



**UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES**

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ecología, Genética y Evolución

# **Determinantes del éxito reproductivo de *Elaenia albiceps* (Aves: Tyrannidae) en bosques andino-patagónicos**

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de  
Buenos Aires en el área CIENCIAS BIOLÓGICAS

Lic. Cristian Andrés Gorosito

Director de tesis: Dr. Víctor R. Cueto

Director adjunto: Dr. Diego T. Tuero

Consejero de estudios: Dr. Javier N. Lopez de Casenave

Lugar de trabajo: Centro de Investigación Esquel de Montaña  
y Estepa Patagónica – CIEMEP (CONICET y UNPSJB)

Buenos Aires, 16 de diciembre de 2020

# Determinantes del éxito reproductivo de *Elaenia albiceps* (Aves: Tyrannidae) en bosques andino-patagónicos

## RESUMEN

*Elaenia albiceps* es un ave migratoria que se reproduce en el Bosque Andino Patagónico. Es la especie más abundante y la principal dispersora de semillas en este bosque, por lo que contribuye con la regeneración de la vegetación. Debido a este rol ecológico, es importante entender la dinámica poblacional de esta especie, ya que una reducción de su población podría impactar en la capacidad de regeneración del bosque. Dado que la reproducción es clave para el mantenimiento de una población, en esta tesis se estudiaron los factores que afectan el éxito reproductivo de esta ave y en consecuencia el aporte de juveniles a la población. Se estudió la variación de varios parámetros de su biología reproductiva y se determinó que la depredación es la principal causa de fracaso de los nidos. Las puestas se iniciaron con el incremento de la abundancia de frutos maduros de *Berberis microphylla*, por lo que los padres podían conseguir suficiente alimento cuando mayor era la demanda, es decir durante la etapa de pichones. La cobertura de vegetación en el sitio de nidificación, relacionada con el ocultamiento del nido, no se asoció con la probabilidad de depredación. Además, los nidos fueron orientados a la dirección contraria del viento y construidos principalmente sobre *Schinus patagonicus*, la cual podría brindar protección contra el viento debido a sus hojas coriáceas y madera dura. Entonces, la selección del sitio de nidificación podría relacionarse con aspectos microclimáticos del nido. Por otro lado, se observó una mayor supervivencia diaria de los nidos cuando aumentó la abundancia de nidos activos, la cual generaría un efecto de dilución de la depredación. Este estudio permitió conocer en detalle la etapa reproductiva de *E. albiceps* y comprender cómo su tamaño poblacional puede ser afectado en las áreas de reproducción.

Palabras claves: abundancia de alimento, biología reproductiva, depredación de nidos, inicio de la reproducción, selección de sitios de nidificación, supervivencia diaria de nidos

# Determinants of reproductive success of *Elaenia albiceps* (Aves: Tyrannidae) in Andean-Patagonian forests

## ABSTRACT

*Elaenia albiceps* is a migratory bird that reproduces in the Andean-Patagonian Forest. In this forest it is the most abundant bird species and the main seed disperser, thereby it contributes with the regeneration of vegetation. Due to this ecological function, it is important to understand the population dynamic of this species, because a reduction of its population could have an impact on the regeneration capacity of the forest. Since reproduction is a key factor to maintain a population, in this thesis those factors that affect the reproductive success of this bird and consequently the contribution of juveniles to the population were studied. Variations of several parameters of its breeding biology were studied and it was determined that predation is the main cause of nest failure. Egg laying began with the increase of *Berberis microphylla* ripe fruit abundance, thereby parents could get enough food when demand was greatest, that means during the nestling stage. Vegetation cover at the nest site, related with nest concealment, was not associated with the probability of predation. Also, nests were oriented in the opposite direction of the wind and mainly built on *Schinus patagonicus*, which could provide protection against the wind due to its leathery leaves and hard wood. Therefore, nest site selection could be associated with microclimate aspects of the nest. Furthermore, it was found a greater daily nest survival when the abundance of active nests increased, which would generate a predator dilution effect. The present study allowed to know in detail the reproductive period of *E. albiceps* and understand how its population size can be affected in breeding grounds.

Key words: beginning of reproduction, breeding biology, daily nest survival, food abundance, nest predation, nest site selection

# Agradecimientos

---

Esta tesis es el resultado de varios años de trabajo, esfuerzo y dedicación, por lo que estoy muy contento con lo que he logrado. En primer lugar, quiero agradecerle a Víctor Cueto, mi director de tesis y de beca doctoral CONICET, quien se encargó de formarme como investigador, tanto en el campo como en la oficina. Además, quiero destacar su rapidez en corregir lo que le enviaba, el detalle puntilloso de sus correcciones, su incentivo para que yo constantemente busque subsidios, publique mis investigaciones y colabore en otras. Sin duda, las exigencias llevan al detalle y el detalle a la calidad, por lo cual espero poder brindar buenos estudios en el ámbito de la investigación.

Quiero agradecerle a Diego Tuero, mi co-director de tesis, quien me enseñó los pasos básicos para la búsqueda y monitoreo de nidos en la Reserva Natural “El Destino”, Provincia de Buenos Aires, y contribuyó en mi formación. Al igual que mi director, tuvo la paciencia y dedicación de leer y corregir cada trabajo que le mandaba.

Quiero agradecerle a Javier Lopez de Casenave por haber sido mi consejero de estudios y a Susana Bravo, quien me enseñó algunas de las técnicas de muestreo en el campo, colaboró en algunos muestreos y me proporcionó bibliografía que he incluido en la escritura de esta tesis.

Agradezco a la Universidad de Buenos Aires por haberme permitido realizar la carrera de doctorado y poder recibir enseñanza de calidad durante mi formación. También agradezco al jurado que se encargó de evaluar mi tesis.

Quiero agradecerle mucho a CONICET por haberme otorgado una beca para financiar mi formación como doctor y por otorgarme una prórroga de mi beca para no quedar desamparado en medio de la pandemia mundial de COVID-19 que estamos atravesando actualmente. Asimismo, quiero agradecerle a National Geographic Society por haber brindado financiamiento para mi investigación, a la Association of Field Ornithologists’ por haber financiado parte de mi investigación a través del “E. Alexander Bergstrom Memorial Research Award” y a la Sociedad de Ornitología Neotropical por darme financiamiento a través del “Fondo François Vuilleumier para la investigación de aves neotropicales”.

Agradezco a la familia Roberts por permitirme llevar a cabo los muestreos de campo en su estancia Cañadón Florido. Asimismo, agradezco a Hidroeléctrica Futaleufú S. A. y al Servicio Meteorológico Nacional por brindarme datos históricos del clima.

Finalmente, les agradezco a mis papás, Raúl y Susana, quienes siempre estuvieron y siempre están para ayudarme en lo que necesite. Ellos estaban muy emocionados por presenciar la defensa de mi tesis doctoral en Buenos Aires, pero lamentablemente no será posible debido a la pandemia. No obstante, sé que sentirán esa misma emoción cuando les cuente que me doctoré.

# Indice

---

<b>RESUMEN</b> .....	2
<b>ABSTRACT</b> .....	3
<b>Agradecimientos</b> .....	4
<b>Indice</b> .....	5
<b>Capítulo 1: Introducción general</b> .....	8
1.1. Importancia de los estudios sobre biología reproductiva.....	8
1.2. Determinantes del éxito reproductivo de las aves.....	10
1.3. Especie bajo estudio: <i>Elaenia albiceps</i> .....	11
1.3.1. <i>Filogenia</i> .....	12
1.3.2. <i>Sobre la familia Tyrannidae</i> .....	13
1.3.3. <i>Descripción del ave</i> .....	14
1.3.4. <i>Rutas migratorias</i> .....	15
1.3.5. <i>Dieta y comportamiento de alimentación</i> .....	15
1.3.6. <i>Supervivencia</i> .....	16
1.3.7. <i>Función ecológica en el Bosque Andino Patagónico</i> .....	16
1.3.8. <i>Aspectos reproductivos</i> .....	17
1.4. Objetivos y organización de la tesis.....	17
<b>Capítulo 2: Características del área de estudio</b> .....	19
Resumen.....	19
Abstract.....	19
2.1. EL BOSQUE ANDINO PATAGÓNICO .....	20
2.1.1. Fitogeografía.....	20
2.1.2. Clima .....	21
2.1.3. Vegetación.....	22
2.2. ÁREA DE ESTUDIO: CAÑADÓN FLORIDO.....	23
2.2.1. Composición de la vegetación .....	23
2.2.2. Clima .....	25
2.2.3. Abundancia de recursos alimenticios .....	29
2.2.4. ¿Qué ambiente encuentra <i>E. albiceps</i> en Cañadón Florido? .....	36

<b>Capítulo 3: Características de la biología reproductiva</b> .....	38
Resumen.....	38
Abstract.....	38
3.1. INTRODUCCIÓN .....	39
3.2. MÉTODOS .....	40
3.2.1. Muestreo de aves .....	40
3.2.2. Búsqueda y monitoreo de nidos.....	41
3.2.3. Evaluación de múltiples intentos de nidificación.....	43
3.2.4. Estimación de parámetros reproductivos .....	43
3.2.5. Cálculo de variables del ciclo de nidificación.....	44
3.2.6. Análisis estadísticos.....	44
3.3. RESULTADOS .....	45
3.3.1. Descripción de la reproducción .....	45
3.3.1.1. Arribo y partida de las aves .....	45
3.3.1.2. Divorcio y filopatría.....	46
3.3.1.3. Fenología de la reproducción .....	48
3.3.1.4. Éxito reproductivo y causas del fracaso de la nidificación.....	49
3.3.1.5. Reintentos de nidificación.....	50
3.3.2. Características de los nidos .....	51
3.3.3. Características de los huevos, puesta e incubación.....	53
3.3.4. Características morfológicas de los pichones y dieta .....	55
3.3.5. Parámetros reproductivos .....	56
3.4. DISCUSIÓN .....	57
3.4.1. Arribo y partida de las aves, divorcio y filopatría .....	57
3.4.2. Duración de la reproducción .....	59
3.4.3. Éxito reproductivo y múltiples intentos de nidificación .....	61
3.4.4. Características de los nidos .....	62
3.4.5. Parámetros reproductivos .....	63
3.4.6. Síntesis de resultados y estudios a futuro .....	64
<b>Capítulo 4: La abundancia de alimento como señal ambiental para el inicio de la reproducción</b> .....	66
Resumen.....	66
Abstract.....	66
4.1. INTRODUCCIÓN .....	67
4.2. MÉTODOS .....	69
4.2.1. Búsqueda y monitoreo de nidos.....	69
4.2.2. Colecta de datos de abundancia de alimento.....	69

4.2.3. Análisis estadísticos.....	70
4.3. RESULTADOS .....	71
4.3.1. Variación temporal de nidos y abundancia de alimento.....	71
4.3.2. Correlaciones cruzadas entre nidos y recursos alimenticios .....	73
4.3.3. Influencia de la abundancia de alimento en la intensidad de la reproducción.....	75
4.4. DISCUSIÓN .....	77
<b>Capítulo 5: Selección del sitio de nidificación y efectos de la vegetación sobre el éxito reproductivo .....</b>	<b>81</b>
Resumen.....	81
Abstract.....	81
5.1. INTRODUCCIÓN .....	82
5.2. MÉTODOS .....	87
5.2.1. Variables medidas en los nidos.....	87
5.2.2. Muestreo de la vegetación .....	87
5.2.3. Análisis estadísticos.....	88
5.3. RESULTADOS .....	90
5.3.1. Selección de mesohábitat .....	90
5.3.2. Selección de microhábitat .....	93
5.3.3. Orientación de los nidos.....	94
5.4. DISCUSIÓN .....	94
<b>Capítulo 6: Supervivencia diaria de nidos bajo el riesgo de depredación....</b>	<b>101</b>
Resumen.....	101
Abstract.....	101
6.1. INTRODUCCIÓN .....	102
6.2. MÉTODOS .....	106
6.2.1. Búsqueda y monitoreo de nidos.....	106
6.2.2. Variables climáticas .....	106
6.2.3. Análisis estadísticos.....	106
6.3. RESULTADOS .....	109
6.3.1. Condiciones climáticas durante las temporadas reproductivas .....	109
6.3.2. Supervivencia diaria de nidos .....	109
6.4. DISCUSIÓN .....	114
<b>Capítulo 7: Discusión general.....</b>	<b>119</b>
<b>Referencias bibliográficas .....</b>	<b>125</b>

# Capítulo 1: Introducción general

---

## 1.1. Importancia de los estudios sobre biología reproductiva

El estudio de la biología reproductiva de las aves debe constituir la base de cualquier investigación ornitológica, ya que la información brindada es útil para la construcción de teorías de historia de vida (Martin 2004, Xiao *et al.* 2017). Sin embargo, los estudios de biología reproductiva solo se han realizado en el 30 % de las especies de aves del mundo, mientras que en las restantes hay conocimientos parciales (40 %) o nulos (30 %) (Xiao *et al.* 2017). Además, la mayoría de los estudios han sido realizados en el hemisferio norte (Xiao *et al.* 2017) y en consecuencia gran parte de las teorías provienen de aquella región (Martin 2004). Sin embargo, las aves tropicales y del hemisferio sur están expuestas a condiciones biológicas y ambientales diferentes (*e.g.*, mayor diversidad de depredadores de nidos, Menezes & Marini 2017; reducción del efecto de continentalidad en el clima, Martin 1996), por lo que la evolución de los caracteres de historia de vida puede ser distinta a las del hemisferio norte (Harmáčková & Remeš 2017, Llambías *et al.* 2018). La información disponible sobre la biología reproductiva de las aves muestra que las características de la nidificación de las especies de zonas templadas del hemisferio norte son distintas de las del trópico y de las zonas templadas del hemisferio sur (Martin 1996, Llambías *et al.* 2015, 2018). Además, han sido reportadas diferencias entre aves reproduciéndose en zonas tropicales y aquellas que se reproducen en zonas templadas del hemisferio sur (*e.g.*, Jahn *et al.* 2014). En el Neotrópico hay numerosos trabajos sobre la biología reproductiva de varias especies tropicales (*e.g.*, Freitas & Francisco 2012, Marini *et al.* 2012, Diniz *et al.* 2013, Valdez-Juarez & Londoño 2016) y de zonas templadas (*e.g.*, Mezquida 2000, Auer *et al.* 2007, Pretelli & Isacch 2013, Marques-Santos *et al.* 2015, Jara *et al.* 2019), siendo un tema intensamente estudiado y que contribuye para completar la información faltante sobre muchas especies. No obstante, hay muchos estudios de aves neotropicales que están basados en pocas observaciones y sin un diseño sistemático de monitoreo de la nidificación (*e.g.*, Hoffmann & Krügel 2007, Sainz-Borgo 2014, Greeney & Sheldon 2019, Melo & Greeney 2019), por lo que solo se tienen conocimientos parciales sobre la biología reproductiva de esas especies (Xiao *et al.* 2017). Entonces, es necesario que los estudios de biología reproductiva sean lo más detallados posible, ya que permitirán realizar comparaciones con otras especies y determinar patrones de variación geográfica de parámetros reproductivos (Martin 2004, Llambías *et al.* 2015).

El tamaño de puesta ha sido el principal parámetro reproductivo estudiado en las aves. Este se reduce desde las regiones templadas de ambos hemisferios hacia los trópicos (Young 1994, Cardillo 2002, Jahn *et al.* 2014), pero el tamaño de puesta en latitudes templadas del hemisferio norte es mayor que en latitudes templadas del hemisferio sur (Martin *et al.* 2000a, Jetz *et al.* 2008, Llambías *et al.* 2015). Sin embargo, la variación del tamaño de puesta dentro

de la temporada reproductiva no ha sido ampliamente estudiada (Winkler *et al.* 2014). La información disponible hasta el momento indica que el tamaño de puesta se reduce con el avance de la temporada reproductiva (Winkler *et al.* 2014). Conocer cómo es la relación entre el tamaño de puesta y la fecha de puesta permite evaluar qué estrategias utilizan las aves al momento de invertir en reproducción. Una de ellas es que los individuos pueden reducir la inversión reproductiva hacia finales de la temporada favoreciendo un aumento de su supervivencia (Stearns 1992) y mayores posibilidades de futuros eventos reproductivos en las siguientes temporadas reproductivas (Evans *et al.* 2009). Por otro lado, las aves pueden disminuir el tamaño de puesta si perciben un aumento del riesgo de la depredación (Dillon & Conway 2018) o si hay una disminución de la abundancia de alimento con el avance de la temporada reproductiva (Decker *et al.* 2012). No obstante, la relación entre el tamaño de puesta y la fecha de puesta en las aves del hemisferio sur ha sido estudiada en pocas especies (Lepage & Lloyd 2004, Gladbach *et al.* 2010, Winkler *et al.* 2014, Segura *et al.* 2015), por lo cual es necesario incluirla en los estudios de biología reproductiva de estas aves para evaluar las estrategias reproductivas que emplean y poder realizar comparaciones con aves del hemisferio norte.

Un parámetro reproductivo clave que no ha sido intensamente estudiado es la edad de primera reproducción de las aves (Mourocq *et al.* 2016). La edad de primera reproducción se relaciona positivamente con la esperanza de vida de las aves, de tal manera que las aves que viven pocos años se reproducen por primera vez a edades tempranas, mientras que las aves que viven muchos años pueden retrasar durante más tiempo su primera reproducción (Mourocq *et al.* 2016). La edad de primera reproducción también afecta el éxito reproductivo, ya que se ha observado que las aves que se reproducen por primera vez tiempo después (*i.e.*, meses o años) de alcanzada la edad de madurez sexual y no inmediatamente, logran un mayor éxito reproductivo a lo largo de la vida (Mourocq *et al.* 2016). Dado que estos análisis fueron realizados con especies del hemisferio norte, la determinación de la edad de primera reproducción de las aves del hemisferio sur podría modificar los resultados reportados y ayudar a esclarecer la relación de este parámetro con factores sociales, como la permanencia de los individuos en la familia o la presencia de ayudantes, las cuales son características más comunes entre las aves del hemisferio sur (Mourocq *et al.* 2016). Entonces, es importante que la edad de primera reproducción también se incluya en los estudios de biología reproductiva de las aves.

Por lo tanto, los estudios ornitológicos sobre historias de vida de aves del hemisferio sur permitirán reducir el sesgo existente hacia las especies del hemisferio norte (Martin 2004, Harmáčková & Remeš 2017), examinar hipótesis alternativas (Martin 1996) y avanzar hacia un mejor entendimiento de las historias de vida de las aves (Martin 2004).

## 1.2. Determinantes del éxito reproductivo de las aves

Existe una gran variedad de factores que pueden afectar el éxito reproductivo de las aves, los cuales a su vez dependen de factores como el grupo taxonómico (Poiani 2006, Martin *et al.* 2010, Tapia & Zuberogoitia 2018), el ambiente donde se reproducen (Wiley & Wunderle 1993, Cimadom *et al.* 2014), la estrategia reproductiva (Burger 1982, Dawson *et al.* 2005, Marzal *et al.* 2005, Kingma *et al.* 2010), entre otros. No obstante, los principales factores que pueden afectar el éxito reproductivo de las aves son la disponibilidad de alimento, la depredación y los factores climáticos.

Dado que la reproducción es costosa energéticamente para las aves (Hanssen *et al.* 2005, Hodges *et al.* 2015), estas deben reproducirse durante el momento del año en el que las condiciones ambientales son adecuadas (Ball & Ketterson 2008). La abundancia de alimento en el ambiente es un determinante importante para el éxito reproductivo de las aves, ya que tiene efectos en las distintas etapas del ciclo de nidificación (Martin 1987), aunque el efecto más severo de una escasez de alimento se observa en la etapa de crecimiento de los pichones (Wellicome *et al.* 2013). Por lo tanto, las aves deben ajustar su período reproductivo con el período de mayor abundancia de alimento en el ambiente que asegure la supervivencia de sus pichones (Lambrechts & Visser 1999). Se ha reportado que las aves que se reproducen con un desfase entre la fecha de eclosión de los huevos y el momento de máxima abundancia de alimento deben realizar un mayor esfuerzo en la búsqueda de comida para sus pichones, sufren un mayor costo energético en la crianza de estos y experimentan una mayor reducción de su supervivencia (Thomas *et al.* 2001). Entonces, las aves al sincronizar la reproducción con el pico de abundancia de alimento obtienen un mayor éxito reproductivo (Verboven *et al.* 2001).

A su vez, otro determinante de la reproducción de las aves es la depredación, la cual es la principal causa de fracaso de los nidos (Remeš *et al.* 2012). Las aves pueden utilizar distintas estrategias para reducir el impacto de la depredación sobre su éxito reproductivo (Ibañez-Álamo *et al.* 2015). Una de ellas es seleccionar sitios de nidificación ocultos con una alta densidad de vegetación (Martin 1993), pero con una visibilidad suficiente para poder detectar a los depredadores que se aproximan al nido (Segura *et al.* 2012), de manera que habría un compromiso entre ocultamiento del nido y visibilidad (Götmark *et al.* 1995). Otra estrategia es utilizar especies de plantas abundantes, lo que reduciría la probabilidad de que un nido sea hallado (Liebezeit & George 2002). Además, se ha reportado que la posición del nido a una distancia intermedia entre el centro de la planta y el borde del follaje puede reducir la depredación al reducir la accesibilidad de depredadores voladores o terrestres (Alonso *et al.* 1991). Otra estrategia son los múltiples intentos de nidificación (Farnsworth & Simons 2001), dado que al repetir el intento luego de intentos fallidos aumentaría la probabilidad de que las aves puedan reproducirse exitosamente durante la temporada reproductiva (Morais *et*

al. 2019). Otras estrategias que pueden emplear son la defensa activa o pasiva del nido (Martin 1992), como por ejemplo reducir la cantidad de salidas del nido durante la incubación cuando hay riesgo de depredación (Basso & Richner 2015) o perseguir y atacar a los depredadores de nidos (Martin 1992).

El clima también puede afectar el éxito reproductivo de las aves de diferentes maneras. Se ha reportado que las aves pueden orientar sus nidos hacia la dirección opuesta del viento predominante, protegiéndolos así del impacto directo del viento (Mezquida 2004a, Magaña *et al.* 2010). A su vez, la orientación cardinal de los nidos tiene un efecto sobre la termorregulación del microclima de los nidos (Hartman & Oring 2003), por lo que puede afectar el éxito de eclosión de los huevos (Burton 2006) y las tasas de crecimiento de los pichones (Lloyd & Martin 2004). En ambientes cálidos las aves orientan sus nidos hacia aquellas direcciones cardinales en las que reducen la incidencia de la radiación solar durante las horas del día de mayor temperatura, aprovechando así la sombra (Burton 2007), mientras que en ambientes de clima templado los nidos son orientados hacia al este para calentarse más rápidamente durante la mañana y reducir el enfriamiento de los huevos cuando los padres se ausentan del nido durante ese período del día (Nelson & Martin 1999). Por otro lado, el clima puede tener un efecto indirecto sobre el éxito reproductivo de las aves al facilitar la transmisión de señales desde los nidos que puedan ser detectadas por los depredadores (Webb *et al.* 2012, Conrey *et al.* 2016, Pierce *et al.* 2019). Por ejemplo, las precipitaciones puedan provocar una disminución del éxito reproductivo de las aves al incrementarse la difusión del olor de las plumas desde el nido con la mayor humedad en el aire (Ruth & Skagen 2018), mientras que el viento puede transportar el olor de las aves y de los nidos a mayores distancias incrementando el riesgo de depredación (Webb *et al.* 2012).

### 1.3. Especie bajo estudio: *Elaenia albiceps*

La especie estudiada es *Elaenia albiceps* (Fío-fío silbón), perteneciente a la Tribu Elaeniidae de la Familia Tyrannidae. Para su clasificación sistemática se siguieron las recomendaciones del South American Classification Committee de la American Ornithological Society (Remsen *et al.* 2020). Bajo esta clasificación *E. albiceps* se compone de seis subespecies: *E. a. griseigularis*, presente desde el SO de Colombia al NO de Perú; *E. a. diversa*, en los Andes del centro-norte de Perú; *E. a. urubambae*, en el SE de Perú; *E. a. modesta*, del NO de Perú al NO de Chile; *E. a. albiceps*, desde la ladera este de los Andes en el SE de Perú hacia el sur incluyendo el centro de Bolivia (Hosner 2019) y las yungas australes del NO de Argentina (Capllonch *et al.* 2011); y *E. a. chilensis*, que es la subespecie migratoria (Fitzpatrick 2004) y que tiene como área principal de reproducción los bosques andino-patagónicos de Argentina y Chile (Capllonch *et al.* 2011). De esta manera, en esta tesis se estudiará a la subespecie *E. a. chilensis*, por lo cual a partir de la sección 1.3.2 y en los

siguientes capítulos cuando se mencione a *E. albiceps* se estará haciendo referencia a dicha subespecie.

### 1.3.1. Filogenia

Debido a la similitud morfológica de las especies pertenecientes al género *Elaenia*, la clasificación taxonómica dentro del género ha sido compleja y se halla en proceso de cambio. En base a estudios morfológicos y moleculares se pueden diferenciar 21 especies dentro del género (Tang *et al.* 2018). Utilizando secuencias de ADN nuclear y mitocondrial Rheindt *et al.* (2008) estudiaron las relaciones filogenéticas del clado *Elaenia* y reportaron que *E. pallatangae* y *E. albiceps* eran casi indistinguibles para dichas secuencias. Posteriormente, se sugirió la existencia de un incidente de hibridación e introgresión mitocondrial entre *E. a. chilensis* y *E. pallatangae* durante el Pleistoceno tardío, indicando que la subespecie *chilensis* se hallaría más relacionada con *E. pallatangae* que con *E. albiceps* (Rheindt *et al.* 2009). Además, a través de un análisis multilocus de secuencias mitocondriales y nucleares se informó que *E. a. chilensis* y *E. pallatangae* se hallan muy cerca genéticamente (Tang *et al.* 2018) y divergen de *albiceps* en el gen mitocondrial NADH deshidrogenasa subunidad 2, lo cual es evidencia para considerar una divergencia a nivel de especie (Chattopadhyay *et al.* 2017). También se hallaron diferencias en los parámetros vocales del complejo *albiceps* (*i.e.*, *E. a. albiceps*, *E. a. chilensis* y *E. pallatangae*), siendo las vocalizaciones de *chilensis* y *pallatangae* similares entre sí y diferentes de las de *albiceps* (Chattopadhyay *et al.* 2017).

