.

Formación

5. ¿Cómo ha desarrollado el proyecto la capacidad de los investigadores de países de renta alta para trabajar en colaboración y de forma equitativa con colegas de la región de estudio?

Todos los autores afiliados en países de renta alta, Canadá (KLC y ARN) y Estados Unidos de América (EDS), entablaron conversaciones con los autores basados en Argentina (KLC, OV, NF, AB, LGP) para comprender las necesidades de conservación de la zona. Los investigadores de la zona y del país de estudio iniciaron el proyecto, asesoraron sobre el uso más eficaz de la financiación y los recursos, y ayudaron a formar a los miembros del equipo de fuera del país en la ecología y la sociología de la región. Los investigadores afiliados en la región dirigieron la administración del proyecto y el trabajo de campo, impartieron formación sobre la ecología de los Atajacaminos en Argentina y establecieron relaciones a largo plazo con los de países de renta alta. Investigadores afiliados en EE.UU. y Canadá colaboraron en el trabajo de campo, el apoyo financiero y el desarrollo del proyecto, lo que aumentó enormemente su capacidad para comunicarse en español y su capacidad para desarrollar conjuntamente trabajos sobre la ecología no reproductiva de especies migratorias de larga distancia que se reproducen en el hemisferio norte.

6. ¿Cómo ha influido el proyecto en los medios y la capacidad de los investigadores de la región para poner en práctica su programa de investigación?

Este proyecto ayudó a consolidar un equipo de naturalistas, guardaparques y científicos, con competencias diversas y complementarias, para trabajar juntos en problemas de interés mutuo, identificados inicialmente por los guardaparques y naturalistas de la región. Los naturalistas y los guardas de los parques obtuvieron acceso a las herramientas deseadas (especialmente etiquetas GPS), financiación y poder de gestión, lo que les ayudó significativamente a seguir ejecutando y desarrollando el proyecto. Las formaciones informales se originaron a partir de las diversas capacidades del grupo de trabajo dentro y fuera de Argentina, y mejoraron el desarrollo de las preguntas de investigación y las capacidades para llevar a cabo el trabajo de campo. Trabajar de esta manera, con este equipo, abre posibilidades para desarrollar proyectos más sólidos y duraderos.

**Ruelas Inzunza E., KL Cockle, MG Núñez Montellano, CS Fontana, C Cuatianquiz Lima, MA Echeverry-Galvis, RA Fernández-Gómez, F A Montañó-Centellas, E Bonaccorso, S A Lambertucci, C Cornelius, C Bosque, L Bugoni, A Salinas-Melgoza, K Renton, J F Freile, F Angulo, L Mugica Valdés, E Velarde, S Cuadros, CI Miño (2023). How to include and recognize the work of ornithologists based in the Neotropics: Fourteen actions for *Ornithological Applications*, *Ornithology*, and other global-scope journals, *Ornithological Applications* duac047. <https://doi.org/10.1093/ornithapp/duac047>

Appendix 2. Supplementary tables and figures for "Non-breeding ecology of a Neotropical-Nearctic migrant, the Common Nighthawk (*Chordeiles minor*): Habitat, activity patterns, molt and migration"

Table A2.1. Number of Common Nighthawks marked at Reserva Natural Rincón de Santa María (Corrientes, Argentina) each year, and the number of these individuals that were recaptured in each following year.

Year	Number marked	Number recaptured				
		2018	2019	2020	2021	2022
2017	14	5	5	4	2	1
2018	13		7	6	4	2
2019	14			3	4	1
2020	15				4	3
2021	32					6
2022	7					

Table A2.2. Field observations of Common Nighthawk at daytime roosts in northeastern Argentina and Paraguay.