De acuerdo con sus resultados, Tang *et al.* (2018) indican que 15 de 21 eventos de especiación de las especies de *Elaenia* existentes ocurrieron dentro del Pleistoceno (durante los últimos 2,5 m.a.) y la divergencia de *pallatangae* y *chilensis* ocurrió solamente hace 0,19 m.a. Chattopadhyay *et al.* (2017) plantearon que durante el Cuaternario ocurrieron eventos de flujo génico que conectaron linajes de *Elaenia* durante los picos de enfriamiento global o eras de hielo, en las cuales los bosques montanos se extendieron hacia altitudes menores y crearon corredores de vegetación que unieron cordilleras, mientras que durante los períodos interglaciares de aumento de la temperatura global ocurrió el impedimento del flujo génico. De esta manera, hubo un flujo génico recurrente entre *chilensis* y *pallatangae*, habiendo ocurrido el último evento hace 20000 años, mientras que hubo falta de flujo génico entre *E. pallatangae* y *E. a. albiceps* (Chattopadhyay *et al.* 2017).

Entonces, es evidente la complejidad de las relaciones filogenéticas dentro del género *Elaenia* y serán necesarios estudios futuros para clarificar la taxonomía del grupo. Aún no hay un consenso generalizado acerca de la clasificación de la especie que se estudia en esta tesis. La International Ornithological Congress World Bird List (Gill & Donsker 2020) ya considera a *E. a. chilensis* como una especie diferente de *E. albiceps*, es decir como una especie válida e indicando que se denomine *E. chilensis*. El mismo criterio utiliza el Comité

Brasileño de Registros Ornitológicos (Piacentini *et al.* 2015). Por su parte, Chattopadhyay *et al.* (2017) sugirieron considerar a *E. a. chilensis* como la subespecie *E. p. chilensis*. Es evidente que no hay un consenso sobre el estatus taxonómico de la especie en estudio y por ese motivo se mantiene en esta tesis el nombre científico sugerido por el South American Classification Committee (Remsen *et al.* 2020).

### 1.3.2. Sobre la familia Tyrannidae

*E. albiceps* pertenece a la familia Tyrannidae. Esta familia es la más grande de América, está compuesta por 449 especies (Fitzpatrick 2019) que se distribuyen desde Alaska y el norte de Canadá hasta el extremo sur de América (Beletsky 2006, Fitzpatrick 2019). Mediante el análisis de secuencias de ADN de 3 intrones nucleares, se estudiaron las relaciones filogenéticas entre la mayoría de los géneros de la familia (Ohlson *et al.* 2008). Hace unos 30 m.a., en el Oligoceno, el ancestro de los tiránidos habitaba solamente el interior de los bosques húmedos y comenzó a diversificarse en dos grupos de frugívoros del bosque húmedo (Cotingidae y Pipridae) y en un clado de formas predominantemente insectívoras (Ohlson *et al.* 2008). Hace unos 25 m.a., en el Oligoceno, este clado de insectívoros comenzó a divergir en formas restringidas aún al interior del bosque húmedo y hacia finales del Oligoceno se conformó el grupo de los tiránidos (Ohlson *et al.* 2008). Este grupo se diversificó en varios clados del interior del bosque húmedo y en un clado (que contiene a más del 50 % de las especies de tiránidos) que hace 15 m.a. se diversificó y expandió hacia otros hábitats, lo cual se relaciona con la expansión de ambientes abiertos durante el período de enfriamiento climático y aridificación del Neogeno tardío (Ohlson *et al.* 2008). De esta manera, actualmente los tiránidos ocupan la gran mayoría de los hábitats en América, incluyendo la alta montaña, los bosques húmedos de baja altitud y selvas tropicales, pastizales, pantanos y manglares (Beletsky 2006).

Una característica común de esta familia es que las aves se alimentan predominantemente de insectos empleando la técnica de vuelo elástico, que consiste en utilizar ramas de árboles y arbustos como perchas, luego realizar vuelos cortos y rápidos para capturar insectos en el aire y finalmente regresar a la misma percha (Beletsky 2006). No obstante, hay varias técnicas de alimentación adicionales, como posarse en perchas y realizar vuelos hacia el suelo o superficies de agua para capturar presas, mantenerse en la percha y consumir presas estacionarias, realizar salidas de la percha y mantenerse flotando en el aire (halconeo) mientras se alimentan, entre otras (Fitzpatrick 1980). Algunos suplementan su dieta con semillas y frutos (Beletsky 2006) y otros también se alimentan de pájaros y mamíferos o reptiles pequeños (Narosky & Ruda Vega 2014).

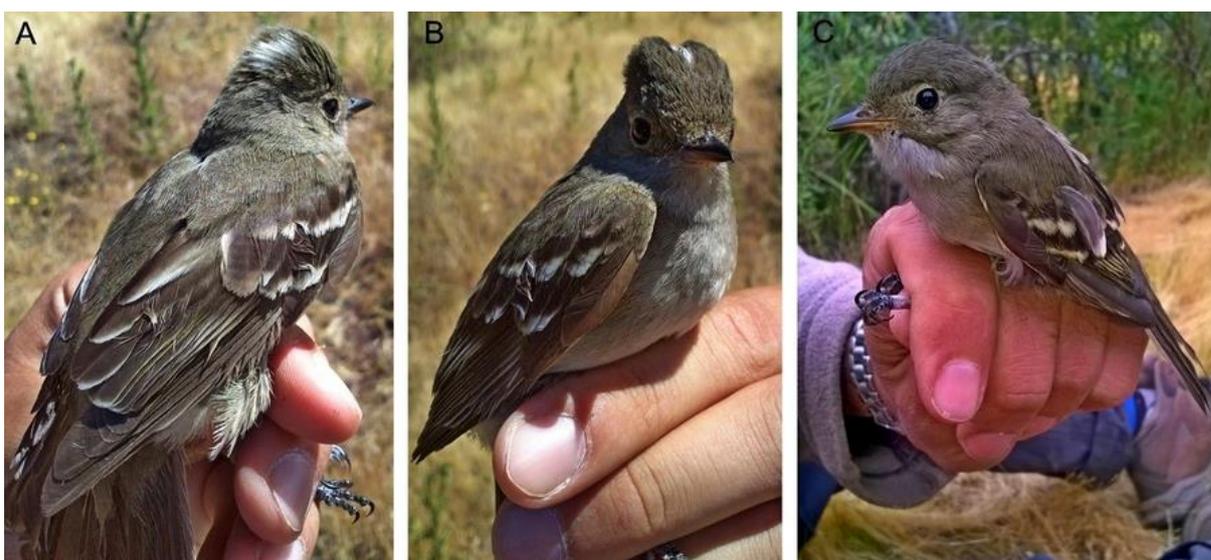
La mayoría de los tiránidos son monógamos y construyen una variedad de nidos diferentes, como nidos en taza, nidos techados, nidos globulares colgantes en árboles y

arbustos, nidos de barro o nidifican en agujeros dentro de árboles o rocas (Beletsky 2006). Solo las hembras incuban los huevos, pero usualmente ambos sexos construyen nidos y alimentan a los pichones (Beletsky 2006).

### 1.3.3. Descripción del ave

*E. albiceps* es un pequeño tiránido de aproximadamente 15 gr y 14-15 cm de largo, tiene una coloración general pardo olivácea, la garganta grisácea, el pecho gris oliváceo, el abdomen blancuzco y la cola pardo oscura (Povedano & Bisheimer 2016). Posee una cresta con un triángulo central blanco casi siempre visible, dos bandas alares blancuzcas en las coberteras, perocular claro, pico corto y recto (Povedano & Bisheimer 2016) (Fig. 1.1A, B). Los juveniles son similares, pero con una coloración más pálida y blancuzca, no tienen desarrollada la corona y el triángulo blanco y las bandas alares son amarillentas (Povedano & Bisheimer 2016) (Fig. 1.1C).

Los sexos son monomórficos, de manera que no es posible diferenciar al macho y la hembra por el plumaje. No obstante, en esta especie el macho no desarrolla parche de incubación, por lo cual durante la temporada reproductiva es posible identificar a los machos por el grado de desarrollo de la protuberancia cloacal y a las hembras por el grado de desarrollo del parche de incubación (Cueto *et al.* 2015). Otra manera de diferenciar los sexos durante todo el año es a través del largo del ala y de la cola, los cuales son mayores en los machos (Cueto *et al.* 2015).



**Figura 1.1.** Vista dorsal (A) y frontal de un adulto (B) y de un juvenil de *E. albiceps* (C).

#### 1.3.4. Rutas migratorias

*E. albiceps* es un ave migratoria neotropical de larga distancia (Bravo *et al.* 2017). Mediante el uso de pequeños geolocalizadores que registran la luz y que fueron colocados en el dorso de los adultos se ha podido determinar diariamente la posición geográfica de las aves y así establecer las rutas migratorias y la zona donde transcurren el reposo reproductivo (Bravo *et al.* 2017). La mayoría de los individuos inician la migración de otoño hacia el norte a través del bosque patagónico durante la segunda mitad de febrero y luego siguen tres rutas diferentes (Bravo *et al.* 2017):

- I. Ruta de las Yungas: las aves se dirigen hacia las Yungas, luego cruzan Paraguay y el sur de Brasil y arriban a la costa atlántica en cercanías de Río de Janeiro.
- II. Ruta costera: las aves viajan al este a través del desierto patagónico y el espinal, luego vuelan hacia el norte cerca de la costa sudamericana.
- III. Ruta del río Paraná-Paraguay: después de cruzar el espinal, las aves siguen los ríos Paraná y Paraguay hacia el norte hasta alcanzar Mato Grosso do Sul en Brasil o Misiones en Argentina y luego vuelan hacia el este cruzando el sur de Brasil hasta Río de Janeiro.

Posteriormente, entre principios de mayo y principios de julio los individuos migran desde la costa atlántica hacia localidades en el interior del Cerrado (Bravo *et al.* 2017). Durante la segunda mitad de octubre comienzan a llegar al bosque patagónico (Cueto & Gorosito 2018) utilizando principalmente la ruta de las Yungas (Bravo *et al.* 2017). Antes de arribar, algunos individuos pasan tiempo en la costa pacífica del matorral del norte de Chile (Bravo *et al.* 2017). En su migración de primavera pasan por el desierto del Monte, deteniéndose menos de un día durante el viaje por esa zona (Cueto *et al.* 2016). De esta manera, durante el ciclo anual migratorio *E. albiceps* viaja aproximadamente unos 10000 km (Bravo *et al.* 2017).

#### 1.3.5. Dieta y comportamiento de alimentación

Esta especie tiene una dieta omnívora, compuesta por frutos y artrópodos, principalmente coleópteros, lepidópteros e himenópteros (Muñoz *et al.* 2017) e incluso odonatos (Gorosito CA, *obs. pers.*). También, en algunas ocasiones consume néctar, principalmente de *Embothrium coccineum* (Notro) (Smith-Ramirez & Armesto 1998, Brown *et al.* 2007) y exudados de *Nothofagus dombeyi* (Coihue) (Cueto VR, *com. pers.*).

*E. albiceps* utiliza tres maniobras para capturar su alimento (Cueto *et al.* 2016). La maniobra que usa más frecuentemente es posarse en una rama para buscar y detectar presas que captura mientras revolotea sobre el follaje (Cueto *et al.* 2016). Con menor frecuencia utiliza la maniobra de desplazamiento por el follaje para capturar presas que detecta en algún

sustrato cercano (Cueto *et al.* 2016). En menor medida emplea la maniobra de vuelo elástico para capturar presas en el aire (Cueto *et al.* 2016). Además, presenta plasticidad comportamental en su uso del espacio para alimentarse, dado que en años de escasez de frutos carnosos busca alimento principalmente en el dosel del bosque, mientras que en años con una oferta abundante de frutos frecuenta todos los estratos del bosque para conseguir presas (Cueto *et al.* 2016).

### 1.3.6. Supervivencia

La migración tiene costos en términos de supervivencia, ya que se ha reportado que la mortalidad durante la migración es mayor que durante los períodos estacionarios (Sillet & Holmes 2002, Klaassen *et al.* 2014, Paxton *et al.* 2017). *E. albiceps* tiene una supervivencia anual de alrededor del 60 %, con una tendencia a una mayor supervivencia en los machos (Presti *et al.* 2018). Además, las poblaciones de esta especie se componen mayoritariamente por individuos de hasta 3 años de edad, aunque algunos pueden tener hasta 7 años (Brown *et al.* 2007).

La supervivencia anual de *E. albiceps* puede ser afectada por la variación de la abundancia de frutos (Presti *et al.* 2018). Cuando hay escasez de frutos en las áreas de reproducción se ha observado que la condición corporal de las aves empeora y que la supervivencia y fidelidad al sitio de reproducción disminuyen en la siguiente temporada reproductiva (Presti *et al.* 2018). Durante la migración algunas de las rutas que utiliza *E. albiceps* pasan por sitios donde hay frutos (Bravo *et al.* 2017, Cueto *et al.* 2016) y durante su estadía en los sitios de reposo reproductivo varias especies de plantas ofrecen frutos maduros (Bravo *et al.* 2017), por lo que una reducción de este recurso también podría afectar su supervivencia en aquellos sitios. Si bien se desconoce cómo impacta la abundancia de frutos en los sitios de reposo reproductivo sobre la supervivencia de esta especie, para otras especies de aves migratorias se ha informado que la reducción de las precipitaciones (Rockwell *et al.* 2017) y de la productividad primaria (Grande *et al.* 2009), las cuales pueden asociarse con una reducción de la oferta de alimento, provocaron una disminución de la supervivencia anual de las aves.

### 1.3.7. Función ecológica en el Bosque Andino Patagónico

*E. albiceps* cumple un papel funcional importante al ser la principal especie dispersora de semillas de diversas plantas productoras de frutos carnosos (Amico & Aizen 2005), por lo que puede contribuir con la regeneración del bosque luego de que el mismo haya sido afectado por incendios u otros disturbios que generan claros y áreas abiertas dentro del bosque (Cavallero *et al.* 2013, Bravo *et al.* 2015). Después de un incendio, los árboles y arbustos que siguen en pie en el área quemada son usados como perchas por *E. albiceps*, el

cual defeca semillas de los frutos que consumió en áreas adyacentes, contribuyendo así con la restauración de la vegetación en el sitio (Cavallero *et al.* 2013). Las plantas que rebrotan en el área quemada también son usadas por esta ave como fuente de alimento cuando fructifican (Cavallero *et al.* 2013, Bravo *et al.* 2015). Las semillas que se acumulan debajo del dosel de estas plantas tienen una mayor supervivencia (Cavallero *et al.* 2013) y en el proceso de dispersión *E. albiceps* lleva las semillas a sitios con menor riesgo de depredación (Bravo *et al.* 2015). Por lo tanto, el patrón de dispersión de semillas que genera esta ave mejora la probabilidad de reclutamiento de plantas, permitiendo que con el tiempo vuelva a conformarse un bosque en el área disturbada (Bravo *et al.* 2015).

Además *E. albiceps* cumple una función ecológica en el control de insectos defoliadores en árboles jóvenes de *Nothofagus* (Mazia *et al.* 2009). Se ha reportado que esta ave puede ayudar a reducir el área foliar dañada por los insectos herbívoros, permitiendo que los árboles desarrollen hojas de mayor tamaño (Mazia *et al.* 2009).

Por otro lado, se ha encontrado que *E. albiceps* es parasitada por varios linajes de hemoparásitos (Fecchio *et al.* 2019, Fecchio *et al.* 2020) y al ser migratoria podría participar en la dispersión de patógenos entre las áreas de reproducción y de reposo reproductivo.

#### 1.3.8. Aspectos reproductivos

*E. albiceps* es el ave más abundante en el Bosque Andino Patagónico durante la primavera-verano (Ippi *et al.* 2009, Cueto & Gorosito 2018) con una densidad aproximada de 8 individuos/ha (Jiménez 2000). Principalmente los machos defienden territorios pequeños (aproximadamente de 1000 m<sup>2</sup>, Presti 2019). No obstante, a pesar de su abundancia e importancia en los bosques, la información disponible acerca de su biología reproductiva es escasa y poco detallada. En general se trata de descripciones (en algunos casos basados en pocas observaciones) sobre el tamaño del nido (Jara *et al.* 2019), los materiales usados para construirlos (Altamirano *et al.* 2012, de la Peña 2013) y el tamaño de puesta (de la Peña 2013, Jara *et al.* 2019). Tampoco hay información acerca de los factores que afectan el éxito reproductivo de esta especie.

### 1.4. Objetivos y organización de la tesis

Aunque *E. albiceps* no se encuentra amenazada (preocupación menor según la lista roja de la IUCN, BirdLife International 2019), el mantenimiento del tamaño poblacional de esta especie es importante por el rol ecológico que cumple, ya que una reducción de su población podría tener un impacto en la capacidad de regeneración del bosque (Bravo *et al.* 2017). El tamaño poblacional de una especie de ave migratoria puede ser afectado tanto por factores en el sitio de reproducción, como en los sitios de invernada, los sitios de parada y durante los vuelos migratorios (Newton 2008). Por lo tanto, en esta tesis se estudiarán aquellos factores

que pueden regular el tamaño poblacional de *E. albiceps* en su sitio de reproducción, mediante el análisis de los factores que afectan su reproducción y que impactarán finalmente en su tamaño poblacional a través de la producción de juveniles. Entonces, el objetivo principal de esta tesis doctoral es estudiar la biología reproductiva y los factores que afectan el éxito reproductivo de *E. albiceps* en el Bosque Andino Patagónico. Los objetivos específicos son: I) estudiar en detalle las distintas etapas de su biología reproductiva; II) evaluar los efectos de la oferta de alimento sobre el inicio de la reproducción; III) determinar los patrones de selección del sitio de nidificación y su relación con el éxito reproductivo de los individuos; IV) determinar los factores ambientales y dependientes de la inversión reproductiva que se relacionan con la depredación de nidos.

Esta tesis se organizó en siete capítulos. Luego de este capítulo introductorio, en el capítulo 2 se brinda información sobre las características generales del clima y la vegetación del Bosque Andino Patagónico. Además, en base a los datos recolectados en el campo se proporciona información sobre la vegetación y la abundancia de los alimentos consumidos por *E. albiceps* en el área de estudio. En el capítulo 3 se estudia detalladamente la biología reproductiva de la especie. En el capítulo 4 se analizan los efectos de distintos tipos de alimento sobre la reproducción de la especie. En el capítulo 5 se estudian las características de los sitios utilizados por la especie para nidificar y su relación con el éxito reproductivo. En el capítulo 6 se realiza un análisis de la supervivencia diaria de nidos, considerando los efectos de las precipitaciones, temperatura, velocidad del viento, densidad de nidos, tamaño de puesta y edad de los nidos sobre la depredación. Finalmente, en el capítulo 7 se desarrolla una discusión integradora de todos los resultados obtenidos y se enumeran los estudios posibles que pueden realizarse a futuro a partir de lo hallado en esta tesis.

## Capítulo 2: Características del área de estudio

---

### Resumen

En este capítulo se realiza una descripción general de la fitogeografía y el clima en el Bosque Andino Patagónico y luego se describen las condiciones ambientales en el área de estudio. Estas incluyen la composición de la vegetación, las características locales del clima, las variaciones climáticas registradas durante los meses invernales previos a las temporadas reproductivas de *Elaenia albiceps* y en los meses estivales y la variación interanual y estacional de la abundancia de recursos alimenticios (frutos maduros y artrópodos). Con estos datos se pudo determinar que el ambiente donde se reprodujo *E. albiceps* es un bosque donde el estrato arbóreo está dominado por *Maytenus boaria* (Maitén) y el estrato arbustivo por *Berberis microphylla* (Calafate) y *Schinus patagonicus* (Laura). Este tipo de bosque es común en las zonas del ecotono entre el bosque y la estepa patagónica. Además, el ambiente se caracteriza por bajas temperaturas nocturnas, escasas precipitaciones y vientos que puedan ser intensos. Finalmente, la oferta de alimento durante el período reproductivo de *E. albiceps* está compuesta por los frutos maduros de *B. microphylla* y una abundancia de artrópodos que no varía sustancialmente durante dicho período.

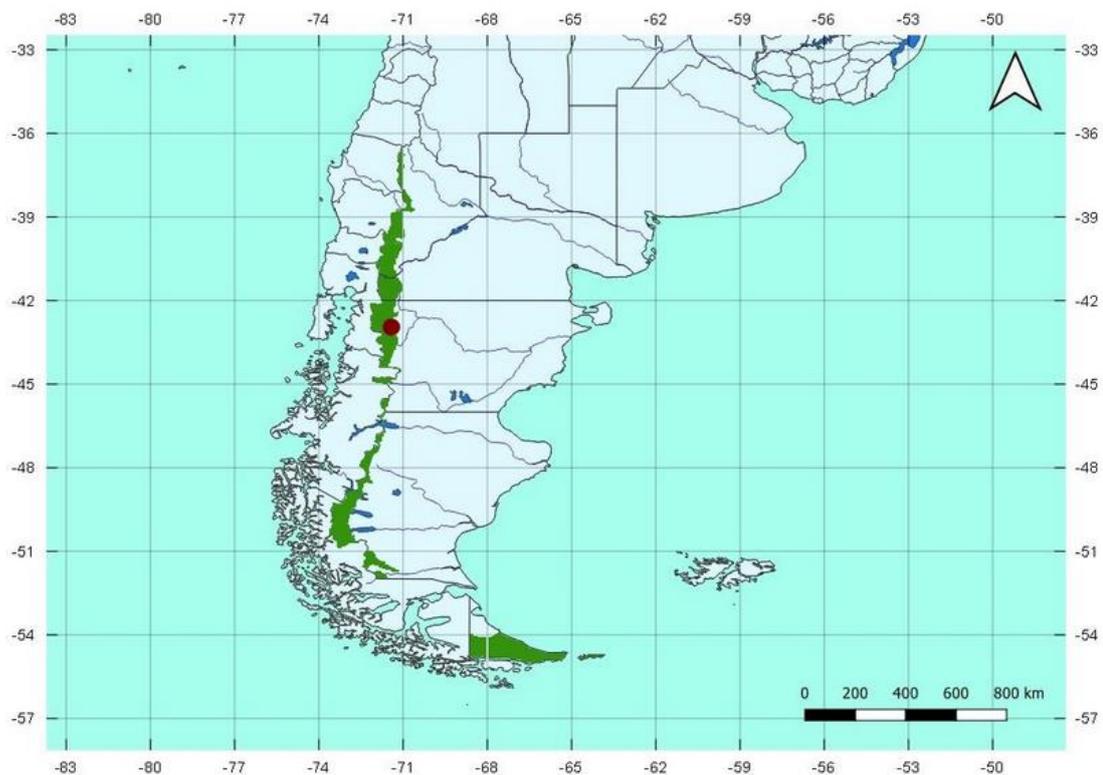
### Abstract

In this chapter a general description of the phytogeography and the climate of the Andean-Patagonian Forest is provided and then the environmental conditions in the study area are described. These include the vegetation composition, local characteristics of the climate, climatic variation recorded during the winter months previous to the breeding seasons of *Elaenia albiceps* and along the summer months of the breeding seasons, and the interannual and seasonal variation of the abundance of food resources (ripe fruits and arthropods). These data allowed to determine that the environment where *E. albiceps* reproduced is a forest where the canopy is dominated by *Maytenus boaria* (Mayten) and the understory by *Berberis microphylla* (Box-leaved Barberry) and *Schinus patagonicus* (Laura). This type of forest is common in ecotone zones between the Patagonian forest and the Patagonian steppe. Furthermore, the environment is characterized by low night temperatures, scarce precipitations and winds that can be strong. Finally, the food offer during the breeding period of *E. albiceps* is composed by *B. microphylla* ripe fruits and an arthropod abundance that does not vary substantially during this period.

## 2.1. EL BOSQUE ANDINO PATAGÓNICO

### 2.1.1. Fitogeografía

El área de estudio se halla en la zona norte del Bosque Andino Patagónico y está ubicada en la porción más oriental (Fig. 2.1). Pertenece a la provincia del Bosque Valdiviano de la Subregión Subantártica de la Región Andina (Morrone 2001). Esta Subregión se extiende a ambos lados de la Cordillera de los Andes, desde los 37° S hasta el Cabo de Hornos, incluyendo el archipiélago del sur de Chile y Argentina (Morrone 2001). En Argentina abarca una estrecha franja en el oeste de las provincias de Neuquén, Río Negro, Chubut, Santa Cruz y Tierra del Fuego. Esta subregión limita hacia el este con la Subregión Patagónica, la cual consiste en una estepa arbustiva (Morrone 2001).



**Figura 2.1.** Extensión del Bosque Andino Patagónico en Argentina (área verde). El círculo rojo indica el sitio de estudio, ubicado en la porción oriental del bosque en el límite con la estepa patagónica.

El bosque patagónico es un bosque semicaducifolio frío y húmedo, cuyas especies de plantas aportan evidencia sobre la antigua conexión con bosques tropicales y subtropicales (Iglesias *et al.* 2011). Las plantas del bosque patagónico tienen un origen gondwánico, es decir de un ambiente con un clima templado cálido cuando Sudamérica se hallaba unida a Australia, Nueva Zelanda, Tasmania y la Antártida a fines del Cretácico, hace aproximadamente 65 m.a. (Iglesias *et al.* 2011, Ezcurra *et al.* 2014). Actualmente hay varios géneros de plantas del bosque patagónico que son evidencia de dicho origen, ya que también

se hallan distribuidos en las islas del sur del océano Pacífico (e.g., *Araucaria*, *Aristotelia*, *Discaria*, *Eucryphia*, *Lomatia*, *Nothofagus*, *Podocarpus*, *Pseudopanax*, Veblen *et al.* 1996). Además, el levantamiento de la Cordillera de los Andes a partir del Eoceno hasta alcanzar su máxima elevación alrededor de la mitad del Mioceno (i.e., hace 15 m.a.), tuvo un efecto de barrera sobre los vientos húmedos del oeste, generando climas desérticos en el lado oriental de la cordillera (Ezcurra *et al.* 2014). De esta manera, se desarrolló un extenso desierto que atraviesa Sudamérica, denominado la diagonal árida, el cual actuó como barrera biogeográfica aislando al bosque patagónico de los bosques subtropicales y tropicales de Sudamérica (Ezcurra *et al.* 2014). Hay varios géneros de plantas presentes tanto en el bosque patagónico como en los bosques subtropicales y tropicales de Sudamérica que representan evidencia de la conexión antigua entre estos bosques, como por ejemplo *Azara*, *Chusquea*, *Dasyphyllum*, *Drimys*, *Myrceugenia*, *Raphithamnus* y *Schinus* (Veblen *et al.* 1996).

### 2.1.2. Clima

El clima se caracteriza por el viento predominante del oeste (durante el 65-75 % de las observaciones diarias en el año, Paruelo *et al.* 1998) y por su intensidad, siendo la velocidad promedio anual entre 15 y 22 km/h. Además, la velocidad del viento es alta entre septiembre y enero y baja durante el invierno (Paruelo *et al.* 1998).

La temperatura media anual disminuye con la latitud, desde 12 °C en el norte de Patagonia hasta 3 °C en el extremo sur (Paruelo *et al.* 1998). Las corrientes marinas frías presentes en ambos océanos, la Humboldt en el Pacífico y la de las Malvinas, en el Atlántico, contribuyen al enfriamiento de la Patagonia por debajo de la temperatura media que habría sin ellas (Matteucci 2012). Además, dada la forma peninsular del Sur de Sudamérica, la influencia marina amortigua la continentalidad (Jimenez & Oliver 2005). De este modo, la amplitud térmica anual varía entre 16 °C en el norte de Patagonia y 5 °C en el extremo sur (Paruelo *et al.* 1998).

La Cordillera de los Andes ejerce una gran influencia en el clima, ya que constituye una barrera para las masas de aire húmedas que provienen del océano Pacífico (Paruelo *et al.* 1998, Ezcurra *et al.* 2014, Viale *et al.* 2019). Estas masas de aire ascienden rápidamente por el lado oeste de la Cordillera de los Andes y generan abundantes precipitaciones orográficas en Chile y en la parte alta de la cordillera en Argentina (Viale *et al.* 2019). Por el lado este de los Andes las precipitaciones se reducen exponencialmente como consecuencia de la menor humedad de las masas de aire que descienden (Jobbágy *et al.* 1995, Paruelo *et al.* 1998). Se genera así un gradiente de precipitación que varía desde los 4000 mm anuales en las partes más altas de la cordillera hasta los 600 mm anuales en el límite del bosque con la estepa (Matteucci 2012), mientras que en la estepa las precipitaciones son menores a 200 mm anuales (Paruelo *et al.* 1998). Las precipitaciones se concentran en invierno (Jobbágy *et*

al. 1995) y su escasez durante el verano generan un déficit hídrico (Paruelo *et al.* 1998), a excepción de Tierra del Fuego, donde la influencia marítima contribuye a la ocurrencia de precipitaciones a lo largo del año (Matteucci 2012). La humedad relativa en la Patagonia es mayor en invierno (> 70 %) que en verano (50–60 %) (Beltrán 1997).

Otro factor que influye en el clima es el fenómeno de El Niño Oscilación del Sur (ENOS), el cual afecta principalmente la variabilidad interanual de las precipitaciones (Penalba & Ribera 2016). Durante la fase de El Niño las precipitaciones invernales son mayores que lo normal mientras que en el verano las precipitaciones son más bajas y la temperatura es más alta (Beltrán 1997). Al contrario, durante la fase denominada La Niña, las precipitaciones de invierno y primavera tienden a ser más bajas y la temperatura es más alta que lo normal (Kitzberger & Veblen 2003), mientras que durante el verano las precipitaciones son más abundantes (Beltrán 1997).

### 2.1.3. Vegetación

El clima es un factor importante en la distribución de las especies y las formaciones vegetales en el bosque patagónico, ya que la reducción de la temperatura en el gradiente norte–sur de la cordillera de los Andes genera una reducción de la riqueza de especies de plantas, mientras que el gradiente de precipitaciones oeste–este determina los tipos de bosque que pueden desarrollarse (Veblen *et al.* 1996). Acorde al gradiente de precipitaciones, se desarrolla un gradiente de vegetación desde un bosque lluvioso, bosque húmedo de *Nothofagus*, bosque xérico, bosque abierto y matorral hacia una estepa herbácea y arbustiva (Veblen *et al.* 2003). Los bosques lluviosos y sitios húmedos en alturas intermedias (800 – 1100 m.s.n.m) son dominados por el árbol perenne *Nothofagus dombeyi* (Coihue) (Veblen *et al.* 2003), mientras que *Nothofagus pumilio* (Lenga) forma bosques monoespecíficos caducifolios a mayor altitud (> 1100 m.s.n.m) (Veblen *et al.* 1996). Entre los 40 y 42° S en zonas con precipitaciones > 2500 mm anuales se encuentran bosques monoespecíficos de *Fitzroya cupressoides* (Alerce) y bosques mixtos de esta especie con *N. pumilio* y *N. dombeyi* (Kitzberger *et al.* 2000). El estrato arbustivo de los bosques lluviosos es dominado por *Chusquea culeou* (Caña Colihue) (Veblen *et al.* 1996). La especie caducifolia *Nothofagus antarctica* (Ñire) se halla en todo el gradiente, tanto en zonas inundables como en valles, laderas empinadas y en sitios más secos en las zonas de transición bosque-estepa (Veblen *et al.* 1996). En la parte norte del bosque patagónico se hallan bosques de *Araucaria araucana* (Araucaria, al norte de los 40° S) y *Austrocedrus chilensis* (Ciprés de la Cordillera, al norte de los 44° S) desde la porción de bosque húmedo hasta la porción de bosque xérico del gradiente de vegetación (Veblen *et al.* 1996). Hacia el este, en zonas de menor precipitación (1000 – 1500 mm anuales), estas especies forman bosques monoespecíficos o coexisten con *Chusquea culeou*, arbustos como *Diostea juncea* (Retamo) y *Berberis spp.* y árboles como *Maytenus boaria* (Maitén), *Lomatia hirsuta* (Radal), *Embothrium coccineum* (Notro) y *Schinus*

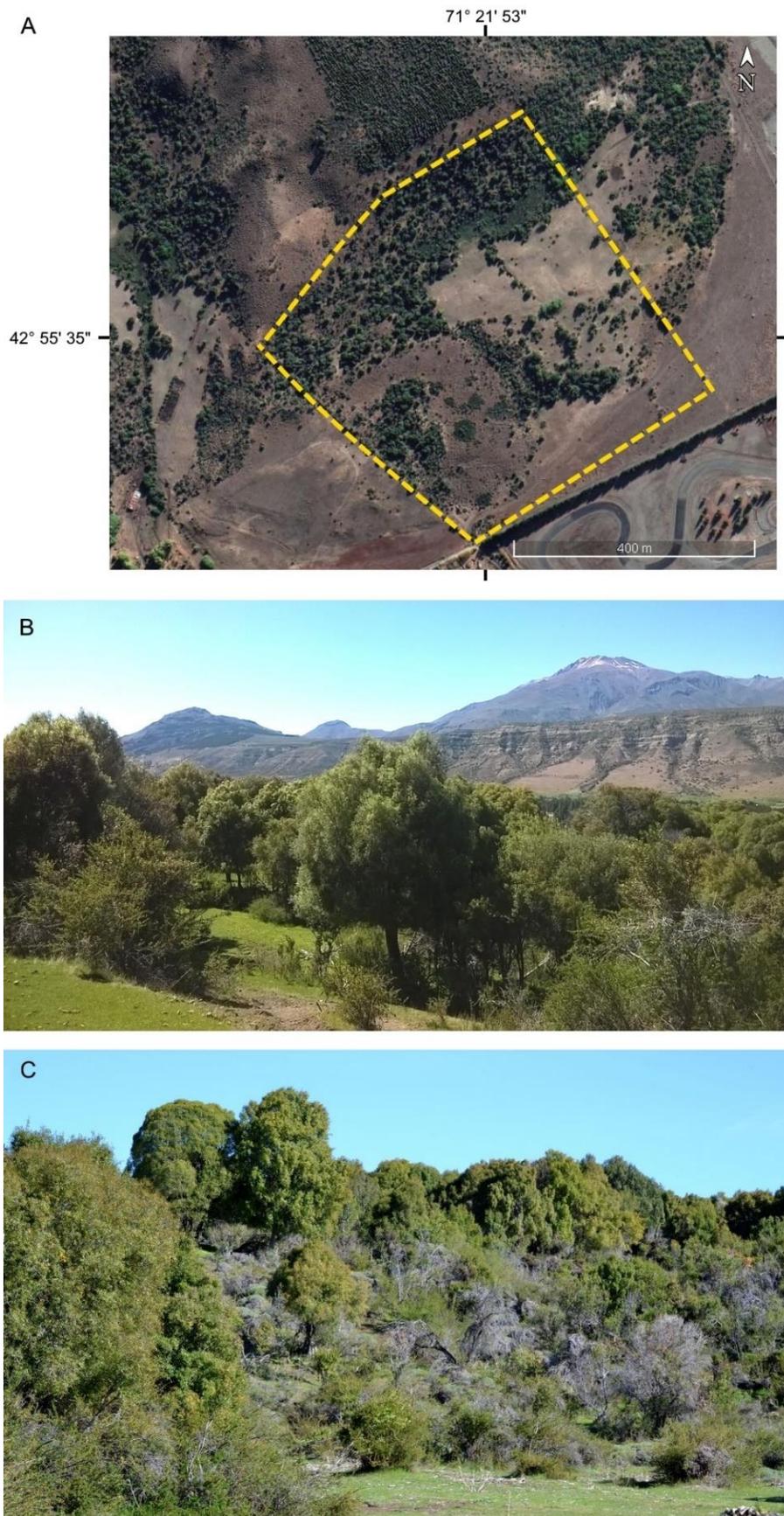
*patagonicus* (Laura) (Mermoz *et al.* 2005, Kitzberger 2012). Con una mayor disminución de la precipitación más hacia el este (< 1000 mm anuales) se encuentra la zona de ecotono en la que se produce la transición del bosque a la estepa (Kitzberger 2012). En esta zona el estrato arbustivo está dominado por *Mullinum spinosum* (Neneo) y se encuentran bosques abiertos o pequeños fragmentos de bosque de *A. chilensis* y *N. antarctica*, mientras que en los sitios de mayor elevación se hallan bosques de *N. pumilio* (Kitzberger 2012). Además, son comunes los bosques dominados por *M. boaria* en una matriz de matorral (Roig 1998). Este tipo de bosque también puede encontrarse en las riberas de los cursos de agua, en valles, en sitios pastoreados y como comunidad sucesional posterior a incendios en el lado oriental de la cordillera de los Andes (Donoso & Wendler 1985, Dimitri *et al.* 1997, Kitzberger & Veblen 1999).

## 2.2. ÁREA DE ESTUDIO: CAÑADÓN FLORIDO

El sitio de estudio se halla dentro de la estancia Cañadón Florido (42°55'35" S, 71°21'53" O), ubicada próxima a la ciudad de Esquel, provincia de Chubut, Argentina. En la estancia se seleccionó un área de 20 hectáreas, dentro de la cual hay parches de bosque de diferentes tamaños (Fig. 2.2). Los muestreos para estudiar los factores que afectan el éxito reproductivo de *Elaenia albiceps* se realizaron desde mediados de octubre hasta principios de marzo desde 2014 hasta 2018.

### 2.2.1. Composición de la vegetación

Para caracterizar la composición y cobertura de especies de plantas en Cañadón Florido se llevó a cabo un muestreo de la vegetación en 224 sitios dentro de diferentes parches de bosque en la parcela de estudio. En cada uno de estos sitios se muestreó la vegetación sobre cuatro transectas de 10 m de largo orientadas en las principales direcciones cardinales. Sobre cada transecta se midió en 20 puntos al azar, separados por una distancia  $\geq 20$  cm, las especies de plantas que contactaban una varilla dispuesta verticalmente (Milesi 2006). Entonces, en cada sitio se podían registrar datos de toques de la vegetación en hasta 80 puntos (ver Capítulo 5 para más detalles del método). Utilizando la cantidad de toques de la vegetación en las cuatro transectas se determinó en cada sitio el porcentaje de cobertura horizontal de cada especie de planta, a partir de la proporción de toques de cada especie con la varilla respecto a la cantidad total de toques posibles. Luego, se calculó el valor promedio de cobertura de cada especie en el área de estudio empleando los 224 sitios muestreados.



**Figura 2.2.** Parcela de estudio dentro de la estancia Cañadón Florido, donde se observan los parches de bosque en los cuales se realizaron los muestreos (A, imagen de Google Earth), vista general del área de estudio dentro de uno parche de bosque (B) y vista general del área de estudio desde afuera de los parches de bosque (C).

El bosque de Cañadón Florido está constituido principalmente por *Berberis microphylla* (Calafate), *S. patagonicus* y *M. boaria* (Fig. 2.3). Es un bosque bajo, ya que la altura promedio del dosel es de 5 m. Si bien *S. patagonicus* tiene una cobertura similar a la de *M. boaria* (Fig. 2.3), muchos de los individuos son de pequeño porte y se encuentran formando parte del estrato arbustivo junto con *B. microphylla*, por lo cual el estrato arbóreo está dominado por *M. boaria*. Con menor cobertura (entre 3 y 8 %) se hallan la enredadera *Mutisia spinosa* (Reina Mora), la cual frecuentemente se observó creciendo sobre individuos de *B. microphylla* y *S. patagonicus*, y el arbusto *M. spinosum* (Fig. 2.3). Con coberturas entre 1 y 3 % se hallan el árbol *Discaria chacaye* (Chacay de la Cordillera), los arbustos *Ochetophila trinervis* (Chacay), *Ribes cucullatum* (Zarzaparrilla) y la especie exótica *Rosa rubiginosa* (Rosa Mosqueta) (Fig. 2.3). Otras 14 especies de plantas presentes en el sitio de estudio tuvieron una cobertura menor al 1 %, entre ellas *N. antarctica* y *A. chilensis* (Fig. 2.3).

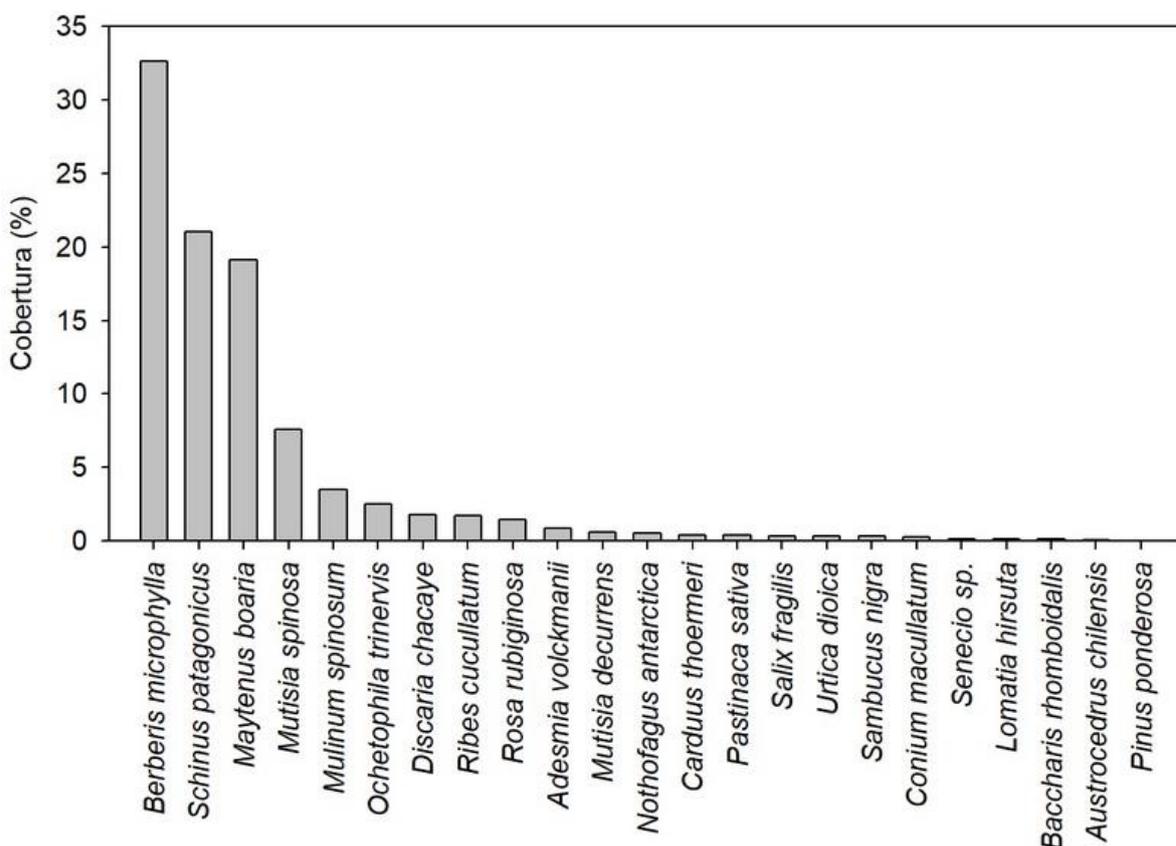


Figura 2.3. Porcentaje de cobertura de cada una de las especies de plantas presentes en Cañadón Florido.

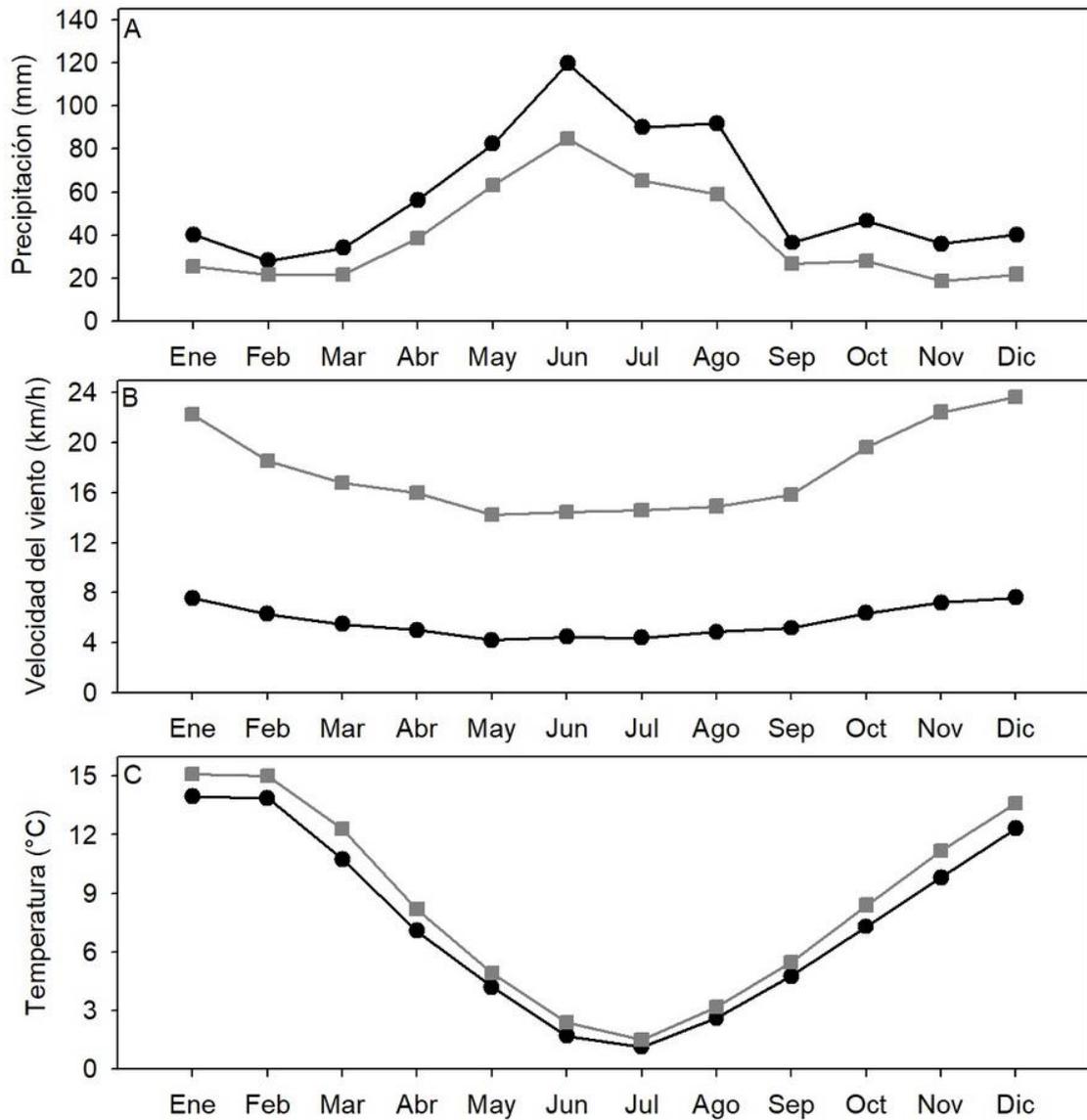
### 2.2.2. Clima

Existen dos estaciones meteorológicas cercanas a Cañadón Florido: la estación meteorológica de Río Percey (operada por Hidroeléctrica Futaleufú S.A.) ubicada a 9 km hacia el NO del sitio de estudio en una zona de bosque y la estación meteorológica del Aeropuerto

de Esquel (operada por el Servicio Meteorológico Nacional) ubicada a 18 km hacia el NE del sitio de estudio en la estepa patagónica. De acuerdo con la estación meteorológica de Río Percey, la precipitación anual en la zona es de 704 mm (promedio de 20 años de registros, desde 1998 hasta 2017), mientras que el valor informado por la estación meteorológica del Aeropuerto de Esquel es de 478 mm (promedio de 20 años de registros, desde 1998 hasta 2017). A pesar de la diferencia, el patrón de precipitaciones a través de los meses es similar en las dos estaciones meteorológicas (Fig. 2.4). Debido al gradiente de precipitaciones de oeste a este en la zona cordillerana de la Patagonia (Pruel *et al.* 1998), el cual muestra una reducción exponencial de las precipitaciones a cortas distancias de la cordillera (Jobbágy *et al.* 1995), el valor anual de las precipitaciones en Cañadón Florido puede ser distinto al reportado por las estaciones meteorológicas cercanas. Por lo tanto, se empleó la fórmula de Jobbágy *et al.* (1995) que permite estimar la precipitación anual en cualquier localidad del noroeste de Chubut. Esta fórmula tiene en cuenta la distancia entre el sitio y el meridiano 72° (cima de la cordillera) y la reducción exponencial de las precipitaciones. La precipitación anual estimada para Cañadón Florido fue de 698 mm, la cual es más similar a la reportada por la estación meteorológica de Río Percey que la del Aeropuerto de Esquel. Por otro lado, los patrones de variación anual del viento y la temperatura son similares entre las dos estaciones meteorológicas, aunque presentan mayores valores en la estación meteorológica ubicada en el Aeropuerto de Esquel (Fig. 2.4). No obstante, dado que la estación meteorológica de Río Percey se halla en un valle en una zona boscosa al igual que el sitio de estudio, para caracterizar el clima local se decidió utilizar los datos de precipitación, temperatura y viento de esta estación (período 1998-2017). Además, para los meses invernales (abril-septiembre) previos a cada temporada reproductiva y para cada temporada reproductiva de *E. albiceps* en el bosque patagónico (octubre-marzo) se evaluó la ocurrencia de alguna anomalía en las variables climáticas mencionadas, considerando como anomalía a un valor de la variable climática mayor a un desvío estándar del promedio histórico para esa variable.

La temperatura promedio anual en el sitio de estudio es de 7,5 °C. Las temperaturas promedio diarias más altas se registran en enero y febrero, mientras que el mes con la temperatura más baja del año es julio (Fig. 2.5). La temperatura promedio de verano (diciembre-febrero) es de 13,4 °C y la de invierno (junio-agosto) es de 1,8 °C. La temperatura mínima diaria puede descender por debajo de los 0 °C en cualquier día del año, siendo muy frecuente este descenso durante los meses de otoño e invierno.

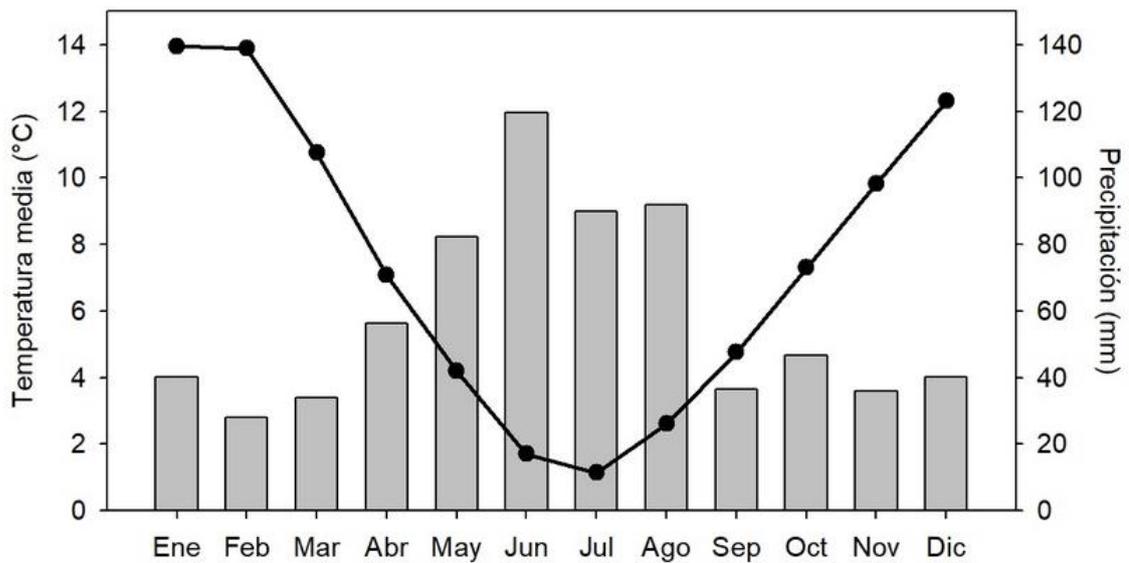
Las precipitaciones promedio anuales son de 704 mm. Durante el período 1998-2017 las precipitaciones variaron entre 363 y 1092 mm anuales, con un coeficiente de variación de 24,5 %. Las precipitaciones se concentran en meses invernales, produciéndose el 54,5 % de las precipitaciones entre mayo y agosto, período durante el cual son comunes las nevadas, mientras que entre septiembre y abril las precipitaciones son escasas (Fig. 2.5). Junio es el mes de mayor abundancia de precipitaciones y febrero es el mes más seco (Fig. 2.5).



**Figura 2.4.** Precipitación (A) y velocidad del viento mensual (B) en el área de estudio correspondiente al período 1998-2017 según datos de la estación meteorológica de Río Percey (círculos) y del Aeropuerto de Esquel (cuadrados). La temperatura promedio mensual (C) corresponde al período 1998-2017 de la estación meteorológica de Río Percey y al período 1981-2010 del Aeropuerto de Esquel.