Locality	Date	Tree species	Environs	N individuals	Observers
Itatí, Itatí, Corrientes, Argentina	10 Jan 2017	<i>Tipuana tipu</i> , <i>Peltophorum dubium</i>	Urban recreational area along Paraná River	At least 3	AB, LGP
Tagatiyami, Concepción, Paraguay	13 Nov 1999	Unknown (native)	Open Cerrado forest	At least 10	AB, Alberto Madroño
Laguna Corá, 1 de mayo, Chaco, Argentina	10 Dec 1999	<i>Chloroleucon tenuiflorum</i> and <i>Prosopis</i> spp.	Gallery forest edge (Arroyo Tragadero)	At least 3	AB
Isla del Cerrito, Bermejo, Chaco	13 Dec 1999	<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	Public park in town, near Paraguay River	At least 2	AB
Chaco National Park, Sargento Cabral, Chaco, Argentina	18–22 Jan 1998	<i>Melia azedarach</i>	Open camping area	At least 1	AB
Ituzaingó, Corrientes, Argentina	13 Feb 2015	<i>Jacaranda mimosifolia</i>	Residential area	At least 1	L. Cardinale
RNRSM	5–8 Mar 2021	<i>Pinus</i> spp.	Mature pine invasion	At least 8	NF, OV
Reserva Natural Prov. Iberá–Reserva Yerbalito, Corrientes, Argentina	20 & 26 Jan 2020; 1 Mar 2020	<i>Phytolacca dioica</i> , <i>Handroanthus heptaphyllus</i> , <i>Pterogyne nitens</i>		4–7	H. Pargeter

Table A2.3. Recordings of Common Nighthawk in South America, in sound collections at xeno-canto.org, macaulaylibrary.org, and wikiaves.com.br (reviewed 5 February 2023). Records are arranged by time of year, from the beginning (September) to the end (April) of the non-breeding season in South America.

Location	Date	Local Time	Type of sound	Citation
Cáqueza, Cundinamarca, Colombia	12 Sep 2020	19:11 (1 h 15 min after sunset)	wing boom	Villafañe 2022, ML485705401
Foz do Iguaçu, Paraná, Brasil ¹	19 Oct 2020	18:40 (7 min before sunset)	call	Farias 2022, WA5094489
Goiânia, Goiás, Brazil ²	27 Oct 2021	18:12 (8 min before sunset)	call	Araujo de Oliveira, XC683145/WA4568681
Campo Formoso, Cercadinho, Bahia, Brazil	1 Nov 2020		call	Santos 2020, ML291497161
Mateiros, Galhão, Tocantins, Brazil	3 Nov 2022		clucking	Lopes Nascimento 2022, ML506463721
Arroyo Algodón, General San Martin, Córdoba, Argentina ³	3 Nov 1983	19:30 (10 min before sunset)	call	Fraga 1983, XC465123
Foz do Iguaçu, Paraná, Brasil ⁴	23 Jan 2023	5:40 (16 min before sunrise)	call	Farias 2023, WA5237841
Praia do Laranjal, Pelotas, Rio Grande do Sul, Brazil	31 Jan 2016	20:33 (2 min after sunset) ⁵	call	Jacobs 2016, XC308563
Río Cuarto, Córdoba, Argentina	8 Feb 2019		call	Avalos 2019, ML140215841
Reserva Biológica das Perobas, Tuneiras do Oeste, Paraná, Brazil	9 Feb 2020	5:15 (1 h before sunrise)	call	Silva 2020, ML208496301/WA3680492

Goiânia, Goiás, Brazil	12 Feb 2018	twilight ⁶	call	D'Acosta 2018, XC405407
RNRSM, Ituzaingó, Corrientes, Argentina	10 Mar 2021	19:19 (11 min after sunset)	call, wing boom	Fariña 2021, XC728651; this study
Rio Aiuanã, Amazonas, Brazil	12 Apr 2012	18:34 (5 min before sunset)	call, wing boom	Cohn-Haft 2012, XC98994

¹Bird in a flock of 8 individuals, flying at medium height and interacting with others.

²Photographed, perched along a horizontal branch.

³Nighthawks flying over a marshy area.

⁴Adult in flight

⁵Time given as 08:33 in Wikiaves and Xeno-canto, but the correct time is 20:33 (F. Jacobs in litt., 5 February 2023).

⁶Individual perched on a horizontal branch, preparing for night flight. Dozens of individuals flying around in the nearly dark sky feeding on crepuscular insects.