La velocidad promedio anual del viento en el área de estudio es de  $5,7 \pm 1,9$  km/h. Las velocidades más altas del viento se producen entre noviembre y enero, mientras que entre mayo y julio las velocidades del viento son más bajas (Fig. 2.4B). Las ráfagas pueden superar los 40 km/h.

De esta manera, el clima en el área de estudio es de tipo mediterráneo (clima Csb según la clasificación climática de Köppen, Ahrens 2010) y se caracteriza por tener un invierno lluvioso y un verano seco. Por la relación entre la temperatura y la precipitación, el período húmedo se extiende entre mayo y agosto, mientras que el período seco está comprendido entre septiembre y abril, siendo frecuente el déficit hídrico durante los meses más calurosos (diciembre-febrero, Fig. 2.5).

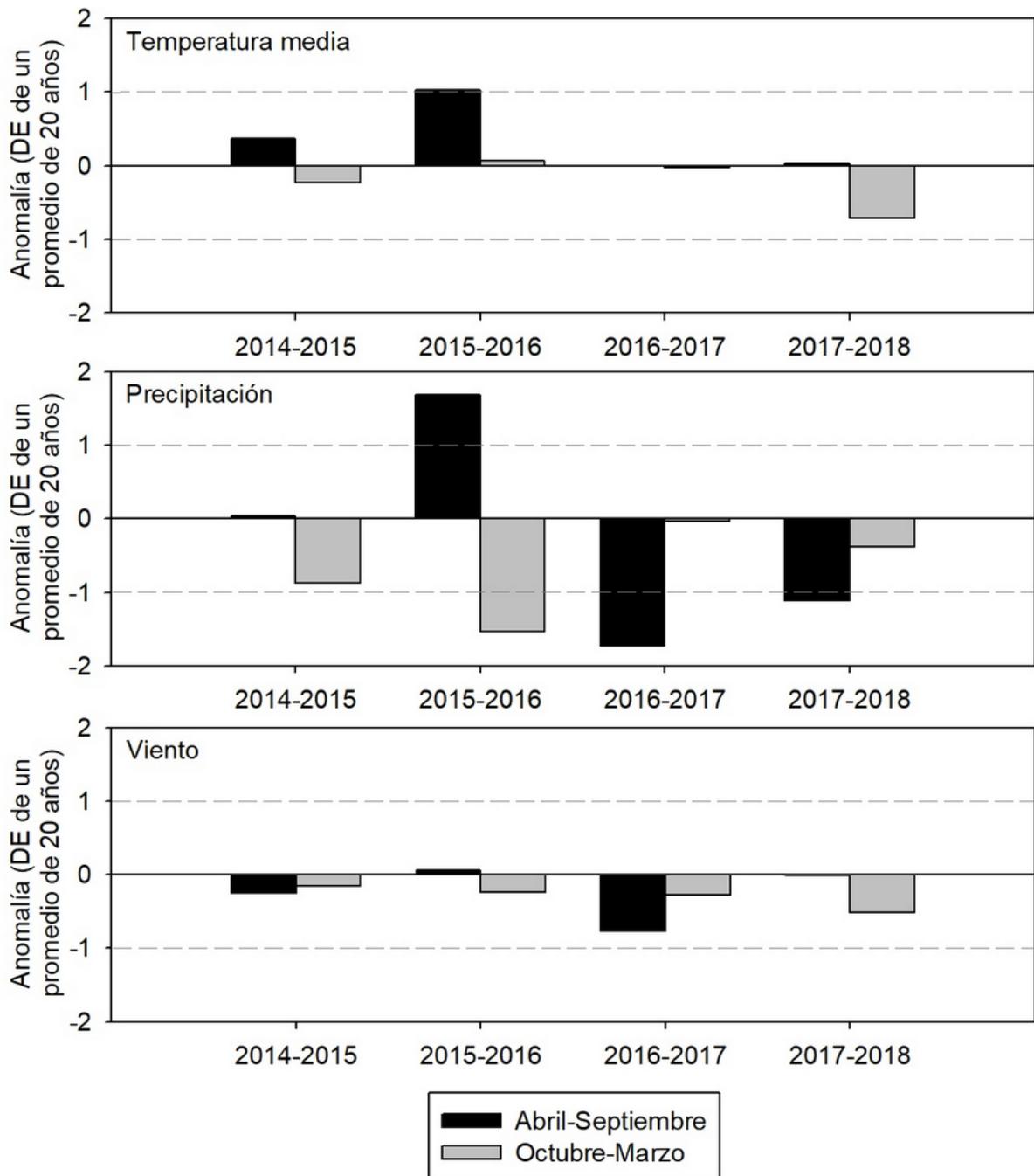


**Figura 2.5.** Climatograma del área de estudio, elaborado con los datos registrados por la estación meteorológica de Río Percey durante 20 años (período 1998–2017). Se muestra la variación de la temperatura (línea) y la precipitación (barras) a lo largo del año.

Durante las cuatro temporadas reproductivas (octubre-marzo) que se estudió a *E. albiceps* en Cañadón Florido la temperatura promedio fue de  $11,1 \pm 0,2$  °C, la temperatura mínima diaria fue  $4,2 \pm 0,3$ ° C con temperaturas mínimas absolutas de  $-5,7$  °C, la temperatura máxima diaria fue de  $18,5 \pm 0,6$  °C con temperaturas máximas absolutas de  $33,5$  °C y la amplitud térmica diaria promedio fue de  $14,7 \pm 0,7$  °C, siendo la mayor oscilación térmica diaria registrada de  $28$  °C. Durante los meses invernales (abril-septiembre) previos a la llegada de *E. albiceps* en la temporada 2015/2016 se registró una anomalía de la temperatura media, la cual fue superior al valor promedio de temperatura ( $3,6 \pm 0,6$ °C) para esos meses (Fig. 2.6).

La abundancia promedio de precipitaciones durante las temporadas estudiadas fue de  $145,8 \pm 72,9$  mm. Los meses invernales previos a la temporada 2015-2016 fueron más húmedos que lo normal ( $476,5 \pm 126,1$  mm, Fig. 2.6), mientras que los meses estivales de la temporada reproductiva 2015-2016 fueron más secos que lo normal ( $224,2 \pm 111,5$  mm, Fig. 2.6). Por otro lado, los meses invernales previos a las temporadas 2016-2017 y 2017-2018 fueron más secos que lo normal (Fig. 2.6).

El viento promedio durante las temporadas reproductivas fue de  $6,0 \pm 0,3$  km/h. No se registraron velocidades del viento diferentes del valor normal durante los meses invernales ( $4,7 \pm 1,5$  km/h) previos a cada temporada reproductiva ni tampoco durante los meses estivales ( $6,6 \pm 2,2$  km/h) de cada temporada (Fig. 2.6).



**Figura 2.6.** Anomalías de las variables climáticas durante cada una de las temporadas reproductivas que se estudió a *E. aliceps* en Cañadón Florido. Los valores están expresados como desvíos estándar del promedio de un período de 20 años (1998-2017) de registro de datos en la estación meteorológica de Río Percey para la temperatura media, precipitación y velocidad del viento durante los meses invernales previos a la llegada de *E. aliceps* al área de estudio (abril-septiembre) y durante los meses estivales que esta ave se halla presente en el área (octubre-marzo).

### 2.2.3. Abundancia de recursos alimenticios

En el bosque patagónico la mayoría de las plantas produce frutos entre noviembre y mayo (Smith-Ramírez & Armesto 1994, Dzendoletas *et al.* 2003, Lediuk *et al.* 2014), pudiendo algunas ofrecer frutos incluso hasta en invierno (Lediuk *et al.* 2014) o durante todo el año

(Dzendoletas *et al.* 2003). Por otro lado, los artrópodos se hallan presentes durante todo el año en el bosque patagónico (Gönc 2013). La abundancia y diversidad de los artrópodos se asocian con la temperatura media, de tal manera que durante la primavera-verano son mayores que durante el otoño-invierno (Gönc 2013). Teniendo en cuenta la mayor abundancia de estos recursos durante la primavera-verano, que es el período durante el cual *E. albiceps* se encuentra en el bosque patagónico (Cueto & Gorosito 2018), se evaluó la oferta de recursos alimenticios durante la reproducción de esta especie en Cañadón Florido.

**FRUTOS MADUROS.** Se midió la abundancia de frutos maduros en las cuatro especies de plantas que producen frutos carnosos en el área de estudio durante la primavera-verano. Para ello, se seleccionaron 10 individuos de *B. microphylla*, 10 de *M. boaria*, 10 de *S. patagonicus* y 10 de la especie exótica *Sambucus nigra* (Sauco). Para cada especie se buscaron individuos de tamaño grande y similar, que no posean follaje con indicios de estar afectado (e.g., hojas marchitas, con hongos o cicatrices de agallas). A su vez, se seleccionaron plantas distribuidas en toda el área de estudio, evitando individuos próximos entre sí para que los datos de abundancia de frutos sean independientes. Dado que *M. boaria* es una especie dioica, para poder diferenciar los sexos se observó la corteza de los árboles (Donoso & Wendler 1985). La corteza del árbol macho tiene fisuras longitudinales anchas, de unos 5–6 cm que se desprenden en placas, mientras que la corteza del árbol hembra tiene fisuras longitudinales angostas de 2–3 cm y son firmes, por lo que no se desprenden (Donoso & Wendler 1985). De esta manera, solo se seleccionaron individuos femeninos de la especie para estimar la abundancia de frutos maduros. Los individuos monitoreados de cada especie fueron los mismos durante todos los años de muestreo, a excepción de los individuos de *S. patagonicus*. Durante la temporada 2015/2016 los individuos que se siguieron no produjeron frutos y algunos aun retenían sus frutos del año anterior. Por lo tanto, a partir de la temporada 2016/2017 el estudio de la fenología se realizó en otros 10 nuevos individuos.

El estudio de la fenología de las especies se inició en octubre 2015. Una vez por semana se registraron las distintas etapas fenológicas (foliación, botón floral, floración, fructificación, maduración de los frutos) con el fin de determinar la semana en que comenzaba a haber frutos maduros. La estimación de la abundancia de frutos maduros por planta se realizó utilizando una escala semi-cuantitativa basada en Saracco *et al.* (2004) de la siguiente manera: 0 = sin frutos maduros, 1 = 1-10 frutos maduros, 2 = 11-50 frutos maduros, 3 = 51-100 frutos maduros, 4 = 101-500 frutos maduros, 5 = 501-1000 frutos maduros, 6 = 1001-5000 frutos maduros, 7 = 5001-10000 frutos maduros, 8 = más de 10000 frutos maduros. Para que el valor estimado sea un buen indicador de la abundancia de frutos por planta, en cada ocasión de muestreo y en cada individuo se comenzaba contando la cantidad de frutos en unas pocas ramas y luego se extrapolaba el valor al resto de la planta teniendo en cuenta la cantidad

aproximada de ramas que tenía. Dado que el valor promedio de las categorías no sería informativo del valor promedio de abundancia de frutos (*i.e.*, no es posible asignar un valor del número de frutos ofrecidos a un valor promedio de 5,2 en la escala utilizada), el valor de la categoría de abundancia asignada a cada planta se transformó al valor medio correspondiente al rango de cada categoría (*e.g.*, a un individuo con categoría de abundancia 4 se le asignó una abundancia promedio de 300 frutos maduros, mientras que a un individuo de la categoría 8 se le asignó un valor de 10001 frutos maduros). Luego se estimó un valor promedio de abundancia de frutos maduros por planta para el muestreo de cada semana.

*B. microphylla* produce frutos carnosos de tipo baya. En Cañadón Florido su fructificación comienza a mediados de octubre y a partir de los primeros días de diciembre empiezan a madurar sus primeros frutos, los cuales permanecen hasta mediados de febrero (Fig. 2.7). La mayor oferta de frutos maduros se produce durante los primeros días de enero (Fig. 2.7). En la temporada 2015/2016 hubo frutos maduros desde la segunda semana de diciembre hasta finales de enero (Fig. 2.7). Durante la temporada 2016/2017 hubo frutos maduros desde los primeros días de diciembre hasta mediados de febrero, mientras que durante 2017/2018 los frutos maduros estuvieron disponibles entre la segunda semana de diciembre y mediados de febrero (Fig. 2.7). La abundancia de frutos durante la temporada 2015/2016 fue menor que en las siguientes dos temporadas (Fig. 2.7).

Los frutos de *M. boaria* son semillas envueltas por un arilo rojo carnosos. Esta especie comienza a fructificar a principios de noviembre, sus frutos maduran a partir de la última semana de enero y la mayor oferta se da entre fines de febrero y principios de marzo (Fig. 2.7). Durante la temporada 2016/2017 pudo observarse una mayor abundancia de frutos maduros por planta en comparación con las otras temporadas (Fig. 2.7).

Los frutos carnosos de *S. patagonicus* son drupas. Esta especie comienza a fructificar a principios de noviembre, sus frutos empiezan a madurar entre mediados de diciembre (temporada 2016/2017) y principios de enero (temporada 2017/2018) y la mayor oferta se produce a fines de enero (Fig. 2.7). La abundancia de estos frutos fue mayor durante 2017/2018 que durante 2016/2017 (Fig. 2.7).

*S. nigra* produce frutos carnosos de tipo baya. Comienza a fructificar a principios de diciembre, sus frutos maduran a partir de principios de febrero y la mayor oferta se da a fines de febrero (Fig. 2.7). Durante las tres temporadas reproductivas la abundancia de frutos por planta de *S. nigra* fue similar (Fig. 2.7).

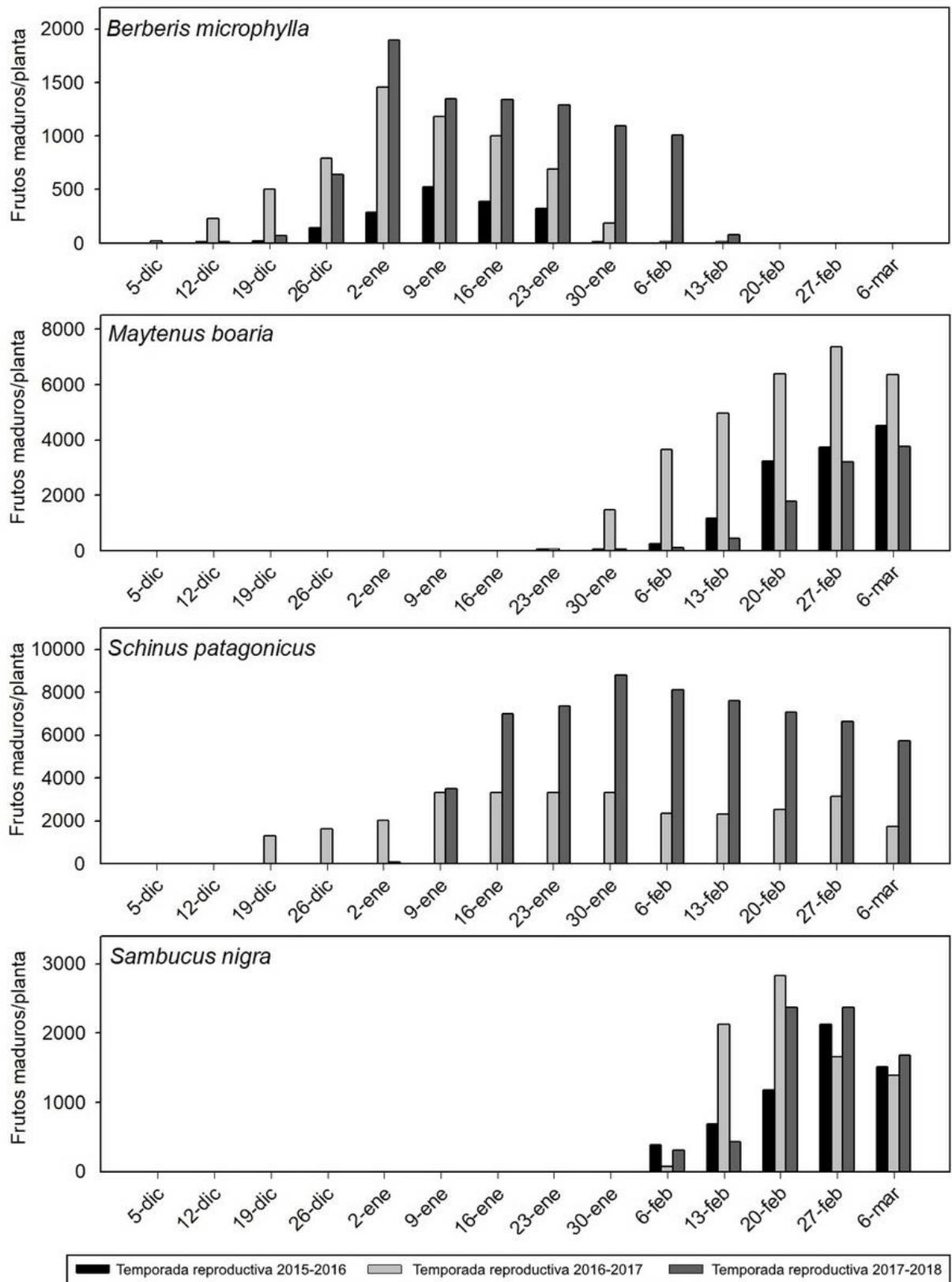
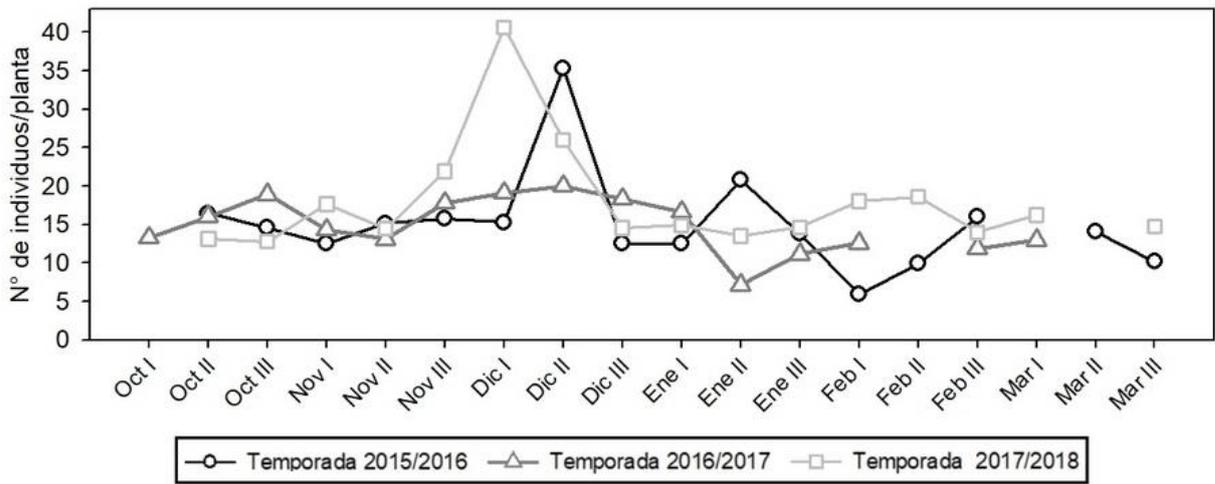


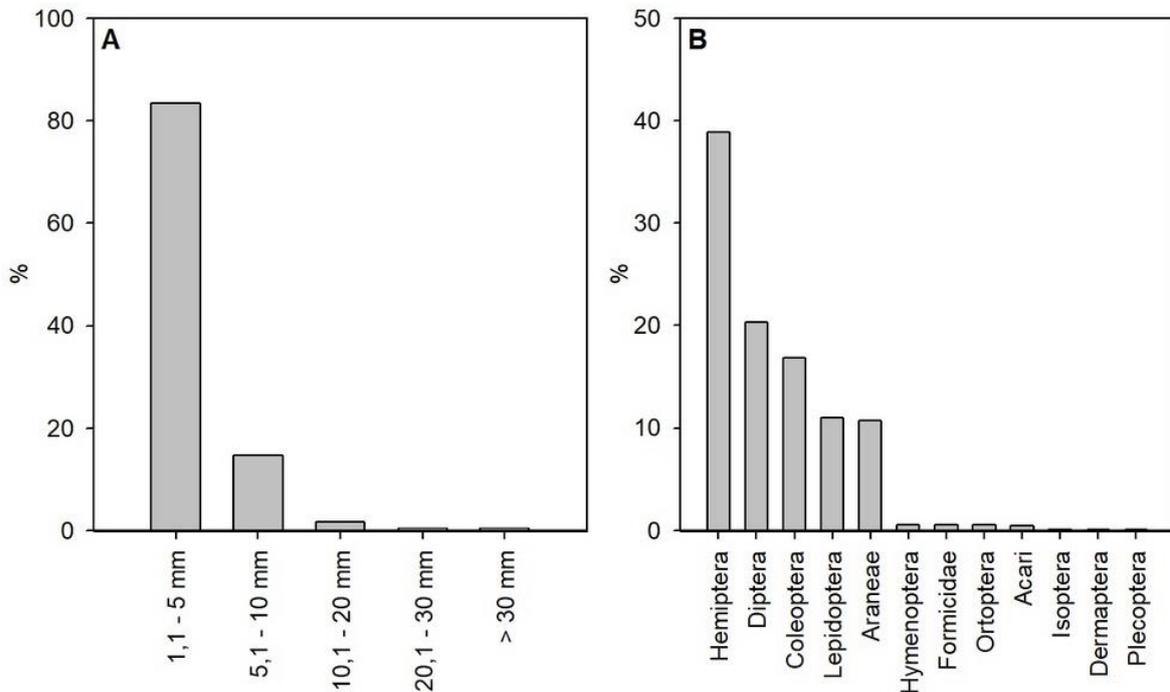
Figura 2.7. Abundancia semanal promedio de frutos maduros por planta.

ARTRÓPODOS. La abundancia de artrópodos fue medida desde octubre hasta marzo de las temporadas reproductivas 2015/2016, 2016/2017 y 2017/2018. Los muestreos se realizaron aproximadamente cada 10 días utilizando la técnica de golpeteo de la vegetación (Debandi 1999) sobre las especies de plantas leñosas dominantes en el área de estudio: *M. boaria* y *B. microphylla*. Cada vez que se realizó un muestreo se seleccionaron 15 individuos de cada especie recorriendo la totalidad del área de estudio. Los individuos seleccionados eran de un tamaño similar y con copas frondosas. Cada planta fue sometida a una serie de golpes utilizando una vara de madera, orientados de manera tal que los artrópodos cayeran dentro de una bandeja de plástico (60 cm de largo x 40 cm de ancho x 6 cm de profundidad). La base de la bandeja tenía una perforación de 5,2 cm de diámetro a la cual se ajustaba un frasco plástico de 100 cm<sup>3</sup>, donde se acumulaban los artrópodos que iban cayendo. Los artrópodos fueron sacrificados utilizando un insecticida (Raid® Casa y Jardín) y en el mismo día fueron clasificados en el laboratorio por Orden. Durante los muestreos no fueron capturados adultos de Lepidoptera, pero se hallaban presentes en el área, por lo que la abundancia de este Orden corresponde a las orugas. Las hormigas (Formicidae) fueron contabilizadas por separado del resto del Orden Hymenoptera (que incluye abejas, abejorros y avispas), mientras que los ácaros no fueron diferenciados por Orden, sino que se los clasificó a todos dentro de la Subclase Acari. A los fines de evaluar la abundancia de artrópodos para *E. albiceps* se consideraron solo los individuos que eran mayores a 1 mm de largo, ya que ese es el tamaño mínimo de presas consumidas por otras especies de aves de tamaño similar (e.g., *Parus caeruleus*, *P. major*, *P. cristatus*, Díaz *et al.* 1998; *Stigmatura budytoides*, Guerra Navarro 2016). Además, los artrópodos fueron clasificados por tamaño según cinco categorías del largo del individuo: 1,1–5 mm, 5,1–10 mm, 10,1–20 mm, 20,1–30 mm y > 30 mm. Para cada muestreo se estimó la abundancia promedio total de artrópodos y de cada Orden por planta y se describió la variación estacional y anual de los Órdenes más abundantes.

Durante las tres temporadas de muestreo de artrópodos se recolectaron 22419 individuos. Entre principios y mediados de diciembre se pudo observar un aumento de la abundancia de artrópodos (temporadas 2015/2016 y 2017/2018), mientras que en el resto de la temporada se mantuvo en valores similares (Fig. 2.8). La abundancia promedio de artrópodos fue de  $15,9 \pm 1,7$  artrópodos por planta por muestreo. La mayoría de los artrópodos no superó los 5 mm de longitud (Fig. 2.9A) y los artrópodos mayores a 10 mm mayoritariamente eran orugas y minoritariamente eran tóxicos, arañas, abejorros y avispas. El Orden de artrópodos más abundante fue Hemiptera, el cual duplicó las abundancias de Diptera y Coleoptera y cuatriplicó las abundancias de Lepidoptera y Araneae (Fig. 2.9B). Los demás Órdenes de artrópodos fueron poco abundantes, representando cada uno menos del 1 % de la cantidad total de artrópodos recolectados durante todos los muestreos (Fig. 2.9B).