Figure A2.1. Locations of three adult female Common Nighthawks on breeding grounds in Florida, USA, for individuals A) RSM140, at night on 18 May, 7, 17, and 27 June 2019 (northern points) and 7, 17, 27 July, and 6, 16, and 26 August (southern points, 1 hidden) in open pine forest at Citrus Wildlife Management Area; B) RSM198, at night on 29 April, 3, 7, 11, 15, and 22 May, 5, 19 June, 3, 17, and 31 July, and 14 and 28 August, 2019 (1 point hidden), in the city of Naples; and C) RSM152, at night (dark pink) on 9 and 19 May, 18 June, and 17 August 2020, and during the day (light pink) on 14 May, 3 June, 3 July, 2 August, and 1 September (2 points hidden) at Marjorie Harris Carr Cross Florida Parkway near the I-75 Highway.

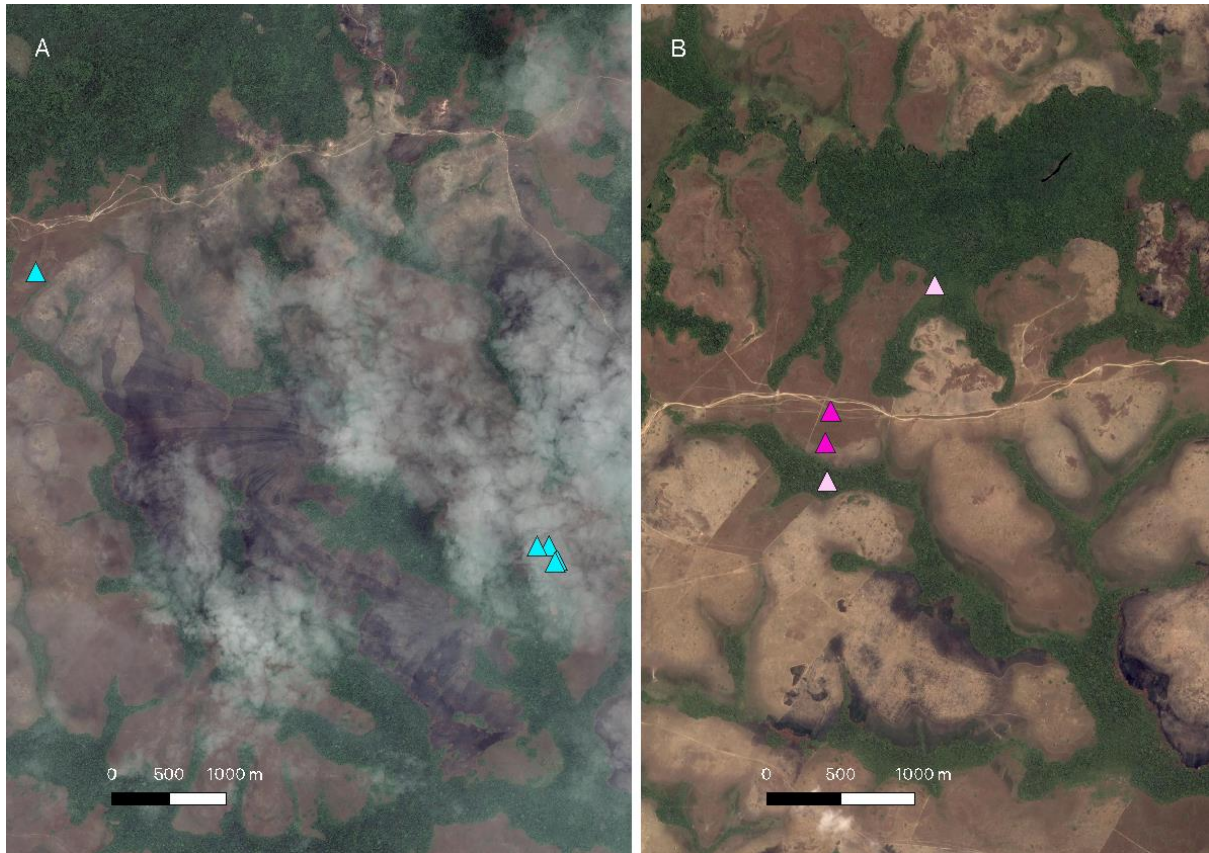


Figure A2.2. Locations of two adult female Common Nighthawks at northbound stopover sites, 43 km from one another, in the Orinoco region of Colombia, overlaid on Google Earth images. Triangles indicated fixes taken for A) RSM198 at night on 1, 5, 9, 13, 17, and 21 April 2019 (1 point hidden) and B) RSM152 at night (dark pink) on 9 and 19 April 2020 and during the day (roost sites, light pink) on 4 and 14 April 2020. Dark green is gallery forest and light brown appears to be grassland, probably used for cattle ranching.