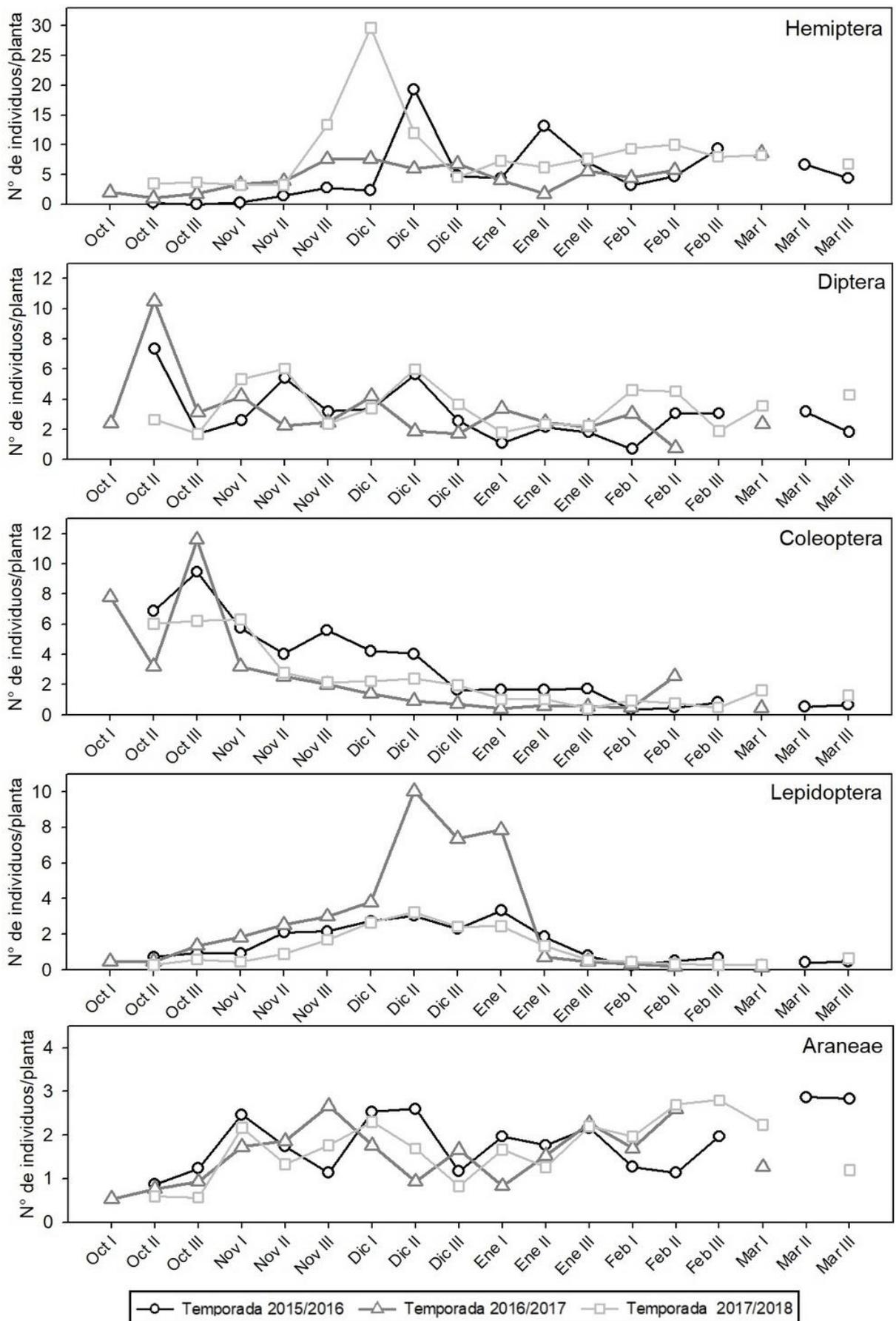


**Figura 2.8.** Variación estacional y por año de la abundancia total de artrópodos por planta en Cañadón Florido. Hacia finales de las temporadas algunos muestreos no fueron realizados por superposición con viajes de índole académica.



**Figura 2.9.** Distribución de frecuencias (en porcentaje) del tamaño (A) y grupo taxonómico (B) de los artrópodos colectados durante el estudio.

Con respecto a la variación estacional de la abundancia de artrópodos de los Órdenes más frecuentes, se observó que la abundancia de Hemiptera fue aumentando levemente desde octubre alcanzando un notable incremento en la primera mitad de diciembre en las temporadas 2015/2016 y 2017/2018, pero este patrón no se produjo en la temporada 2016/2017 (Fig. 2.10). La abundancia de Diptera fue similar a lo largo de la temporada reproductiva, aunque presentó un mayor valor durante mediados de octubre en las temporadas 2015/2016 y 2016/2017 (Fig. 2.10). La abundancia de Coleoptera fue mayor



**Figura 2.10.** Variación estacional y por año de la abundancia de artrópodos por planta de los Órdenes más abundantes en el área de estudio.

durante octubre y principios de noviembre en las tres temporadas reproductivas y luego disminuyó con el avance de la temporada, presentando una baja abundancia desde fines de diciembre (Fig. 2.10). La abundancia de Lepidoptera aumentó hacia mediados de diciembre en las tres temporadas reproductivas y luego disminuyó hasta alcanzar valores bajos desde fines de enero (Fig. 2.10). Durante la temporada 2016/2017 la abundancia de este Orden fue notablemente mayor en diciembre y principios de enero en comparación con las otras temporadas reproductivas (Fig. 2.10). La abundancia de Araneae se incrementó levemente desde octubre y a partir de noviembre se mantuvo sin muchas variaciones durante las tres temporadas reproductivas (Fig. 2.10).

#### 2.2.4. ¿Qué ambiente encuentra *E. albiceps* en Cañadón Florido?

Los parches de bosque en la parcela de estudio son los típicos bosques de *M. boaria* que se encuentran en la zona de ecotono entre el bosque patagónico y la estepa. Además, los parches de bosque son bastante homogéneos, ya que *B. microphylla*, *S. patagonicus* y *M. boaria* son las especies que mayor cobertura tienen en el área de estudio, mientras que casi todas las demás especies de plantas poseen coberturas menores al 5 %.

Las características del clima muestran que durante la temporada reproductiva las precipitaciones son escasas, el viento es frecuente y puede alcanzar velocidades altas y la temperatura, a pesar de alcanzar valores medios o altos durante el día, disminuye mucho durante la noche, pudiendo incluso en días de verano descender por debajo de los 0 °C. Por otro lado, analizando las condiciones climáticas previas y durante las cuatro temporadas reproductivas que se estudió la reproducción de *E. albiceps* se pudo apreciar que los meses invernales previos a la temporada 2015/2016 fueron más húmedos y cálidos que lo normal, mientras que los meses de primavera-verano de esa temporada fueron más secos que lo normal. Estas anomalías se corresponden con las condiciones climáticas generadas durante El Niño 2015/2016 (Santoso *et al.* 2017). Posteriormente, los meses invernales previos a las temporadas 2016/2017 y 2017/2018 fueron más secos que lo normal, pero los meses estivales estuvieron dentro del rango normal de precipitaciones.

En cuanto a la oferta de recursos alimenticios, *B. microphylla* no es la especie que mayor cantidad de frutos produce por planta, pero es la que mayor cobertura tiene en el área de estudio, por lo que puede ofrecer muchos frutos durante la primavera-verano. Además, esta especie ofrece frutos maduros durante el período que *E. albiceps* nidifica (ver Capítulo 3 y Capítulo 4). Las otras tres especies que producen frutos maduros en Cañadón Florido ofrecen una mayor cantidad de frutos por planta, pero tienen una menor cobertura que *B. microphylla*. *M. boaria* y *S. nigra* fructifican hacia finales del período que *E. albiceps* se encuentra en Patagonia, ofreciendo frutos cuando los individuos se están preparando para la migración de otoño. La cobertura de *S. nigra* es muy baja en el bosque (Fig. 2.3), pero *E.*

*albiceps* consume muy frecuentemente los frutos de los pocos individuos de esta especie presentes en el área. *S. patagonicus* fructifica de manera asincrónica cada año, comenzando en distintas fechas y no todos los individuos lo hacen cada año. Sus frutos pueden estar disponibles hacia fines del período en el que nidifica *E. albiceps* y cuando se está preparando para migrar.

La abundancia total de artrópodos no varió notablemente entre años, aunque se observó una mayor abundancia a principios de diciembre en algunas temporadas. No obstante, se observaron variaciones de los Órdenes de artrópodos a lo largo de la temporada. Por ejemplo, la mayor abundancia de Coleoptera fue a principios de la temporada, cuando las plantas estaban en la etapa de floración. La mayoría de los individuos capturados de este Orden eran hallados dentro de las flores. La mayor abundancia de Diptera también se registró a principios de la temporada, por lo que estos dos Órdenes de artrópodos podrían constituir recursos alimenticios para la recuperación de *E. albiceps* luego del viaje migratorio. Por otro lado, el aumento de la abundancia de orugas y de Hemiptera en diciembre podría asociarse con la foliación de *M. boaria*, que empieza a mediados de octubre y se extiende hasta fines de diciembre. Además, la maduración de frutos a principios de diciembre podría promover el incremento de Hemiptera, dado que los individuos de este Orden suelen alimentarse del jugo de los frutos y también colocan sus huevos dentro de estos (Briones *et al.* 2012).

En resumen, *E. albiceps* se reproduce en un bosque dominado por *M. boaria*, *S. patagonicus* y *B. microphylla*. En este sitio durante la primavera y verano se desarrolla la estación seca del año, las temperaturas nocturnas pueden ser bajas, la amplitud térmica diaria puede ser grande y el viento suele alcanzar altas velocidades en algunos momentos del día. Estas condiciones podrían influenciar el desempeño de la nidificación de las aves. Además, entre octubre y marzo de cada año hay una oferta de frutos carnosos de cuatro especies y varios Órdenes de artrópodos que los individuos de *E. albiceps* pueden usar en distintas etapas (e.g., recuperación del viaje migratorio de primavera, reproducción y preparación para la migración de otoño) de su estadía en esta parte del Bosque Andino Patagónico.

# Capítulo 3: Características de la biología reproductiva

---

## Resumen

El estudio de la biología reproductiva de las aves brinda información útil para formular teorías sobre la evolución de los caracteres de historia de vida. El objetivo de este capítulo es describir los parámetros reproductivos de *E. albiceps*. Durante cuatro años (desde 2014/2015 hasta 2017/2018) se monitorearon 114 nidos y se anillaron 449 individuos capturados con redes de niebla. Los resultados obtenidos muestran que esta especie presentó protandria, divorcio entre años, baja filopatría y nuevos intentos de nidificación cuando fracasó el primero. El ciclo de nidificación duró 36 días. Los nidos tenían paredes gruesas y a veces eran decorados con plumas. El tamaño de puesta fue de  $2,26 \pm 0,54$  huevos y disminuyó con el avance de la temporada reproductiva, al igual que el número de volantones. El éxito de nidificación fue de 34,2 % y la depredación fue la principal causa de fracaso de los nidos (62,3 %). La desincronización entre machos y hembras en la migración de primavera podría ser una de las causas de divorcio, mientras que la mayor dispersión natal de las aves de un año de edad con respecto a la dispersión reproductiva de los adultos podría reducir la probabilidad de endogamia. La reducción del tamaño de puesta con el avance de la temporada podría ser consecuencia del costo energético para las hembras que realizan otra puesta luego del fracaso del primer intento de nidificación, la reducción del recurso alimenticio disponible utilizado para alimentar a los pichones y el compromiso entre la reproducción actual y la posibilidad de futuros eventos reproductivos. Esta especie construyó nidos más grandes que los de sus congéneres tropicales, lo cual podría deberse al clima más frío del Bosque Andino Patagónico, mientras que es la primera vez que se observa que una especie del género *Elaenia* decora sus nidos. Este comportamiento no parece estar relacionada con un efecto anti-depredatorio. Sería necesario que se profundicen los estudios sobre biología reproductiva de las especies del género *Elaenia* para poder entender la evolución de los caracteres de historia de vida en este grupo y realizar comparaciones más completas en el Neotrópico.

## Abstract

The study of breeding biology of birds brings useful information to propose theories about evolution of life history traits. The aim of this chapter is to describe the reproductive parameters of *E. albiceps*. During four breeding seasons (from 2014/2015 to 2017/2018) 114 nests were monitored and 449 individuals were captured and ringed using mist nets. The results obtained here show the existence of protandry, an interannual divorce, a low philopatry (12.1 %) and more than one nesting attempt if the first nest fails. The nesting cycle lasted 36 days. Nests had thick walls and sometimes were decorated with feathers. Clutch size was  $2.26 \pm 0.54$  eggs and decreased along the breeding season as did the number of fledglings. Reproductive success was 34.2 % and predation was the main cause of nest failure (62.3 %). The asynchrony of spring migration between males and females could be one of the causes of divorce in this species, whereas the longer natal dispersion of yearlings respect to the breeding dispersion of adults could reduce the inbreeding probability. The seasonal reduction in clutch size could be a consequence of the energetic cost for the females that lay another clutch after failing their first nesting attempt, the reduction of the food resources used to feed nestlings and a trade-off between the current reproduction and the possibility of future breeding events. Furthermore, this species built nests bigger than their congeners, which may be due to the colder weather of the Andean-Patagonian Forest. While the decoration of its nests seems not to be related to an anti-predatory effect. It would be necessary more breeding biology studies of species belonging to the *Elaenia* genus to understand life history trait evolution in this group and make more complete comparisons of bird species through the Neotropics.

Palabras claves: divorcio, fenología de la reproducción, filopatría, Fío-fío silbón, nidificación, parámetros reproductivos, tamaño de puesta

### 3.1. INTRODUCCIÓN

El estudio de la biología reproductiva de las aves incluye, entre otras cosas, caracterizar las diferentes etapas de la reproducción (*i.e.*, la construcción del nido, la puesta e incubación de los huevos y el período de crecimiento de los pichones) y el éxito reproductivo (Xiao *et al.* 2017). Los estudios de este tipo brindan datos importantes que ayudan a formular teorías acerca de la evolución de los caracteres de historia de vida de las aves (Martin 2004). Entonces, estos estudios deberían formar la base de las investigaciones ornitológicas, principalmente en aquellas especies con escasos conocimientos sobre su biología (Capítulo 1).

El éxito reproductivo de las aves es afectado principalmente por la depredación, ya que esta es la causa más frecuente de pérdida de nidos a escala global (Remeš *et al.* 2012). Se ha reportado que las aves pueden reducir el impacto de la depredación mediante múltiples intentos de nidificación (Farnsworth & Simons 2001). La cantidad de intentos realizados depende tanto de la duración de la temporada reproductiva como de la tasa de depredación (Farnsworth & Simons 2001). Mientras más larga sea la temporada reproductiva y mayor sea la tasa de depredación, mayor es la cantidad de puestas realizadas, con tamaños de puesta pequeños y más uniformes (Farnsworth & Simons 2001). Por otro lado, mientras más corta sea la temporada reproductiva y menor sea la tasa de depredación, menor es la cantidad de puestas realizadas, con tamaños de puesta iniciales más grandes y una reducción del tamaño de las puestas subsiguientes (Farnsworth & Simons 2001). Esta última estrategia permite observar una reducción estacional del tamaño de puesta, la cual ha sido reportada en especies residentes y migratorias (Dhondt *et al.* 2002, Winkler *et al.* 2014, Segura *et al.* 2015).

Mediante el estudio de la biología reproductiva también se puede evaluar el divorcio y la filopatría en las aves. El divorcio en aves ocurre cuando uno de los miembros de la pareja se reproduce con un individuo diferente estando su antigua pareja presente en la población (Choudhury 1995). Hay varios factores que pueden promover el divorcio en las aves (ver Choudhury 1995), pero los más frecuentemente reportados son: 1) que la pareja se separa si fracasaron en el evento reproductivo anterior (Dubois & Cézilly 2002). El fracaso podría ser un indicador de la mala calidad de la pareja o del territorio de ese individuo, entonces el cambio de pareja aumentaría su probabilidad de éxito reproductivo (Culina *et al.* 2015); 2) en especies migratorias el cambio de pareja es promovido también por la diferencia en las fechas de arribo de los miembros de una pareja en el siguiente año (Arai *et al.* 2009, Gilsenan *et al.* 2017). Esto se debería a que la supervivencia durante la migración es baja (Silllett & Holmes 2002) y por lo tanto habría mucha incerteza sobre la probabilidad de que un individuo pueda encontrar a su pareja del año anterior y a su vez un importante costo de retrasar su reproducción por esperarla (Choudhury 1995). Por lo tanto, la desincronización en la migración de primavera entre los miembros de las parejas llevaría a que en la siguiente temporada reproductiva cada

uno forme nuevas parejas, incluso aun cuando ambos miembros sobreviven y regresan al mismo sitio a reproducirse (Arai *et al.* 2009, Stutchbury *et al.* 2016).

La filopatría natal consiste en que los individuos residen permanentemente en su área de nacimiento o regresan a la misma para reproducirse luego de un período de ausencia (Newton 2008). La filopatría natal ha sido informada para varias especies de aves, siendo mayor en especies residentes ( $10,5 \pm 10,3$  % de los individuos regresaron a su sitio natal a reproducirse, rango = 0 – 39,7 %, n = 11 especies) que en especies migratorias ( $2,7 \pm 3,4$  % de los individuos regresaron, rango = 0 – 11,5 %, n = 29 especies, Weatherhead & Forbes 1994). Además, la filopatría natal puede ser diferente entre sexos, siendo mayor en los machos que en las hembras cuando el sistema de apareamiento es monogámico (Payevsky 2016). En estos casos, los machos se mantendrían dentro o cerca de sus territorios natales, ya que estarían familiarizados con recursos importantes (*e.g.*, alimento y sitios de nidificación) que pueden defenderlos durante la competencia contra otros machos y que son necesarios para atraer hembras para reproducirse (Payevsky 2016). Mientras que las hembras obtendrían beneficios dispersándose mayores distancias, evaluando la calidad de los machos y territorios disponibles (Payevsky 2016). No obstante, la filopatría natal podría aumentar la endogamia, cuyos costos son la reducción de la producción y viabilidad de los juveniles (Newton 2008).

A pesar de la abundancia e importancia de *Elaenia albiceps* en el Bosque Andino Patagónico (Capítulo 1), la información disponible acerca de su biología reproductiva es escasa y poco detallada. En general se trata de descripciones (en algunos casos basados en pocas observaciones) sobre el tamaño del nido (Jara *et al.* 2019), los materiales usados para construirlos (Altamirano *et al.* 2012, de la Peña 2013) y el tamaño de puesta (de la Peña 2013, Jara *et al.* 2019). Por lo tanto, el objetivo de este capítulo es describir los parámetros reproductivos de *E. albiceps* a través de: I) las fechas de llegada e inicio de la reproducción, II) la fidelidad o divorcio de parejas de un año al siguiente, III) el porcentaje de filopatría natal en la especie y la condición reproductiva de los individuos que regresan a su sitio de nacimiento, IV) los reintentos de nidificación, V) el ciclo de nidificación de la especie en el Bosque Andino Patagónico, VI) el tamaño de puesta y su variación a lo largo de la temporada reproductiva y VII) la productividad anual de volantones.

## 3.2. MÉTODOS

### 3.2.1. Muestreo de aves

Se llevó a cabo un muestreo mediante la técnica de captura-marcado-recaptura utilizando redes de niebla. Los muestreos se realizaron a intervalos de 10-15 días desde principios de octubre (antes de que los individuos de *E. albiceps* arriben al área de estudio)

hasta principios de enero en la temporada reproductiva 2014/2015, hasta mediados de marzo en las temporadas reproductivas 2015/2016 y 2016/2017 y hasta principios de abril en la temporada 2017/2018. Las aves fueron capturadas con 10 redes de niebla de 12 m de largo y 3 m de altura (38 mm de malla), las cuales fueron dispuestas al azar y separadas entre sí por 75-100 m. Las redes se abrieron después del amanecer durante 4,5 horas en promedio (rango: 2,5 – 8,5 horas), dependiendo de las condiciones climáticas del día de muestreo (*i.e.*, evitando condiciones adversas como lluvia, viento y temperaturas muy bajas o muy altas). Se trabajó con dos grupos de redes, siendo cada grupo colocado en fragmentos de bosque distintos dentro del área de estudio (para más detalles ver Cueto & Gorosito 2018). En cada ocasión de muestreo las redes de cada grupo fueron ubicadas en el mismo lugar, alternando los grupos de redes cada vez que se realizaba un muestreo. Las aves capturadas por primera vez fueron marcadas con anillos de aluminio numerados y con combinaciones únicas de anillos de colores, para su posterior identificación en el campo. Además, se les tomó cinco medidas morfológicas: peso, largo del ala, largo de la cola, largo del tarso y largo del culmen (desde la punta anterior de la nariz hasta la punta del pico). Se usó una balanza digital ( $\pm 0,1$  g) para registrar el peso, una regla ( $\pm 1$  mm) para medir la longitud del ala y la cola y un calibre digital ( $\pm 0,01$  mm) para medir el largo del tarso y del pico. A cada individuo capturado en cada temporada reproductiva se le registró el grado de desarrollo de la protuberancia cloacal en base a 4 niveles (0: sin protuberancia, 1: pequeña, 2: mediana, 3: grande, Ralph *et al.* 1996) y grado de desarrollo del parche de incubación en base a 5 niveles (0: sin parche, 1: parche liso, 2: parche vascular, 3: parche arrugado, 4: parche en muda, Ralph *et al.* 1996). Debido a que la especie es monomórfica en cuanto al plumaje, se diferenciaron los sexos en función de las recomendaciones de Cueto *et al.* (2015). Los juveniles fueron diferenciados de los adultos por la ausencia de cresta blanca y la coloración del plumaje, el cual es más pálido y blanquizco y presentan bandas alares amarillentas, mientras que en los adultos las bandas alares son blanquizcas (Povedano & Bisheimer 2016). Para todos los individuos capturados o recapturados se registró la ubicación de la red en la que fueron atrapados.

### 3.2.2. Búsqueda y monitoreo de nidos

Desde fines de octubre hasta fines de febrero de 2014/2015, 2015/2016, 2016/2017 y 2017/2018, se realizó una búsqueda intensiva de nidos de *E. albiceps* siguiendo el método propuesto por Martin & Geupel (1993). Cada nido encontrado fue georreferenciado y una cinta de color fue colocada en una rama a 10 m del nido para ubicarlo en visitas sucesivas. Los nidos fueron monitoreados siguiendo protocolos estandarizados (Ralph *et al.* 1996). Los nidos fueron visitados diariamente para inspeccionar su estado, hasta que la nidificación finalizó exitosamente (*i.e.*, uno o más pichones lograron volar y abandonar el nido) o fracasó. Como causas de fracaso de la nidificación se consideraron la destrucción del nido (*e.g.*, por el

ganado o por caída de ramas), muerte de pichones por inanición, huevos no fecundados y depredación. Se consideró como nidos depredados a aquellos nidos activos que posteriormente eran hallados vacíos antes de la fecha estimada de abandono por parte de los pichones y cuando se hallaban huevos rotos o pichones lastimados dentro o alrededor del nido. La frecuencia de visitas no provocó que los adultos abandonaran el nido. Además, se tuvo precaución de constatar que no hubiese potenciales depredadores al momento de realizar la inspección de los nidos. Se consideró como éxito reproductivo al porcentaje de nidos exitosos respecto al total de nidos en los que se inició la puesta.

Se registraron la fecha en que cada nido comenzó a ser construido o fue hallado por primera vez y la fecha de la puesta del primer huevo (la cual fue usada para establecer el inicio de la reproducción), la fecha del final de la puesta junto con el número total de huevos, las fechas de eclosión del primer y último huevo, el número de pichones presentes (se diferenció a cada pichón identificándolos con franjas de marcador indeleble en distintas partes del tarso), la fecha en que los volantones abandonaron el nido y el número de volantones, o la fecha en que el nido fracasó por alguna causa y la fecha del último día en que el nido estuvo activo. Dichos datos se usaron para determinar la fecha de inicio y de fin de las distintas etapas del ciclo de nidificación y la duración de las etapas de construcción del nido, puesta de huevos, incubación y crecimiento de pichones.

Desde el inicio de la puesta cada huevo fue numerado y se le midió la longitud y el ancho usando un calibre de 0,01 mm de precisión y se pesó con una balanza digital de 0,1 g de precisión. Debido a que los huevos comienzan a perder peso por difusión de vapor de agua con el paso de los días (Hoyt 1979), solo se utilizó el peso de aquellos huevos medidos durante la puesta. El volumen de los huevos se estimó usando la fórmula de Hoyt (1979):  $\text{volumen} = 0,51 \times \text{largo del huevo} \times (\text{ancho del huevo})^2$ . Los pichones fueron pesados cuando nacieron y antes de que abandonen el nido. También antes de que abandonen el nido fueron anillados y se les tomó las mismas medidas morfológicas que a los adultos. El anillado de los pichones y su posterior recaptura permitió evaluar el grado de filopatría natal y medir la dispersión natal, calculada como la distancia entre el nido donde nació el individuo y el sitio donde fue recapturado en la siguiente temporada reproductiva. Asimismo, se midió la dispersión reproductiva de los adultos identificados con anillos de colores como la distancia entre el nido de un adulto en la temporada reproductiva anterior y su nido en la temporada reproductiva siguiente. Estos datos se emplearon para determinar si hay diferencias entre ambas medidas de dispersión y entre sexos.

Cuando los pichones tenían 2-3 días y 10-11 días de edad, los nidos fueron filmados con mini-cámaras durante 45-90 minutos, alrededor del mediodía, lo cual permitió identificar el tipo de alimento que los adultos llevaban a los pichones.

Luego de finalizada la nidificación, a cada nido se le midió el diámetro externo e interno, la altura externa y la profundidad. Varios nidos fueron recolectados y desarmados en el laboratorio para determinar los materiales con los que fueron construidos.

### **3.2.3. Evaluación de múltiples intentos de nidificación**

Para evaluar si los individuos realizan más de un intento de nidificación durante la misma temporada reproductiva se realizó un seguimiento de cada uno de los adultos identificados con nido activo. Si los padres del nido no habían sido anillados durante las sesiones de redes, se procedió a colocar una red de 6 m de largo y 2,5 m de altura (36 mm de malla) en su territorio y se los atrajo usando un modelo de la especie y reproduciendo sus vocalizaciones. A los individuos capturados se les tomó las mismas medidas que a los capturados durante los muestreos con redes y se les colocó anillos metálicos y de colores. Luego, monitoreando los nidos se determinó si un mismo individuo era dueño de distintos nidos durante una misma temporada. Adicionalmente, se revisó la base de datos de individuos capturados con redes de niebla con el fin de determinar si durante una temporada las hembras capturadas por primera vez con parche de incubación y que eran recapturadas pasadas varias semanas se encontraban con un parche de incubación en un estadio anterior al de su primera captura, lo cual es un indicador de otro intento de nidificación (Ralph 1996). Por ejemplo, una hembra capturada por primera vez con parche de incubación arrugado (que indica que tiene pichones que ya no necesitan de su termorregulación) y en una siguiente recaptura se encontraba con un parche de incubación vascular (lo cual indica que se halla incubando) (Bailey 1952, Ralph 1996).

### **3.2.4. Estimación de parámetros reproductivos**

Para cada una de las cuatro temporadas reproductivas se estimaron una serie de parámetros reproductivos. Se estimó el éxito de huevos como el número de huevos que eclosionaron sobre el número de huevos puestos, utilizando todos los nidos hallados durante la puesta. El éxito de eclosión fue estimado como el número de huevos que eclosionaron respecto al número de huevos de la nidada, utilizando solo aquellos nidos hallados durante la puesta y que no sufrieron reducción de la nidada ni depredación durante la incubación. El éxito de pichones se estimó como el número de volantones producidos sobre el número de huevos que eclosionaron. Se estimó la fecundidad como el número de pichones por hembra (*i.e.*, cada nido representa una hembra reproductiva). La producción anual de volantones fue estimada como el número de volantones sobre el número de nidadas.