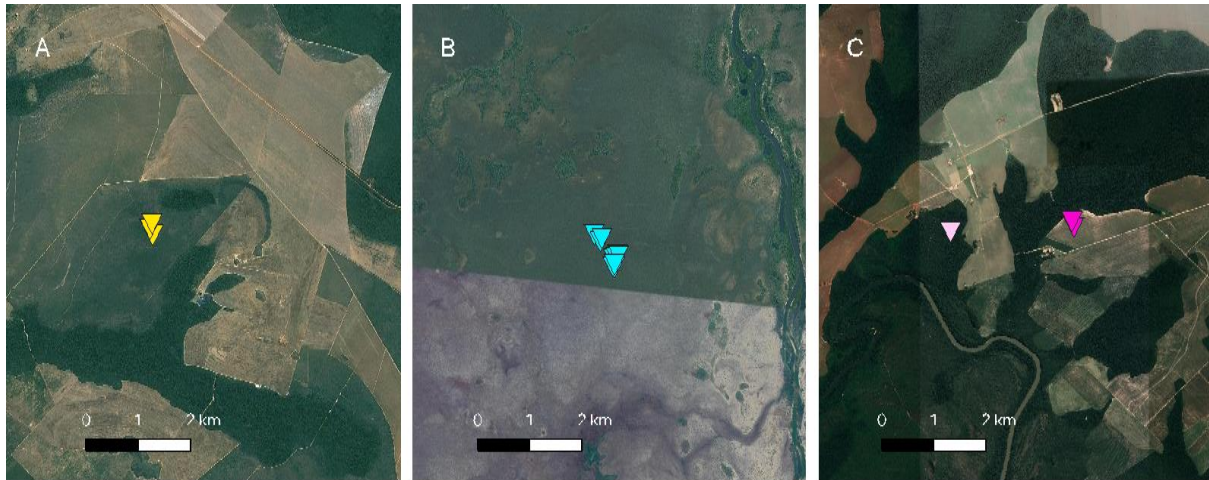


Figure A2.3. Locations of three adult female Common Nighthawks on first non-breeding grounds in the Cerrado region of Brazil, for individuals: A) RSM140, at night on 14 and 24 November and 4 and 14 December 2019 (1 point hidden) in Brasnorte municipality, Mato Grosso, apparently in or over scrubby native vegetation between gallery forest of the Rio Papagaio (dark green) and cultivated lands (beige); B) RSM198, at night on 16, 23, and 30 October; 6, 13, 20, and 27 November; 4, 11, 18, and 25 December 2019, and 1 and 8 January 2020 (5 hidden), at Isla do Bananal, Tocantins, apparently in or over open scrub; and C) RSM152 taken at night (dark pink) on 8 and 18 October 2020 in or over cultivated land (beige), and during the day (light pink, roosting; 1 hidden) on 12 and 22 October 2020, in gallery forest of the Rio Teles Pires, in Sorriso municipality, Mato Grosso. Darker linear feature on the right of the image in (B) is the Rio Riozinho.

Appendix 3. Non-breeding ecology of a Neotropical-Nearctic migrant, the Common Nighthawk (*Chordeiles minor*): Habitat, activity patterns, molt and migration

Reflexivity Statement

The following statement is based on the framework recommended by Ruelas Inzunza et al. (2023) for global-scope ornithology journals.