Para determinar la causa de fracaso de la eclosión, se esperó que transcurran unos cuatro o cinco días luego de la fecha estimada de eclosión o de la fecha en la que eclosionaron

los últimos huevos del nido para proceder a abrir los huevos que no eclosionaron y revisar su contenido. Se consideró que un huevo no eclosionó por infertilidad cuando al romperlo se hallaba la yema intacta, sin vasos sanguíneos o la yema solidificada. Se consideró que un huevo no eclosionó por muerte del pichón cuando al romperlo se encontraba totalmente o parcialmente desarrollado, pero sin vida.

### 3.2.5. Cálculo de variables del ciclo de nidificación

Para determinar la duración de las distintas etapas del ciclo de nidificación de *E. albiceps* solo se consideraron los nidos que habían sido hallados antes del inicio de la etapa en evaluación y que sobrevivieron hasta que finalizó. Se consideró que la etapa de construcción duró desde que se halló el nido en las primeras instancias de construcción (*i.e.*, nidos apenas construidos hasta un 10 %) hasta que se colocó el primer huevo. La duración de la puesta se calculó como la diferencia de días entre la fecha de puesta del primer huevo y la fecha de puesta del último huevo. La duración de la incubación se consideró como la diferencia de días entre la fecha de puesta del último huevo y la eclosión del último huevo. El tiempo de permanencia de los pichones en el nido se calculó como la diferencia de días entre la fecha de eclosión del primer huevo y la fecha en la que el último pichón abandonó el nido. Se calculó el promedio  $\pm$  desvío estándar para cada una de las etapas. Luego, conociendo los valores promedios de la duración de las etapas del ciclo de nidificación, se estimó hacia atrás las fechas en las que se inició la reproducción para aquellos nidos que fueron encontrados después de la puesta del primer huevo y que sobrevivieron un cambio de etapa de nidificación (*i.e.*, de puesta a incubación o de incubación a etapa de pichones), con el fin de determinar cuándo comienza el período reproductivo en cada año y su duración, considerando como el fin del período reproductivo a la fecha en el que el último nido de cada temporada reproductiva estuvo activo.

### 3.2.6. Análisis estadísticos

Los cambios en el tamaño de puesta fueron evaluados con un modelo lineal generalizado (GLM) con distribución de errores de Poisson y función de enlace *log*, utilizando como variables predictoras el año (2014/2015, 2015/2016, 2016/2017, 2017/2018), el día juliano de inicio de la puesta (1° de diciembre corresponde al día juliano 1) y la interacción entre ambas variables. Se partió de un modelo completo incluyendo todas las variables. Debido a que hubo subdispersión ( $\hat{c} = 0,07$ ), se efectuó una corrección de los errores estándar usando un quasi-GLM (Zuur *et al.* 2009). Se evaluó la significancia de las variables con pruebas de devianza, eliminando aquellas que resultaban estadísticamente no significativas.

Las comparaciones *a posteriori* se realizaron con una prueba de Tukey. Para determinar diferencias estadísticamente significativas se estableció un error de Tipo I ( $\alpha$ ) de 0,05.

La variación de la cantidad de volantones producidos con el avance de la temporada reproductiva se evaluó con un GLM con distribución de errores de Poisson, utilizando como variable predictora el día juliano de inicio de la puesta. No se incluyó el año como variable predictora debido al pequeño tamaño de muestra, por lo cual se juntaron los datos de las cuatro temporadas reproductivas. Hubo subdispersión ( $\hat{c} = 0,20$ ), por lo que se efectuó una corrección de los errores estándar usando un quasi-GLM. La significancia de la variable predictora se evaluó con una prueba de devianza.

Para realizar comparaciones de los parámetros reproductivos entre las distintas temporadas reproductivas, se utilizó un modelo quasibinomial para el éxito de huevos ( $\hat{c} = 1,82$ ), un GLM con distribución de errores binomial para el éxito de eclosión, un modelo quasibinomial para el éxito de pichones ( $\hat{c} = 1,76$ ), un GLM con distribución de errores de Poisson para la fecundidad y un quasi-GLM ( $\hat{c} = 1,33$ ) para la producción anual de volantones.

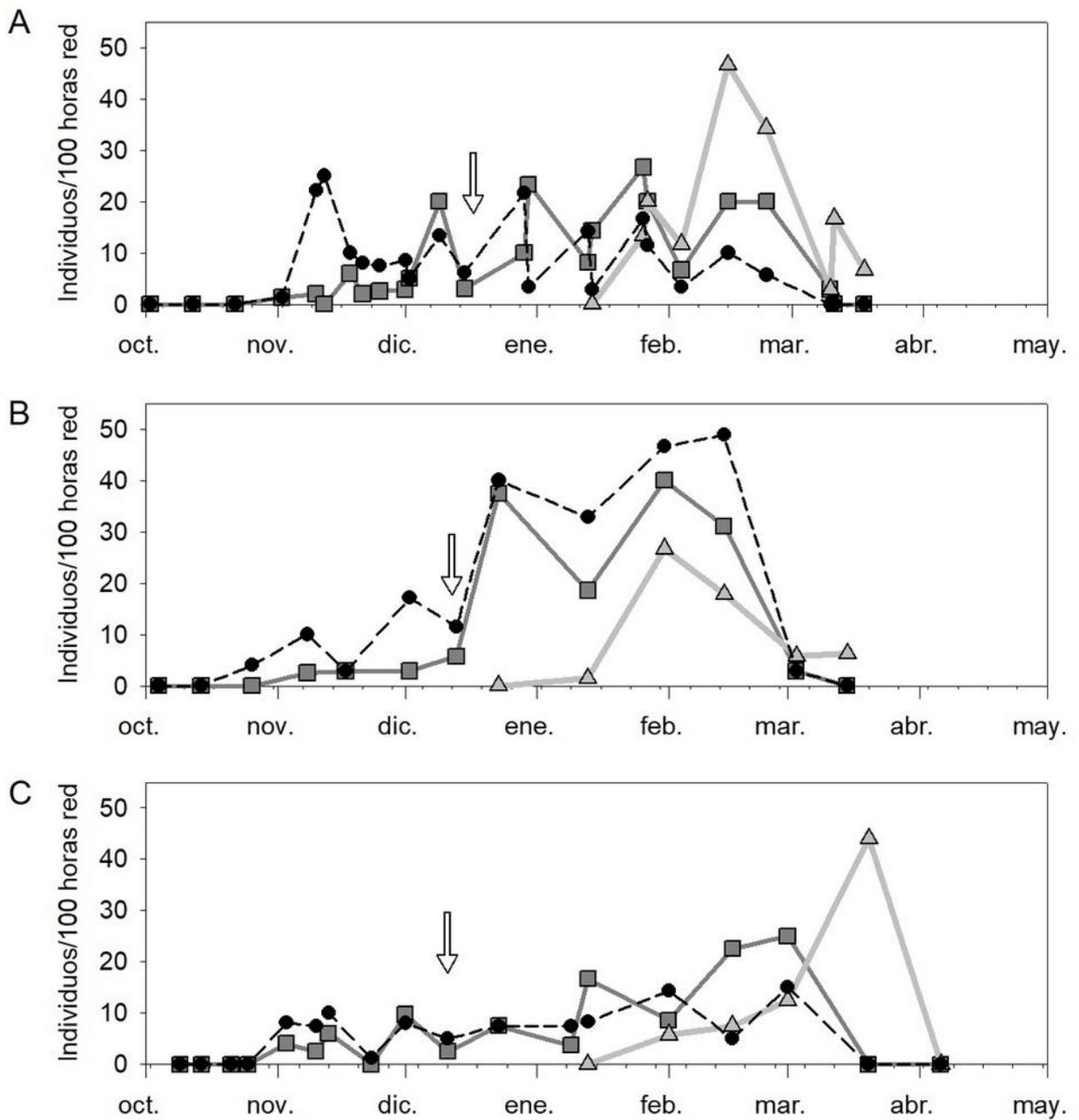
Los resultados de las variables analizadas se presentan como el promedio  $\pm$  desvío estándar. Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el software R versión 3.5.3 (R Core Team 2019).

### 3.3. RESULTADOS

#### 3.3.1. Descripción de la reproducción

##### 3.3.1.1. Arribo y partida de las aves

Los machos de *E. albiceps* comienzan a llegar al sitio de reproducción desde mediados de octubre, mientras que las hembras comienzan a principios de noviembre (Fig. 3.1). Entre mediados y fines de febrero se capturaron los últimos machos y hembras y ocasionalmente fueron capturados algunos adultos de ambos sexos en marzo (Fig. 3.1). Sin embargo, en algunos años los machos abandonaron primero el área de reproducción (Fig. 3.1A). Entre mediados de enero y principios de febrero comenzaron a capturarse juveniles y permanecieron hasta finales de marzo, mientras que durante abril no se capturaron individuos (Fig. 3.1C).



**Figura 3.11.** Abundancia de machos (círculos), hembras (cuadrados) y juveniles (triángulos) capturados cada 100 horas red en las temporadas reproductivas 2015/2016 (A), 2016/2017 (B) y 2017/2018 (C). Las flechas indican la fecha de puesta del primer huevo en cada temporada.

### 3.3.1.2. Divorcio y filopatría

Durante las cuatro temporadas reproductivas se anillaron a los dos miembros de 34 parejas y nunca se observaron parejas compuestas por los mismos individuos en distintas temporadas reproductivas. Se pudo comprobar el divorcio efectivo en cuatro casos, ya que cambiaron de pareja estando su compañero del año anterior presente. En dos casos cambiaron de pareja al año siguiente, mientras que en los otros dos uno de los miembros no fue encontrado al año siguiente, pero se lo observó con una nueva pareja dos años después.

También se encontraron 10 casos de divorcio aparente, ya que un miembro de la primera pareja se observó con un nuevo compañero en el año siguiente, pero no se pudo constatar que el otro estuviera presente en el área de estudio. En los casos de divorcio efectivo y aparente no se encontró una relación con el éxito reproductivo de la pareja anterior (parejas divorciadas con éxito reproductivo en la temporada anterior = 57,1 %, parejas divorciadas con fracaso reproductivo en la temporada anterior = 42,9 %,  $n = 14$ , prueba binomial de igualdad de proporciones:  $\chi^2_{1,0.05} = 0,07$ ,  $p = 0,79$ ).

Durante la temporada reproductiva 2014/2015 22 pichones abandonaron los nidos, de los cuales seis fueron recapturados en las siguientes temporadas reproductivas, es decir que presentaron una filopatría natal del 27,3 % (Tabla 3.1). Tres de estos individuos fueron recapturados en la temporada reproductiva siguiente a la que nacieron (*i.e.*, tenían un año de edad, Tabla 3.1). Dos eran machos, presentaban desarrollada la cresta blanca de la cabeza y se hallaban maduros reproductivamente con protuberancia cloacal desarrollada (grado 1 y 2). El otro individuo era una hembra que también presentaba la cresta blanca de la cabeza y tenía un parche de incubación arrugado, lo cual indica que se hallaba en la etapa final de la nidificación. Otros dos individuos (una hembra y un macho) fueron recapturados cuando tenían dos años de edad (Tabla 3.1) y una hembra fue recapturada a los dos y tres años de edad (Tabla 3.1). Durante la temporada reproductiva 2015/2016 11 pichones abandonaron los nidos y solamente uno de ellos fue recapturado en la siguiente temporada (filopatría natal de 9,1 %). Fue un macho, presentaba el plumaje adulto y se hallaba maduro reproductivamente (grado de protuberancia cloacal 1, Tabla 3.1). Durante la temporada reproductiva 2016/2017 10 pichones abandonaron los nidos y ninguno de ellos fue recapturado en 2017/2018. De los pichones nacidos en el sitio de estudio en promedio el 12,1 % regresaban al siguiente año para reproducirse.

Se estimó la dispersión natal para cuatro individuos, una hembra y tres machos (Tabla 3.1). La hembra regresó en la temporada reproductiva siguiente a la de su nacimiento a casi el doble de distancia que la de los machos (380 m,  $n = 1$  vs  $182,7 \pm 57,1$  m,  $n = 3$ , respectivamente, Tabla 3.1). La dispersión natal de los machos fue mayor que la dispersión reproductiva de los machos adultos (dispersión natal =  $182,7 \pm 57,1$  m,  $n = 3$ ; dispersión reproductiva =  $26,9 \pm 10,1$  m,  $n = 7$ ; prueba *t* de Welch:  $t = 4,30$ ,  $p = 0,04$ ). También para las hembras fue mayor la dispersión natal (dispersión natal = 380 m,  $n = 1$ ; dispersión reproductiva =  $35,3 \pm 20,8$  m,  $n = 3$ ), pero no se dispone de datos suficientes para realizar la comparación estadística. La dispersión reproductiva no difirió entre sexos (prueba *t* de Welch:  $t = 3,18$ ,  $p = 0,56$ ).

**Tabla 3.1.** Listado de juveniles nacidos en el sitio de estudio y que regresaron para reproducirse en las siguientes temporadas reproductivas. El estado reproductivo 0 indica para ambos sexos que el individuo no se hallaba en condición reproductiva, protuberancia pequeña (1), mediana (2) y grande (3) para machos y parche de incubación liso (1), vascularizado (2), arrugado (3) y en muda (4) para hembras. Para los individuos > 1 año no es posible informar la dispersión natal ya que dicha dispersión tendría adicionada la dispersión reproductiva correspondiente a la primera temporada de reproducción del individuo (se indica con \_\_\_).

Individuo	Fecha de eclosión	Fecha de recaptura	Sexo	Edad (años)	Estado reproductivo	Dispersión natal (m)
B5679	20/12/2014	13/01/2016	H	1	3	380
B5672	30/12/2014	23/12/2016	H	2	1	___
B5693	28/1/2015	3/3/2017	H	2	4	___
		1/12/2017	H	3	0	___
B5665	24/12/2014	9/12/2015	M	1	1	246
B5669	24/12/2014	13/01/2016	M	1	2	135
B5777	3/1/2016	31/1/2017	M	1	1	167
B5695	1/2/2015	17/11/2016	M	2	0	___

### 3.3.1.3. Fenología de la reproducción

Desde la llegada de las primeras hembras hasta que se inicia la puesta de huevos transcurre un poco más de un mes ( $39 \pm 5,6$  días,  $n = 3$  temporadas reproductivas, Fig. 3.1). Considerando las cuatro temporadas reproductivas, la fecha más temprana en la que se inició la puesta del primer huevo fue el 5 de diciembre y el último nido activo fue observado el 3 de marzo (Tabla 3.2). El período reproductivo de *E. albiceps* dura  $77 \pm 12$  días (Tabla 3.2).

Tres nidos fueron hallados en los inicios de la construcción: dos de ellos fueron hallados a principios de la temporada reproductiva y tardaron siete días en ser construidos, mientras que uno fue hallado después de mediados de la temporada reproductiva y su construcción demandó cinco días. En promedio *E. albiceps* tardaría 6,3 días en construir sus nidos (Tabla 3.3). El resto de los nidos hallados presentaban entre 40 y 90 % de la estructura construida y tardaron  $2,4 \pm 1,2$  días (rango: 1 – 5,  $n = 35$ ) en terminar de ser construidos. La puesta puede durar entre dos y cuatro días, dependiendo de la cantidad de huevos que se coloquen (Tabla 3.3). La duración promedio de la incubación fue de 14 días, extendiéndose en algunos casos hasta los 15 días (Tabla 3.3). El tiempo de permanencia promedio de los pichones en el nido fue de 13,8 días, pudiendo extenderse hasta 17 días (Tabla 3.3). La nidificación de *E. albiceps* dura aproximadamente 36 días, desde el inicio de la construcción del nido hasta que el último pichón lo abandona (Tabla 3.3).

**Tabla 3.2.** Duración del período reproductivo de *E. albiceps*, considerando la fecha de puesta del primer huevo y la fecha del último nido activo.

Temporada	Fecha de puesta del primer huevo	Fecha del último nido activo	Duración del período reproductivo (días)
2014/2015	05/12/2014	03/03/2015	88
2015/2016	17/12/2015	15/02/2016	60
2016/2017	12/12/2016	28/02/2017	78
2017/2018	11/12/2017	02/03/2018	81
Promedio ± DE			77 ± 12

**Tabla 3.3.** Duración de cada una de las etapas del ciclo de nidificación de *E. albiceps* y del ciclo completo. Los valores corresponden al promedio ± DE.

Etapas	n (nidos)	Duración (días)	Rango (días)
Construcción	3	6,3 ± 0,7	5 – 7
Puesta	33	2,5 ± 0,8	2 – 4
Incubación	21	14,0 ± 0,8	12 – 15
Pichones	29	13,8 ± 1,3	11 – 17
Ciclo de nidificación*	10	29,9 ± 1,5	28 – 33

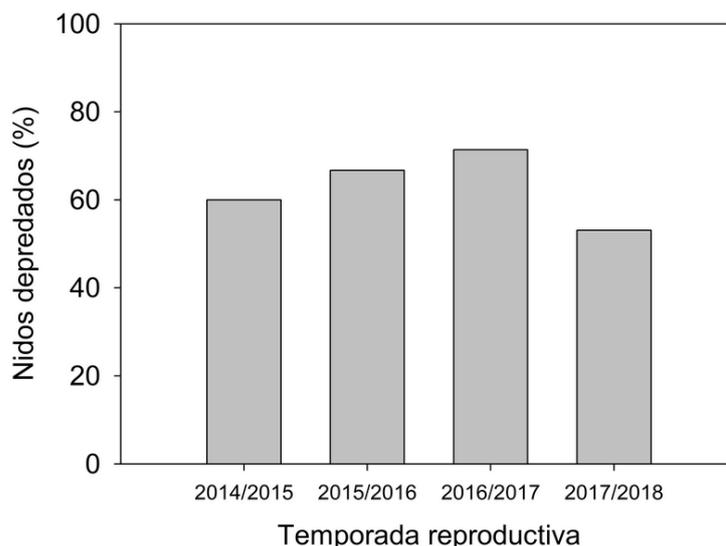
\* Calculado a partir del promedio de la duración de la nidificación utilizando aquellos nidos hallados antes de la puesta del primer huevo y que sobrevivieron hasta el abandono del nido por el último pichón que eclosionó. Si se les suma la duración promedio de la etapa de construcción, el ciclo total dura aproximadamente 36 días.

#### 3.3.1.4. Éxito reproductivo y causas del fracaso de la nidificación

Durante las cuatro temporadas reproductivas estudiadas se hallaron un total de 116 nidos de *E. albiceps* y en 114 de ellos se inició la puesta. El éxito reproductivo fue de 36,7 % en la temporada reproductiva 2014/2015 (n = 30 nidos), 29,1 % en 2015/2016 (n = 24 nidos), 28,6 % en 2016/2017 (n = 28 nidos) y 40,6% en 2017/2018 (n = 32 nidos). Considerando las cuatro temporadas reproductivas, el éxito de nidificación fue de 34,2 % (n = 114 nidos).

El 65,8 % de los nidos de *E. albiceps* fracasó (n = 114 nidos). La principal causa de pérdida de nidos fue la depredación, siendo del 62,3 % del total de nidos en los que se inició la puesta. El porcentaje de pérdida de nidos por otras causas fue el siguiente: el 1,8 % de los nidos fueron destruidos, en un caso fue debido al ganado y en otro por la caída de ramas encima del nido, en el 0,9 % de los nidos el huevo no estaba fertilizado y en el 0,9 % el fracaso fue por inanición de pichones. El fracaso por depredación no varió significativamente entre temporadas reproductivas (regresión logística:  $\chi^2_{3,0.05} = 2,42$ , p = 0,49, Fig. 3.2). La tasa de

depredación de nidos fue similar durante las etapas del ciclo de nidificación (etapa de huevos: 56,3 %, etapa de pichones: 43,7 %, diferencia = 12,6 %, n = 71 nidos, prueba binomial de igualdad de proporciones:  $\chi^2_{1,0.05} = 0,90$ , p = 0,34).



**Figura 3.12.** Porcentaje de nidos de *E. albiceps* depredados durante cada una de las cuatro temporadas reproductivas estudiadas.

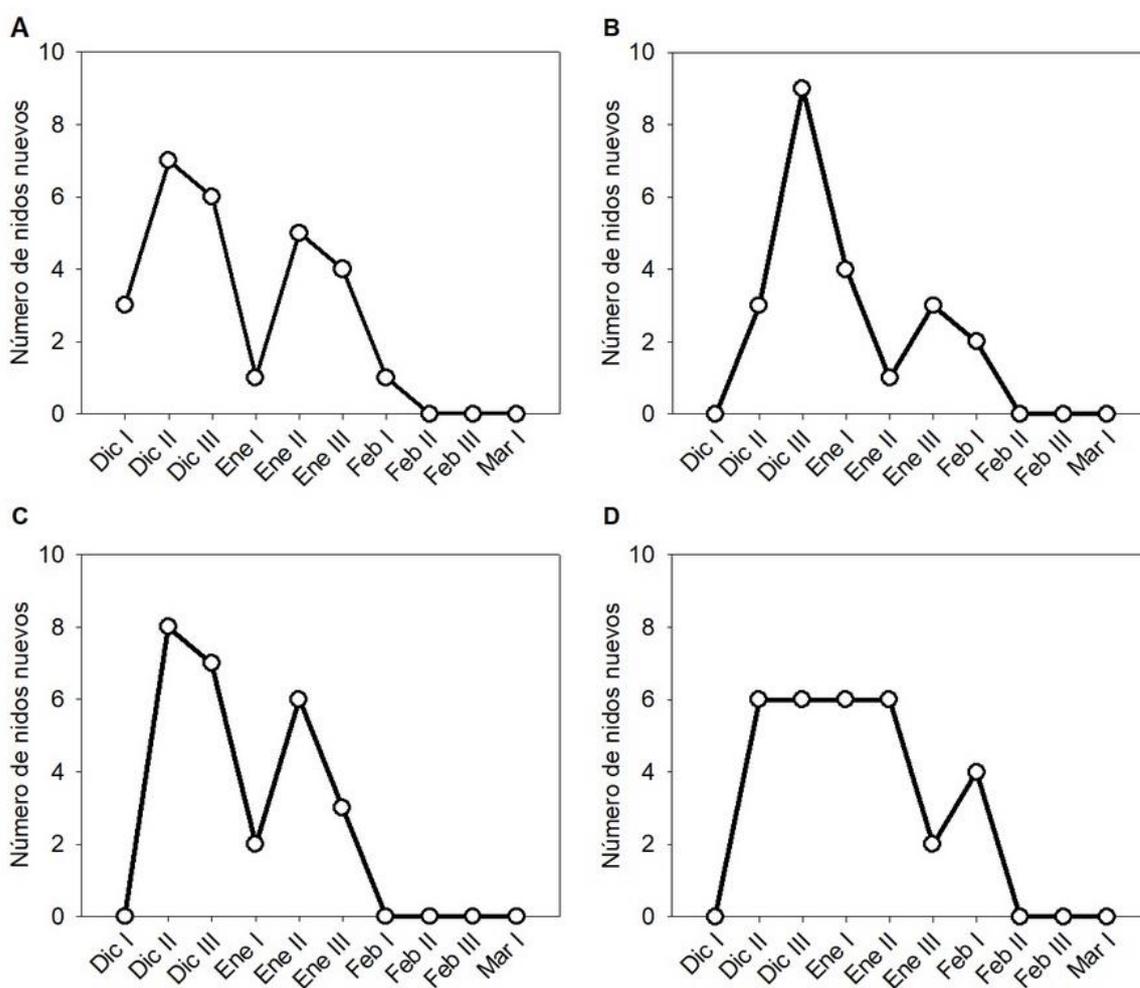
### 3.3.1.5. Reintentos de nidificación

Del total de nidos que se siguieron no se observó que las hembras que tuvieron una nidificación exitosa volvieran a nidificar en la misma temporada reproductiva. Pero se encontró evidencia de otro intento de nidificación cuando el primero fracasó. La hembra B5638 sufrió la depredación de su nido el 25/12/2015 y siete días después inició otra puesta en un nido a menos de 10 m de distancia del primero. En ninguno de sus dos eventos consecutivos de nidificación se logró identificar a su pareja.

La evaluación de las capturas y recapturas indicó que al menos cinco hembras mostraron evidencias de reintentos de nidificación. La hembra B5638 capturada el 12/12/2014 con parche de incubación liso (*i.e.*, se hallaba próxima a iniciar la incubación) fue observada construyendo un nido 49 días después de su primera captura (30/01/2015). La hembra B5651 capturada el 28/12/2014 con parche de incubación arrugado (*i.e.*, se hallaba en la etapa final de la nidificación) fue observada construyendo un nido y colocando el primer huevo 20 días después de su primera captura (17/01/2015). La hembra B5736 capturada el 29/12/2015 con parche de incubación arrugado fue recapturada en la misma red 29 días después de su primera captura (27/01/2016) presentando un parche vascular (*i.e.*, se hallaba incubando). La hembra B5780 capturada con parche de incubación arrugado el 13/01/2016, fue observada 10 días después (23/01/2016) depositando el primer huevo de un nido. La hembra B7252 capturada con parche de incubación liso el 13/01/2018, fue recapturada 41 días después de

la primera captura (23/02/2018) con parche de incubación arrugado y se encontró que atendía un nido en el que había dos pichones de 10 días de edad.

Teniendo en cuenta el número de nidos nuevos cada 10 días, se puede ver que hay un descenso de la cantidad de nidos durante la primera decena de enero en las temporadas reproductivas 2014/2015 (Fig. 3.3A) y 2016/2017 (Fig. 3.3C) y luego se produce un nuevo incremento de nidos nuevos. Por otro lado, la disminución del número de nidos nuevos durante la temporada reproductiva 2015/2016 se observó a mediados de enero (Fig. 3.3B), mientras que para la temporada reproductiva 2017/2018 ocurrió hacia finales de enero (Fig. 3.3D), luego de los cuales se produjo un leve incremento del número de nidos nuevos.



**Figura 3.3.** Número de nidos nuevos hallados en períodos de 10 días durante las temporadas reproductivas 2014/2015 (A), 2015/2016 (B), 2016/2017 (C) y 2017/2018 (D).

### 3.3.2. Características de los nidos

Los nidos son abiertos en forma de copa (Fig. 3.4A), tienen un diámetro externo de  $9,3 \pm 1,0$  cm (rango: 7 – 14 cm, n = 102), un diámetro interno de  $5,7 \pm 0,8$  cm (rango: 4,3 – 8,0 cm), una altura externa de  $6,3 \pm 0,9$  cm (rango: 3,0 – 8,5 cm) y una profundidad de  $4,3 \pm 0,7$

cm (rango: 2,5 – 5,8 cm). Están contruidos a partir de una capa externa compuesta por ramitas entrecruzadas de especies leñosas, trozos de hojas de gramíneas y pelos de caballo. La capa interna de la copa está constituida por varios materiales entrecruzados entre sí, como trozos de tallos de gramíneas, algunos incluyendo la inflorescencia, trozos de hojas de gramíneas, pedacitos de corteza, trozos de tallos de enredaderas y pelos de caballo. En algunos nidos se halló trozos de tela e hilos entrecruzados con los demás materiales de la capa interna. El tapizado interno del nido está compuesto por plumas de *E. albiceps* y de otras especies y en algunos nidos además se encontraron frutos de tipo aquenio con vilano (Fig. 3.4B). En el 7,8 % de los nidos (n = 116 nidos) se observó la colocación de una pluma de terminación en el borde de la copa (Fig. 3.4C) y en un caso se registraron dos plumas de terminación. La pluma fue colocada luego de que el nido estuviese construido y antes de la puesta del primer huevo. Por la coloración de las plumas, serían de Chimango (*Milvago chimango*) o de Carancho (*Caracara plancus*) (Fig. 3.4D).



**Figura 3.4.** Nido abierto de *E. albiceps* en forma de copa (A); materiales utilizados en la construcción de los nidos, como trozos de tallos y hojas de gramíneas entrecruzados, pelo de caballo, tela, plumas y ramitas (B); hembra incubando en el nido, en el que se puede apreciar la pluma de terminación (flecha roja, C); plumas de terminación halladas en distintos nidos (D).

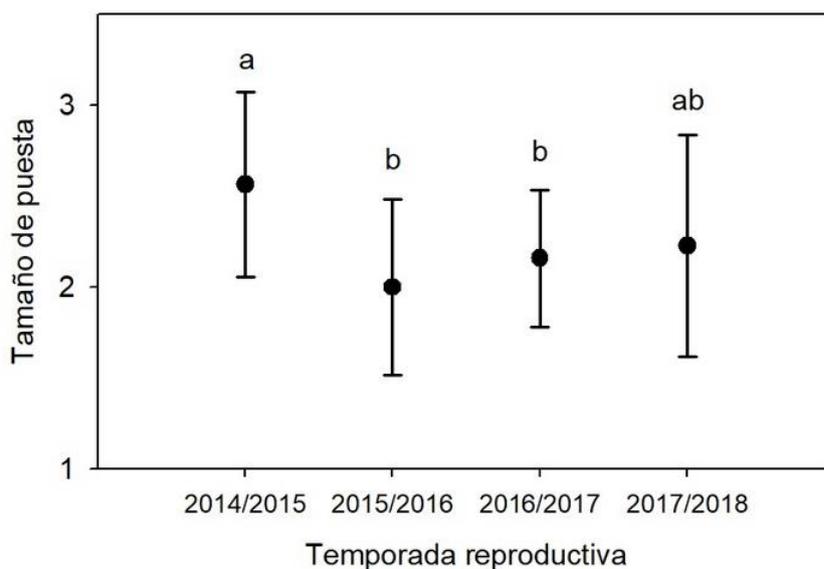
### 3.3.3. Características de los huevos, puesta e incubación

Los huevos generalmente tienen coloración blanca con pintitas de color rojo oscuro, mayormente concentradas en la base (Fig. 3.5), aunque en algunos casos son casi totalmente blancos. El peso de los huevos es de  $2,1 \pm 0,2$  g (CV = 10 %, n = 123 huevos), con un largo de  $18,9 \pm 1,0$  mm (CV = 5 %, n = 198 huevos), un ancho de  $14,4 \pm 0,7$  mm (CV = 5 %, n = 198 huevos) y un volumen de  $2011,1 \pm 208,5$  mm<sup>3</sup> (CV = 10 %, n = 198 huevos). Los huevos son colocados día por medio, es decir que la hembra coloca un huevo aproximadamente cada 48 horas.

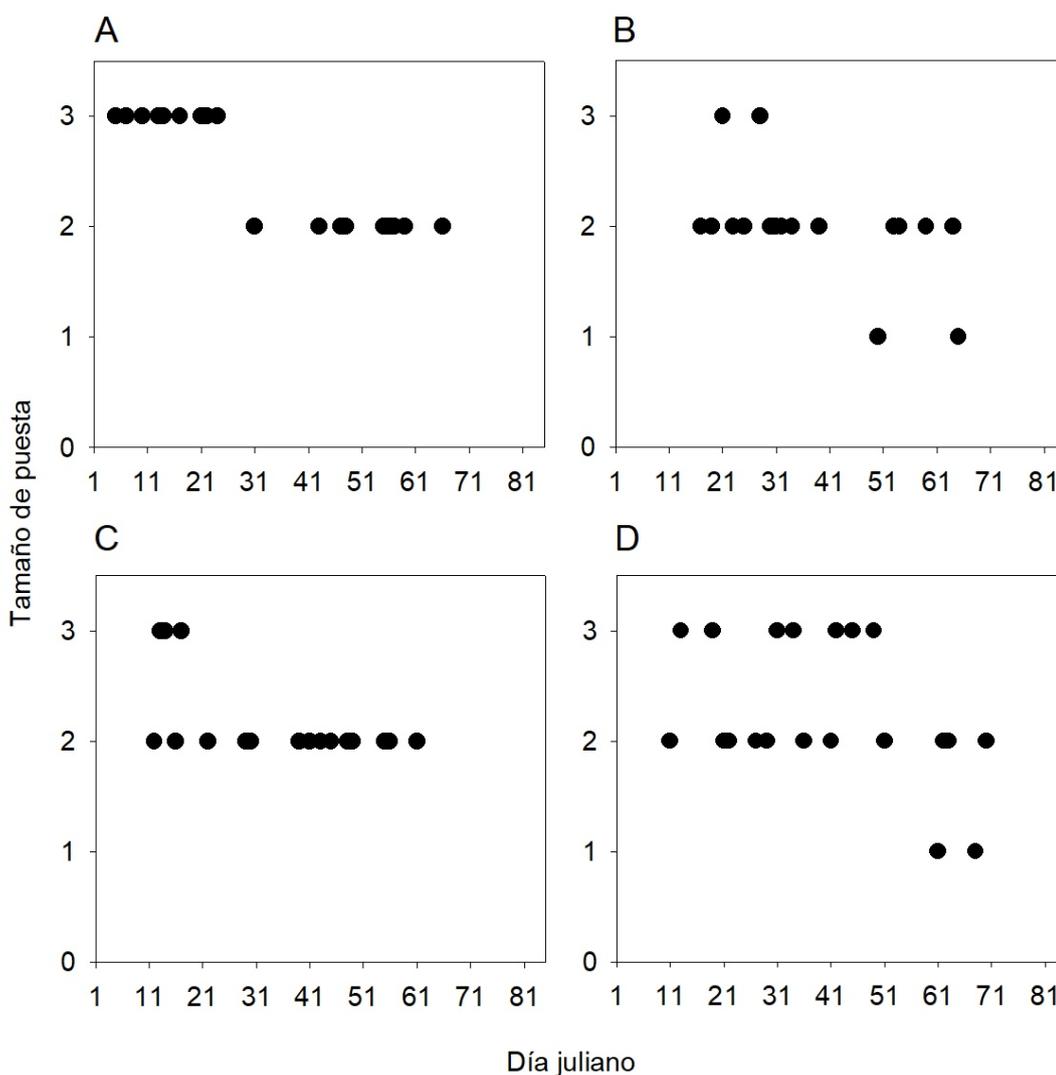


**Figura 3.5.** Huevos de *E. albiceps*.

El tamaño de puesta varió significativamente entre años (cuasi-GLM,  $F_3 = 4,30$ ,  $p = 0,007$ , n = 82 nidos), siendo mayor en 2014-2015 que en 2015/2016 y 2016/2017 (Fig. 3.6). El tamaño de puesta también varió según el día juliano en que se inició la misma (cuasi-GLM,  $F_1 = 40,35$ ,  $p < 0,0001$ , n = 82 nidos, Fig. 3.7). No se observó una interacción estadísticamente significativa entre el año y el día juliano de puesta (cuasi-GLM,  $F_3 = 0,73$ ,  $p = 0,54$ , n = 82 nidos). El tamaño de puesta más frecuente fue de dos huevos (64,6 %, n = 82 nidos) y pudo observarse a lo largo de todo el período reproductivo. Menos frecuentemente hubo puestas de tres huevos (30,5 %, n = 82 nidos), las cuales fueron observadas desde principios del período reproductivo en el día juliano 5 (5 de diciembre) hasta como máximo el día juliano 49 (18 de enero) (Fig. 3.7A, D). Con una baja frecuencia el tamaño de puesta fue de tan solo un huevo (4,9 %, n = 82 nidos) y fue observado hacia finales del período reproductivo, entre el día juliano 50 (19 enero) y el día juliano 68 (6 de febrero) (Fig. 3.7B, D). El tamaño de puesta promedio, considerando las cuatro temporadas reproductivas, fue de  $2,26 \pm 0,54$  huevos (n = 82 nidos).



**Figura 3.6.** Variación del tamaño de puesta (promedio  $\pm$  DE) de *E. albiceps* entre temporadas reproductivas. Letras distintas indican diferencias significativas según la prueba de Tukey con  $\alpha \leq 0,05$ .

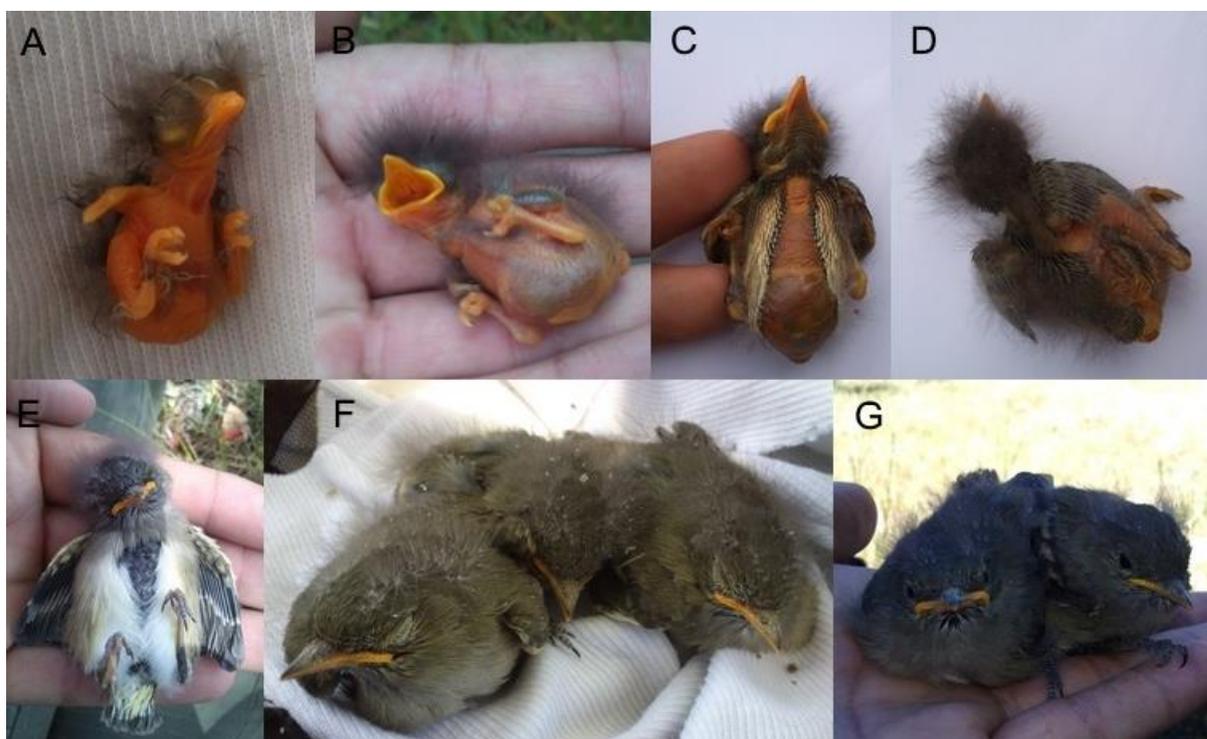


**Figura 3.7.** Variación del tamaño de puesta en función del día juliano en las temporadas reproductivas 2014/2015 (A), 2015/2016 (B), 2016/2017 (C) y 2017/2018 (D), siendo considerado el 1° de diciembre como el día juliano 1.

No se observaron machos incubando y ninguno de los machos capturados en las redes de niebla presentaba un parche de incubación parcial. Con mayor frecuencia la incubación se inició con la puesta del anteúltimo huevo (58,3 %, 28/48 nidos) que con la puesta del último huevo (41,7 %, 20/48 nidos).

### 3.3.4. Características morfológicas de los pichones y dieta

Los pichones nacen con los ojos totalmente cerrados, con la piel y el pico de coloración naranja, poseen algunos plumones de color gris oscuro en la cabeza y la región central del dorso y plumones blancuzcos en los laterales del vientre (Fig. 3.8A). A los 3 días de vida poseen una mayor densidad de plumones en las áreas mencionadas, el pico se va tornando amarillo y presentan un oscurecimiento de la piel de las alas (Fig. 3.8B). A los 6 días comienzan a abrir los ojos, empiezan a crecer las plumas de sus alas, de la región central del dorso, de los laterales del vientre, de la garganta y de la cola (Fig. 3.8C, D). Hacia los 8 días ya tienen los ojos totalmente abiertos. A los 9 días de vida ya presentan casi la totalidad del plumaje en el cuerpo y el pico comienza a oscurecerse (Fig. 3.8E). A los 11 días de vida todo el cuerpo ya está cubierto de plumas (a excepción del pecho y el abdomen) y poseen dos bandas alares ocre-amarillas (Fig. 3.8F). A partir de los 12 días, estando próximos a abandonar el nido, los pichones presentan la mandíbula superior oscurecida (Fig. 3.8G).



**Figura 3.8.** Aspecto físico de los pichones de *E. albiceps* a medida que van creciendo, con 0 días de vida, es decir, cuando recién nacen (A), con 3 días de vida (B), con 6 días de vida mostrando el vientre (C) y el dorso (D), con 9 días de vida (E), con 11 días de vida (F) y a partir de los 12 días de vida (G).

Cuando los pichones eclosionan pesan  $1,6 \pm 0,2$  g ( $n = 70$  pichones) y cuando están por abandonar el nido pesan  $13,5 \pm 1,2$  g ( $n = 30$  pichones), lo que corresponde al 89,4 % del peso de los adultos ( $15,1 \pm 1,5$  g,  $n = 375$  adultos). La longitud del ala de los pichones que dejan el nido correspondió al 56 % de la longitud del ala de un adulto (pichones:  $41,8 \pm 2,9$  mm,  $n = 30$ ; adultos:  $74,6 \pm 2,6$  mm,  $n = 401$ ), la longitud de la cola fue el 23,5 % de la longitud de la cola de un adulto (pichones:  $14,5 \pm 2,6$  mm,  $n = 30$ ; adultos:  $61,6 \pm 2,5$  mm,  $n = 396$ ), la longitud del tarso fue el 93,7 % de la longitud del tarso de un adulto (pichones:  $17,9 \pm 0,8$  mm,  $n = 30$ ; adultos:  $19,1 \pm 0,8$  mm,  $n = 188$ ) y la longitud del culmen fue el 58,9 % de la longitud del culmen de un adulto (pichones:  $4,3 \pm 0,3$  mm,  $n = 30$ ; adultos:  $7,3 \pm 0,4$  mm,  $n = 396$ ).

A partir de las filmaciones de los nidos se observó que los pichones eran alimentados con frutos enteros de Calafate (*Berberis microphylla*). En algunos casos el tamaño del fruto dificultaba ser tragado por el pichón y los padres intervenían empujándolo para que lo traguen. También se registró que los pichones eran alimentados con ejemplares enteros de polillas, mariposas y moscas.

El número promedio de volantones por nido fue de  $1,71 \pm 0,68$  (rango = 1–3,  $n = 34$  nidos). La cantidad de volantones producidos se correlacionó positivamente con el tamaño de puesta (correlación de Pearson:  $r = 0,61$ ,  $t_{29} = 4,19$ ,  $p < 0,001$ ). Además, el número de volantones por nido se redujo con el avance de la temporada reproductiva (cuasi-GLM,  $F_1 = 11,01$ ,  $p = 0,002$ ,  $n = 31$  nidos).

### 3.3.5. Parámetros reproductivos

No hubo diferencias significativas entre años en cuanto el éxito de los huevos (cuasi-GLM,  $F_3 = 0,55$ ,  $p = 0,65$ ,  $n = 82$ ), el éxito de eclosión (GLM,  $\chi^2_3 = 3,60$ ,  $p = 0,30$ ,  $n = 54$ ), el éxito de los pichones (cuasi-GLM,  $F_3 = 1,26$ ,  $p = 0,30$ ,  $n = 60$ ), la fecundidad (GLM,  $\chi^2_3 = 3,56$ ,  $p = 0,31$ ,  $n = 90$ ) y la producción anual de volantones (cuasi-GLM,  $F_3 = 1,79$ ,  $p = 0,15$ ,  $n = 90$ ). En promedio, el 63 % de los huevos de *E. albiceps* sobrevivieron la incubación (Tabla 3.4). El éxito de eclosión de los huevos fue del 90 % (Tabla 3.6) La principal causa de fracaso de la eclosión fue la infertilidad de uno de los huevos (en 10 nidos) y minoritariamente la muerte de uno de los pichones dentro del huevo (en dos nidos). Del total de pichones, el 45 % sobrevivió hasta abandonar el nido (Tabla 3.4). La fecundidad fue de 1,3 pichones por nido, mientras que se produjo aproximadamente 0,6 volantones por nido (Tabla 3.4).

**Tabla 3.4.** Parámetros reproductivos de cada temporada reproductiva y promedio general. Los valores corresponden al promedio  $\pm$  DE. Se indica entre paréntesis el tamaño de la muestra.

Temporada reproductiva	Éxito de huevos	Eclosión de los huevos	Éxito de pichones	Fecundidad	Producción anual de volantones
2014-2015	0,63 $\pm$ 0,41 (23)	0,92 $\pm$ 0,19 (13)	0,57 $\pm$ 0,48 (18)	1,62 $\pm$ 1,21 (24)	0,96 $\pm$ 1,20 (24)
2015-2016	0,60 $\pm$ 0,46 (18)	0,92 $\pm$ 0,17 (11)	0,50 $\pm$ 0,48 (12)	1,10 $\pm$ 0,97 (20)	0,55 $\pm$ 0,83 (20)
2016-2017	0,64 $\pm$ 0,40 (19)	0,81 $\pm$ 0,24 (15)	0,40 $\pm$ 0,47 (15)	1,12 $\pm$ 1,03 (24)	0,38 $\pm$ 0,65 (24)
2017-2018	0,65 $\pm$ 0,47 (22)	0,96 $\pm$ 0,12 (15)	0,32 $\pm$ 0,43 (15)	1,50 $\pm$ 1,14 (22)	0,50 $\pm$ 0,86 (22)
Promedio	0,63 $\pm$ 0,43 (82)	0,90 $\pm$ 0,19 (54)	0,45 $\pm$ 0,46 (60)	1,34 $\pm$ 1,10 (90)	0,60 $\pm$ 0,92 (90)

### 3.4. DISCUSIÓN

#### 3.4.1. Arribo y partida de las aves, divorcio y filopatría

Los primeros individuos de *E. albiceps* comenzaron a arribar al área de estudio a mediados de octubre (ver Bravo *et al.* 2017 para detalles de la migración de primavera). A partir de los datos recolectados con las capturas en redes de niebla se pudo determinar que los machos arriban antes que las hembras al área de estudio. Este resultado concuerda con lo observado por Presti *et al.* (2018), quienes sugirieron que los machos llegan más temprano debido a las mayores tasas de captura de machos que de hembras a principios de la temporada reproductiva en Lago Steffen, Provincia de Río Negro, sitio ubicado a 158 km al norte del área de estudio del presente trabajo. Este comportamiento se conoce como protandría y es la estrategia de regreso más común al sitio de reproducción en aves migratorias (Rappole 2013).

Los adultos generalmente abandonaron el área de estudio durante la segunda mitad de febrero (ver Bravo *et al.* 2017 para detalles de la migración de otoño), siendo muy bajas las tasas de capturas de adultos en marzo. De estas capturas, en promedio el 70,8  $\pm$  26 % eran hembras (n = 3 meses de marzo de las últimas tres temporadas reproductivas). Los últimos registros de *E. albiceps* correspondieron mayoritariamente a juveniles que permanecieron hasta finales de marzo en el área de estudio. Durante abril muy ocasionalmente podía escucharse algún individuo de la especie en la zona de estudio (Gorosito CA, obs. pers.). Entonces, esta especie permanece en el sitio de estudio durante aproximadamente 5,5 meses. En aves migratorias de larga distancia y que no mudan su plumaje en las áreas de reproducción, sino que retrasan la muda hasta llegar a las áreas de reposo reproductivo, es común que los adultos migren primero que los juveniles (Newton

2008), los cuales necesitarían un poco más de tiempo para lograr las condiciones corporales necesarias (*i.e.*, acumulación suficiente de grasa) para afrontar su primera migración (Newton 2008). *E. albiceps* exhibe este patrón, ya que no muda su plumaje en el Bosque Andino Patagónico (Cueto & Gorosito 2018) sino que lo haría en sus áreas de reposo reproductivo (Pyle *et al.* 2015) y la migración de los juveniles está retrasada respecto a la migración de los adultos, lo cual también fue informado en estudios de la especie realizados en el extremo austral de su distribución (Brown *et al.* 2007) y en Lago Steffen (Presti *et al.* 2018).

La protandria puede relacionarse con el divorcio en *E. albiceps*. Durante los cuatro años de duración de este estudio nunca se observó que los individuos de una misma pareja vuelvan a nidificar juntos en los siguientes años y el divorcio efectivo fue corroborado en cuatro casos. Es posible asumir que en dos de estos casos la pareja previa estuvo en el sitio reproductivo y no fue detectada o estuvo en un área aledaña, como ocurrió con dos individuos que no fueron observados en el área de estudio en la temporada siguiente al año en el que se los encontró nidificando con sus respectivas parejas, pero al segundo año fueron encontrados nidificando con nuevas parejas. Entonces se podría concluir que las parejas de *E. albiceps* se divorcian de un año al siguiente. Esto podría sugerir también que la principal causa del cambio de pareja no sería la mortalidad de uno de los miembros, como propone la *hipótesis de la pérdida accidental* (Choudhury 1995), que sostiene que el cambio es forzado a causa de que los individuos enviudaron (Black *et al.* 1996). Tampoco se halló que el divorcio esté relacionado con el resultado reproductivo de la pareja, ya que los divorcios se produjeron tanto en parejas que habían tenido intentos de nidificación exitosos como fallidos. La hipótesis que mejor explicaría el divorcio en *E. albiceps* es la *hipótesis del juego de las sillas* (Dhondt & Adriaensen 1994). Esta hipótesis plantea que las aves seleccionan territorios y no calidad de la pareja, que la selección de territorios depende del orden de llegada de los individuos al sitio reproductivo y por lo tanto el divorcio es una consecuencia de la diferencia en las fechas de arribo de los sexos, dado que es baja la probabilidad de que los miembros de una pareja del año anterior regresen al mismo tiempo para reproducirse (Dhondt & Adriaensen 1994). Entonces, las aves que llegan tarde encontrarán su territorio previo ocupado por su compañero del año anterior con una nueva pareja y por lo tanto deberán ocupar un nuevo territorio con otra pareja (Dhondt & Adriaensen 1994). En síntesis, los resultados obtenidos aquí sugieren, al igual que en otros estudios (Arai *et al.* 2009, Stutchbury *et al.* 2016, Gilsenan *et al.* 2017, Bruzzese 2018), que la desincronización en la migración de primavera podría promover el divorcio en *E. albiceps*.

En promedio el 12,1 % de los pichones de *E. albiceps* nacidos en el sitio de estudio regresaron en la siguiente temporada para reproducirse. Estos individuos presentaban la cresta blanca en la cabeza y protuberancia cloacal o parche de incubación desarrollado, lo cual demuestra que al año de edad los individuos ya se hallaban en condiciones reproductivas, al igual que otras especies de aves como *Aphrastura spinicauda* (Moreno *et al.* 2005) y

*Zonotrichia capensis* (Zarco 2016). El porcentaje de filopatría natal fue superior al reportado para varias especies de aves migratorias (Weatherhead & Forbes 1994, Newton 2008, Rozas Sia *et al.* 2020). Teniendo en cuenta que no se monitorearon nidos en las zonas aledañas al sitio de estudio, este porcentaje podría ser un poco superior ante la posibilidad de que algunos de los individuos hayan regresado y nidificado por fuera de los límites del área de muestreo.

Si bien solo se dispone de un dato de dispersión natal de hembras de *E. albiceps*, este fue mucho mayor que el de los machos. Respecto a la dispersión reproductiva, es común que ambos sexos regresen a su territorio previo, pero cuando hay protandria la dispersión de la hembra es mayor que la del macho, ya que al regresar puede encontrar su territorio ocupado y en consecuencia deberá dispersarse hacia otro territorio (Arlt & Pärt 2008). Sin embargo, la hembra no dispersa si su territorio previo está disponible (Arlt & Pärt 2008). No obstante, no se halló que la dispersión de las hembras de *E. albiceps* sea significativamente mayor que la de los machos. Teniendo en cuenta que el diámetro promedio de los territorios de *E. albiceps* es de 36 m y que mayoritariamente ubican sus nidos en el borde de los territorios defendidos (Presti 2019), la dispersión reproductiva promedio de machos (26,9 m) y hembras (35,3 m) podría corresponder tanto a individuos que volvieron a nidificar en el mismo territorio como así también a individuos que nidificaron en un territorio aledaño a su antiguo territorio. Por otro lado, se halló que la dispersión natal de *E. albiceps* es mayor que la dispersión reproductiva. Los machos y hembras que regresaron a su sitio natal fueron capturados a una distancia de 5,08 y 10,6 territorios de sus territorios natales, respectivamente. Estas distancias concuerdan con el patrón de dispersión natal de las aves, la cual es proporcional al tamaño de los territorios (Bowman 2003) y en paseriformes generalmente no es superior a los 10 territorios (Greenwood & Harvey 1982). Entonces, la dispersión natal sesgada hacia las hembras y una mayor dispersión natal que reproductiva podrían ayudar a evitar la endogamia (Wheelwright & Mauck 1998, Szulkin & Sheldon 2008).