Authorship and inclusion

1. *Were local/in-country researchers or community members involved in the study design?*

Yes. The questions and study design were developed by LGP (an Argentinian technician at the Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina); NF and OV (park rangers from San Pedro, Misiones, Argentina, working at Reserva Natural Rincón de Santa María); in consultation with AB (an Argentinian naturalist) and KLC (a Canadian scientist working at the Instituto de Biología Subtropical, Misiones, Argentina). EDS and ARN, who are affiliated in the Global North, were invited as collaborators part way through the project.

2. *How will research products be shared to address local needs?*

A translated version of the manuscript is provided in Appendix 3. We report on project results to supervisors at Province of Corrientes and Entidad Binacional Yacyretá. The park rangers on the team use the results of the study to improve restoration of grasslands and gallery forest within the study area. We will develop a press release for local media in Corrientes and Misiones.

3. *Are researchers within the region (particularly women, gender minorities, and early career researchers) included as authors?*

KLC (co-1st author) is a Canadian affiliated as a Research Scientist in the study region (northeastern Argentina). OV and NF (co-1st authors) have spent all their lives in the study region and work as park rangers in the study area since 2009. AB (4th author) is an Argentinian naturalist living in the study region since 2003. LGP was an Argentinian from outside of the study region, employed as a technician at a major university in Argentina. OV and NF preferred their names to appear 2nd and 3rd, to avoid implying they had conducted the analyses or written the first draft of the paper.

Citation ethics

4. *Did the authors search for relevant publications in regional journals, including those in languages other than English?*

Yes, we reviewed the literature in *Nuestras Aves* and *El Hornero*, and conducted Google Scholar searches using terms in Spanish and Portuguese. We prioritized citing work led by teams in Latin America, where relevant.

Training

5. *How has the project developed the capacity of the researchers from high income countries to work collaboratively and equitably with colleagues within the region of study?*

All authors affiliated in high income countries, Canada (KLC and ARN) and the United States of America (EDS), engaged in discussions with the authors based in Argentina (KLC, OV,

NF, AB, LGP) to understand the conservation needs of the area. Researchers from the study area and study country initiated the project, advised on the most effective use of funding and resources, and helped educate out-of-country team members on the ecology and sociology of the region. Researchers affiliated in the region led on project administration and fieldwork, provided training on nightjar ecology in the field in Argentina, and developed long-term relationships with those from high income countries. Researchers affiliated in the U.S. and Canada assisted in fieldwork, financial support, and project development, which greatly increased their ability to communicate in Spanish, and their capacity to co-develop work on non-breeding ecology for long-distance migrant species that breed in the northern hemisphere.

6. How has the project influenced the means and ability of the researchers from within the region to implement their research agenda?

This project helped consolidate a team of naturalists, park rangers, and scientists, with diverse and complementary skills, to work together on problems of mutual interest, initially identified by the park rangers and naturalists from within the region. The naturalists and park rangers gained access to desired tools (especially GPS tags), funding, and managerial power, which significantly helped them continue implementing and developing the project. Informal trainings originated from the diverse capacities of the working group within and beyond Argentina, and improved the development of research questions and capacities to carry out field work. Working in this way, with this team, opens possibilities for developing stronger, long-lasting projects.

Literature Cited

Ruelas Inzunza E., KL Cockle, MG Núñez Montellano, CS Fontana, C Cuatianquiz Lima, MA Echeverry-Galvis, RA Fernández-Gómez, F A Montaña-Centellas, E Bonaccorso, S A Lambertucci, C Cornelius, C Bosque, L Bugoni, A Salinas-Melgoza, K Renton, J F Freile, F Angulo, L Mugica Valdés, E Velarde, S Cuadros, CI Miño (2023). How to include and recognize the work of ornithologists based in the Neotropics: Fourteen actions for *Ornithological Applications*, *Ornithology*, and other global-scope journals, *Ornithological Applications* duac047. <https://doi.org/10.1093/ornithapp/duac047>