### 3.4.2. Duración de la reproducción

La duración promedio del período reproductivo de *E. albiceps* fue de 77 días. Este período es menor al de su congénere migratorio *Elaenia parvirostris* reproduciéndose en el centro-este de Argentina (99 días, Gonzalez 2019) y menor al de sus congéneres tropicales *E. cristata*, residente en el Cerrado, Brasil (99 días, Marini *et al.* 2009) y *E. chiriquensis*, especie migratoria intratropical que se reproduce en el Cerrado (94 días, Paiva 2008). Por otro lado, en el Bosque Andino Patagónico la ventana temporal para la reproducción de *E. albiceps* es más acotada en comparación con las especies residentes y migratorias de corta distancia (Cueto & Gorosito 2018, Jara *et al.* 2019). La menor duración del período reproductivo de *E. albiceps* sería una consecuencia de su migración de larga distancia (Bruderer & Salewski 2009). Las especies con este tipo de migración necesitan un período de tiempo para

recuperarse del viaje migratorio y alcanzar la condición física necesaria para la reproducción (Zhao *et al.* 2017), como así también necesitan un período de tiempo después de la reproducción para acumular grasa y prepararse para la migración de otoño (Rappole 2013), por lo cual se reduce el tiempo disponible que tienen para reproducirse durante la primavera-verano.

El tiempo requerido por *E. albiceps* para producir pichones y tener una reproducción exitosa fue similar al de sus congéneres. La duración de la construcción del nido de *E. albiceps* (6,3 días) fue similar a la de *E. chiriquensis* (5 días, Medeiros & Marini 2007), *E. spectabilis* (7 días, Hoffman & Krügel 2007) y *E. parvirostris* (7,8 días, Gonzalez 2019). La duración de la incubación (14 días) fue similar a la de *E. chiriquensis* (13,4 días, Medeiros & Marini 2007), *E. parvirostris* (14 días, Gonzalez 2019), *E. spectabilis* (15 días, Hoffman & Krügel 2007), *E. cristata* (15,2 días, Marini *et al.* 2009), *E. strepera* (15,5 días, Auer *et al.* 2007) y una población de *E. albiceps* en el extremo austral de su distribución, en la Isla de Navarino, Chile (14,5 días, Jara *et al.* 2019). El tiempo de permanencia de los pichones en el nido (13,8 días) fue similar al de *E. parvirostris* (13,9 días, Gonzalez 2019) y *E. chiriquensis* (15 días, Medeiros & Marini 2007) y un poco más corto que el de *E. cristata* (16,4 días, Marini *et al.* 2009) y *E. spectabilis* (16 días, Hoffman & Krügel 2007). El tiempo de permanencia de los pichones en el nido también fue menor que el de una población austral de *E. albiceps* (16,1 días, Jara *et al.* 2019). Además, Presti *et al.* (2018) informaron que la fidelidad al sitio de *E. albiceps* en el extremo austral de su distribución es menor que en el norte de Patagonia. Cuando las especies se reproducen en sitios donde sus requerimientos de nicho no son totalmente satisfechos, experimentan una menor performance reproductiva (Pulliam 2000, Mott 2010). Entonces, la evidencia proporcionada aquí podría sugerir menores condiciones de habitabilidad para *E. albiceps* en el extremo austral de su distribución. En esta región, que incluye la isla de Tierra del Fuego y los archipiélagos de Argentina y Chile, la temperatura media es más baja y las precipitaciones son más frecuentes y abundantes que en el sitio de estudio del presente trabajo. La abundancia de artrópodos se relaciona positivamente con la temperatura media en Patagonia (Gönc 2013), mientras que las abundantes precipitaciones y la niebla reducen la actividad de los polinizadores, impactando en la producción de frutos de las plantas (Arena *et al.* 2018). El principal fruto consumido por *E. albiceps* (frutos de Canelo, *Drymis winteri*) en el extremo austral de su distribución está disponible hacia el final de la temporada reproductiva, cuando las aves se están preparando para migrar (Rozzi & Jimenez 2013). Entonces, una menor oferta de alimento para la población austral de *E. albiceps* junto con condiciones climáticas más adversas que las de Cañadón Florido podrían reducir las tasas de crecimiento de los pichones y alargar el tiempo durante el cual permanecen en el nido.

### 3.4.3. Éxito reproductivo y múltiples intentos de nidificación

Considerando las cuatro temporadas reproductivas, el 34,2 % de los nidos de *E. albiceps* fue exitoso mediante la producción de al menos un volantón, mientras que el 62,3 % de los nidos de *E. albiceps* fue depredado. Esta tasa de depredación fue similar a la de sus congéneres *E. parvirostris* (56,6 %, Gonzalez 2019), *E. chiriquensis* (63 %, Medeiros & Marini 2007) y *E. cristata* (72,9 %, Marini *et al.* 2009). Otras especies que se reproducen en las zonas templadas de América del Sur también tienen similares tasas de depredación, como *Paroaria coronata* (62 %, Segura *et al.* 2015), *Hymenops perspicillatus* (64,8 %, Pretelli & Isacch 2013) y *Zonotrichia capensis* (67,7 %, Fernández & Duré Ruiz 2007). Entonces, la depredación fue la principal causa de fracaso de la nidificación de *E. albiceps*, al igual que para la mayoría de las especies de aves (Remeš *et al.* 2012).

La realización de más de un intento de nidificación sería una respuesta a las altas tasas de depredación de nidos (Martin 1996). Los resultados obtenidos aquí muestran una distribución bimodal en la variación del número de nidos nuevos de *E. albiceps* durante la temporada reproductiva, la cual es considerada como un indicador de reintentos de nidificación (Medeiros & Marini 2007). La evidencia de nuevos nidos construidos en tan solo unos pocos días después del fracaso del nido anterior (7 días) indica que el inicio de otro intento de nidificación es inmediato, de la misma manera que fue reportado para *Polystictus superciliaris* (Hoffman & Rodrigues 2011) y *P. coronata* (Segura *et al.* 2015). Teniendo en cuenta que la duración de la construcción de los nidos de la especie es entre 5 y 7 días, el lapso transcurrido desde el fracaso del nido y el inicio de una nueva puesta correspondería al tiempo requerido para construir uno nuevo. Además, se observó que la hembra B5638, la cual falló en su primer intento de nidificación, cambió la planta utilizada para nidificar hacia otra a escasos metros del primer nido fallido, siendo este un comportamiento común en las aves luego del fracaso de la nidificación (Lima 2009). También hay evidencias de reintentos de nidificación para *E. albiceps* en Lago Steffenn, donde la hembra AZ7224 fue capturada con parche arrugado en 07/02/2011 y 26 días después fue recapturada con un parche vascular (Cueto & Presti, com. pers.). Los casos concretos observados de reintentos de nidificación de *E. albiceps* fueron debido al fracaso por depredación del primer nido construido, lo cual sugiere que esta especie no realizaría dos puestas si la primera es exitosa. Esta limitación podría deberse al corto período de reproducción de *E. albiceps*, siendo similar a lo informado para *Alectrurus risora*, cuyo período de reproducción no es suficientemente largo para producir dos nidadas exitosas y cuidar de los juveniles hasta que alcancen la independencia (Di Giacomo 2010).

### 3.4.4. Características de los nidos

Las dimensiones de los nidos de *E. albiceps* son muy similares a las informadas por Jara *et al.* (2019) para una población de la especie en la porción más austral del Bosque Andino Patagónico. Por otra parte, sus nidos son más grandes que los de sus congéneres *E. chiriquensis* (Medeiros & Marini 2007), *E. cristata* (Marini *et al.* 2009) y *E. parvirostris* (Gonzalez 2019). El ancho de las paredes del nido de *E. albiceps* (mitad de la diferencia entre el diámetro externo y el diámetro interno = 1,8 cm) es también mayor que el de sus congéneres (1,4 cm en *E. parvirostris*, Gonzalez 2019; 0,9 cm en *E. chiriquensis*, Medeiros & Marini 2007; 0,7 cm en *E. cristata*, Marini *et al.* 2009). Además, *E. albiceps* reviste el interior del nido con abundantes plumas y aquenios con vilano. Se ha demostrado que las propiedades aislantes de los nidos aumentan con temperaturas más bajas mediante el engrosamiento de las paredes del nido (Mainwaring *et al.* 2014, Akresh *et al.* 2017). Además, se ha reportado que el revestimiento interior del nido con plumas puede ayudar a la hembra a reducir el tiempo de incubación, aumentar la tasa de crecimiento de los pichones y mejorar el éxito reproductivo en comparación con aquellos nidos que no son revestidos con plumas (Lombardo *et al.* 1995). Por lo tanto, las características de los nidos de *E. albiceps* podrían reducir el impacto de las condiciones climáticas frías del Bosque Andino Patagónico sobre el éxito reproductivo.

Durante el monitoreo de los nidos se pudo observar que algunos eran decorados con una pluma de terminación colocada en el borde la copa del nido antes del inicio de la puesta. Las decoraciones del nido no siempre parecen tener una función utilitaria, aunque algunas pueden ser usadas para transmitir una señal (Delhey *et al.* 2017). Por ejemplo, la colocación de un trozo de piel de serpiente en los nidos de *Myiarchus crinitus* ahuyentaría a los depredadores de nidos (Medlin & Risch 2006). Para el ave rapaz *Milvus migrans* se informó que los nidos que contenían una mayor decoración con plásticos blancos se asociaban con una mayor calidad del territorio, mejor condición corporal de los adultos, menor invasión del territorio por intrusos y mayor éxito reproductivo y supervivencia de los adultos (Sergio *et al.* 2011). *Anumbius annumbi* utiliza una gran diversidad de elementos para decorar sus nidos y dado que las decoraciones frescas indicarían que un nido está activo, los adultos las podrían estar usando para evitar que especies intrusas usurpen sus nidos (Delhey *et al.* 2017). De los nidos de *E. albiceps* en los que se colocó la pluma de terminación, el 67 % fue depredado, valor similar a la tasa de depredación general que se encontró en este estudio, por lo que la colocación de la pluma de terminación no tendría un efecto antidepredatorio. Entonces, será necesario realizar estudios a futuro para determinar el motivo de que algunos individuos de *E. albiceps* coloquen una pluma de terminación antes del inicio de la puesta de huevos.

### 3.4.5. Parámetros reproductivos

El tamaño de puesta más frecuente de *E. albiceps* fue de dos huevos (53/82 nidos = 64,6 %). Este tamaño de puesta es similar al encontrado en sus congéneres tropicales (Fitzpatrick 2004, Medeiros & Marini 2007, Marini *et al.* 2009, Greeney & Sheldon 2019). No obstante, el tamaño de puesta de tres huevos fue más frecuente (25/82 nidos = 30,5 %) en *E. albiceps* en comparación con sus congéneres tropicales, cuyo tamaño de puesta de tres huevos fue prácticamente inexistente (*E. brachyptera*: 0/6 nidos = 0 %, Greeney & Sheldon 2019; *E. cristata*: 0/53 nidos = 0 %, Marini *et al.* 2009; *E. chiriquensis*: 1/103 nidos = 0,97 %, Medeiros & Marini 2007). El tamaño de puesta de un huevo fue raro en *E. albiceps* (4/82 nidos = 4,9 %) al igual que lo fue para *E. cristata* (3/53 nidos = 5,7 %, Marini *et al.* 2009), mientras que fue más frecuente en *E. chiriquensis* (14/103 nidos = 13,6 %, Medeiros & Marini 2007) y *E. brachyptera* (3/6 nidos = 50 %, Greeney & Sheldon 2019). Estas diferencias en las frecuencias de los tamaños de puesta se ven reflejadas en un mayor tamaño de puesta de *E. albiceps* (promedio  $\pm$  error estándar =  $2,26 \pm 0,06$  huevos) que el de sus congéneres tropicales *E. brachyptera* ( $1,70 \pm 0,2$  huevos, Greeney & Sheldon 2019), *E. chiriquensis* ( $1,87 \pm 0,04$  huevos, Medeiros & Marini 2007) y *E. cristata* ( $1,94 \pm 0,03$  huevos, Marini *et al.* 2009), concordando con el patrón de disminución latitudinal del tamaño de puesta desde las zonas templadas hacia los trópicos (Jetz *et al.* 2008, Jahn *et al.* 2014, Harmáčková & Remeš 2017). Por otro lado, el tamaño de puesta de *E. albiceps* fue menor al compararlo con especies de Tyrannidae de tamaño similar que habitan en el hemisferio norte, como *Empidonax mimimus* que tiene un tamaño de puesta de 4 huevos y *Empidonax alnorum*, *Empidonax hammondii* y *Empidonax oberholseri*, cuyos tamaños de puesta promedio son de 3,5 huevos (Jetz *et al.* 2008). Este patrón de un mayor tamaño de puesta en las aves del hemisferio norte que en las del hemisferio sur ha sido ampliamente reportado (Young 1994, Jetz *et al.* 2008, Llambías *et al.* 2015) y se considera que es consecuencia de una mayor supervivencia de las aves del hemisferio sur, las cuales realizan una menor inversión en reproducción frente a la posibilidad de futuros eventos reproductivos (Ghalambor & Martin 2001). La supervivencia anual de *E. albiceps* es de 60 % (Presti *et al.* 2018), mientras que la de los tiránidos mencionados del hemisferio norte es menor, siendo de 38 % para *E. mimimus*, 43 % para *E. hammondii*, 46 % para *E. alnorum* y 49 % para *E. oberholseri* (DeSante *et al.* 2015).

El tamaño de puesta de *E. albiceps* se redujo con el avance de la temporada reproductiva. El tamaño de puesta de dos huevos fue común a lo largo de la temporada reproductiva, pero desde el inicio de la temporada hasta el día juliano 49 se observaron puestas de tres huevos. Luego de esta fecha las puestas fueron de uno o dos huevos, por lo que podrían corresponder a hembras que realizaban un nuevo intento de nidificación. Son pocos los estudios que han reportado la reducción estacional del tamaño de puesta en aves del hemisferio sur (Massoni *et al.* 2007, Winkler *et al.* 2014, Segura *et al.* 2015). La reducción del tamaño de puesta con el avance de la temporada reproductiva puede deberse a diversas

causas, entre ellas que la reproducción es costosa energéticamente e impacta en la supervivencia de los adultos (Stearns 1992), por lo que estos podrían reducir su inversión en la reproducción hacia finales del período reproductivo para poder maximizar su supervivencia y la posibilidad de futuros eventos reproductivos (Evans *et al.* 2009), que la producción de huevos es costosa energéticamente para la hembra (Bowers *et al.* 2012), que haya un aumento del riesgo de la depredación con el avance de la temporada reproductiva (Dillon & Conway 2018) o que haya una disminución de los recursos alimenticios disponibles para alimentar a los pichones (Decker *et al.* 2012). La tasa de depredación de nidos de *E. albiceps* no varió a lo largo de la temporada reproductiva (Capítulo 6), por lo que esta no sería la causa de la reducción del tamaño de puesta. No obstante, el mayor tamaño de puesta se observó durante el período que la abundancia de frutos maduros de *Berberis microphylla* (Calafate) se incrementaba (Capítulo 4), por lo que la oferta de este recurso podría relacionarse con la posibilidad de alimentar más pichones. Además, debido a que *E. albiceps* tiene una alta tasa de supervivencia anual (Presti *et al.* 2018), los resultados obtenidos aquí serían compatibles con una reducción estacional del tamaño de puesta debido al compromiso entre la reproducción actual y la posibilidad de futuros eventos reproductivos.

El éxito de eclosión de los huevos de *E. albiceps* (0,90) fue similar a la de *E. cristata* (0,95; Marini *et al.* 2009) y *E. chiriquensis* (1,0; Medeiros & Marini 2007). Esto concuerda con el promedio general de eclosión de los huevos en aves, que ha sido estimado en 0,91 (Koenig 1982). La fecundidad interanual de *E. albiceps* (1,34 pichones/hembra reproduciéndose) fue un poco mayor a la de sus congéneres tropicales *E. chiriquensis* (1,10; Medeiros & Marini 2007) y *E. cristata* (0,90; Marini *et al.* 2009). Su producción anual de volantones (0,60 volantones/nido) fue similar a la de *E. cristata* (0,50 volantones/nido, Marini *et al.* 2009) y *E. chiriquensis* (0,48 volantones/nido, Medeiros & Marini 2007). Dado que *E. albiceps* tiene una supervivencia anual alta similar a la de tiránidos tropicales residentes (Faaborg & Arendt 1995, Muñoz *et al.* 2018), el compromiso entre supervivencia y reproducción podría estar presente en las especies del género *Elaenia* resultando en una producción anual de volantones similar.

#### 3.4.6. Síntesis de resultados y estudios a futuro

En este capítulo se proporcionó información detallada sobre la biología reproductiva de *E. albiceps*, la especie más abundante en el Bosque Andino Patagónico. Aquí se mostró que presenta protandria y divorcio interanual. También, que el porcentaje de filopatría es superior a lo informado para otras especies migratorias. Además, se reporta la reducción del tamaño de puesta con el avance de la temporada reproductiva en esta ave migratoria del Neotrópico, lo cual ha sido informado para pocas especies migratorias en esta región. Por otro lado, se pudo determinar que *E. albiceps* comparte varias características del ciclo de nidificación con sus congéneres, con una diferencia importante en la construcción de los nidos. Estos son más grandes y con paredes más gruesas, pudiendo ser consecuencia del clima

más frío del Bosque Andino Patagónico en comparación con las regiones tropicales. Otro dato inédito que se proporcionó fue la decoración de los nidos con una pluma de terminación antes de iniciarse la reproducción. Esto no ha sido informado en otras especies del género y su significado queda pendiente de determinar, ya que al parecer no constituiría una táctica anti-depredatoria.

Mediante este trabajo se pudo observar que son pocos los estudios que aportan información detallada del género *Elaenia*, a pesar de que Greeney & Sheldon (2019) indicaron que actualmente hay información disponible para casi todas las especies del género. Esta información es fragmentada, basada en pequeños tamaños de muestra y no abarca todas las etapas de la reproducción. En algunas especies solo hay información acerca de la duración de las etapas de nidificación correspondiente a un solo nido (*e.g.*, *E. spectabilis*, Hoffman & Krügel 2007) y en muchas falta información sobre la duración de algunas de las etapas de nidificación y sobre la duración total del ciclo de nidificación. Tampoco hay datos publicados sobre medidas de fecundidad y productividad de juveniles, por lo que no pueden hacerse comparaciones completas sobre el ciclo de nidificación entre las especies de este género. Al ser un género de amplia distribución a lo largo del Neotrópico, es necesario que se hagan más trabajos detallados sobre las especies del género como el realizado aquí para *E. albiceps*, ya que a medida que se complete la información sobre la ecología de cada especie será posible realizar estudios que analicen variaciones geográficas sobre distintos caracteres de historias de vida de las especies del género.

# Capítulo 4: La abundancia de alimento como señal ambiental para el inicio de la reproducción

---

## Resumen

El momento del año en que las aves se reproducen tiene un gran impacto en su éxito reproductivo. Esto se debe a que si lo hacen cuando no hay suficiente alimento para sus pichones la supervivencia de estos disminuye. Entonces, las aves deberían sincronizar el crecimiento de sus gónadas con las condiciones ambientales más favorables para la reproducción. La duración del fotoperíodo es la principal señal que usan las aves para lograr esta sincronización. No obstante, la utilización de otras señales, como la abundancia de alimento, es necesaria para afinar el momento más adecuado para la reproducción. El objetivo de este capítulo fue estudiar la sincronización entre los tipos de alimento que consume *Elaenia albiceps* y su reproducción. Se evaluó el efecto de la abundancia de frutos maduros y artrópodos sobre la intensidad reproductiva de la especie. Las abundancias de frutos maduros y orugas fueron los recursos alimenticios que mayor efecto tuvieron sobre la cantidad de nidos con huevos. Estos ítems podrían constituir importantes fuentes de alimento para la preparación de la reproducción en los adultos, otorgando proteínas y calcio para la formación de los huevos. La abundancia de frutos maduros también tuvo un gran efecto sobre el número de nidos con pichones. Se observó una sincronización entre el momento de máxima abundancia de este recurso y la máxima abundancia de nidos con pichones. Los frutos maduros tienen un alto contenido de antioxidantes y calcio, por lo que serían beneficiosos para el crecimiento de los pichones. Por lo tanto, la abundancia de frutos maduros sería la principal señal para afinar el inicio de la reproducción de *E. albiceps* en los bosques patagónicos.

## Abstract

The time of the year when birds reproduce has a great impact on their reproductive success. That is, if they reproduce when food availability for their nestlings is low, their survival could be reduced. Therefore, birds should synchronize the maturation of their gonads with the most favorable environmental conditions for reproduction. Photoperiod length is the main cue that birds use to achieve this synchronization. However, using other cues, such as food abundance, is necessary to refine the most suitable moment for reproduction. The aim of this chapter was to study the synchronization between the food types consumed by *Elaenia albiceps* and its reproduction. The effects of ripe fruit and arthropod abundances on the breeding intensity of this species were evaluated. Ripe fruit and caterpillar abundances were the food resources that had the greatest effects on the number of nests with eggs. These items could constitute important food sources for the preparation of reproduction in adults, providing protein and calcium for egg formation. Ripe fruit abundance also had a great effect on the number of nests with nestlings. It was observed a synchronization between the moment of maximum abundance of this food resource and the maximum abundance of nests with nestlings. Ripe fruits have a high antioxidant and calcium content, thereby they would be beneficial for nestling growth. Hence, ripe fruit abundance would be the main cue to refine the start of reproduction of *E. albiceps* in Patagonian forests.

Palabras claves: abundancia de artrópodos, abundancia de orugas, Bosque Andino Patagónico, Fío-fío silbón, frutos maduros, inicio de la nidificación

## 4.1. INTRODUCCIÓN

La reproducción en las aves es energéticamente costosa, especialmente para las hembras que deben contar con recursos suficientes para la formación de sus huevos (Robbins 1981). Se ha propuesto que en las aves existen dos estrategias de reproducción: los reproductores por capital (*capital breeders*) y los reproductores por ingresos (*income breeders*) (Drent & Daan 1980). La primera estrategia comprende a las especies que se reproducen usando reservas corporales que obtuvieron antes del inicio de la temporada reproductiva, mientras que la segunda está conformada por las especies que se reproducen utilizando el alimento que consumen inmediatamente antes de la puesta (Drent & Daan 1980). Esta última estrategia es la que generalmente utilizan los paseriformes (Meijer & Drent 2008, Ward & Bryan 2006).

El momento del año en que ocurre la reproducción tiene un gran impacto en el éxito reproductivo, ya que si las aves (con cualquiera de las dos estrategias de reproducción) lo hacen cuando no hay suficiente alimento del tipo necesario para criar a sus pichones, la supervivencia de estos puede reducirse notablemente (Lambrechts & Visser 1999). Entonces, debe haber una sincronización temporal entre el aumento del tamaño de las gónadas y las condiciones ambientales favorables para la reproducción (Ball & Ketterson 2008). Las aves usarían señales específicas del ambiente para determinar cuándo es el momento adecuado para reproducirse (Ball & Ketterson 2008). El alargamiento del fotoperíodo es considerado como la señal inicial para el comienzo de la reproducción (Wikelski *et al.* 2000), ya que regula el inicio y fin de la misma independientemente de cualquier variación en el clima, el alimento y las condiciones sociales que pueden encontrar las aves en el sitio de reproducción (Hahn 1995, Ball & Ketterson 2008).

Sin embargo, para lograr un mayor éxito reproductivo el estímulo del fotoperíodo debe ser afinado por otras señales ambientales que ayuden a que las aves inicien la reproducción en el momento más adecuado dadas las variaciones de las condiciones ambientales locales (Caro *et al.* 2009, Chmura *et al.* 2020). La abundancia de alimento ha sido propuesta como una señal ambiental importante usada por las aves para ajustar el momento en que se inicia la reproducción (Dunn & Winkler 2010). La “hipótesis de la disponibilidad de alimento” (Lack 1954) indica que es fundamental para las aves la sincronización entre el período de máxima disponibilidad de alimento y el período de máxima demanda del mismo, es decir, durante la etapa de crecimiento de los pichones. Además, el alimento como señal puede tener efectos a corto plazo sobre la capacidad de los adultos para invertir en el crecimiento de las gónadas y la formación de huevos en aquellas especies que son reproductores por ingresos y a largo plazo sobre la posibilidad de criar a sus pichones en especies con cualquiera de las dos estrategias de reproducción (Lambrechts & Visser 1999). Salgado-Ortiz *et al.* (2009) observaron que *Dendroica petechia bryanti* sincroniza su período reproductivo con el

momento de la máxima abundancia de alimento, de tal manera que el número de artrópodos comenzó a incrementarse justo antes del inicio de la puesta y fue más alto durante el tiempo que hubo mayor cantidad de nidos activos. Algo similar reportaron Caro *et al.* (2009) al estudiar dos poblaciones de *Cyanistes caeruleus* que se hallaban en dos localidades distintas. Entre ambas localidades existía una diferencia de un mes en el momento en el que abundaban las orugas y estos autores mostraron que el período reproductivo de esta especie se acopló a las condiciones locales cuando las orugas eran abundantes. En un estudio experimental se demostró que el alimento constituyó una señal para el inicio de la reproducción de la especie tropical *Hylophylax naevioides naevioides* (Hau *et al.* 2000). Los investigadores expusieron a machos en cautiverio a distintos tipos de alimento y aquellos que tuvieron acceso a ver, manipular y consumir grillos vivos, incrementaron en pocos días el número de cantos cuando se les mostraba una hembra, mientras que los que recibieron grillos muertos tuvieron un número de cantos muy bajo (Hau *et al.* 2000). En este caso, no habría un efecto nutricional del alimento en el número de cantos, por lo que los insectos vivos podrían ser un indicador de la abundancia de presas y, en consecuencia, del momento adecuado para reproducirse (Hau *et al.* 2000). Hahn (1995) evaluó experimentalmente el efecto del fotoperíodo y la abundancia de alimento en machos de *Loxia curvirostra*. Durante fotoperíodos cortos y con acceso *ad libitum* al alimento el crecimiento de las gónadas no era notable, mientras que al exponer a los machos a fotoperíodos largos y bajo una restricción de alimento temporal que luego fue cambiada a un acceso *ad libitum* al alimento, mostraron un incremento notable del tamaño de sus gónadas luego de la restricción (Hahn 1995). Estos estudios demuestran que la abundancia de alimento podría ser utilizada como una señal para afinar el momento adecuado para reproducirse cuando la señal del fotoperíodo desencadena la producción de hormonas para la reproducción.

El objetivo de este capítulo es determinar si la abundancia de alimento actúa como variable ambiental complementaria al fotoperíodo, permitiendo que los adultos de *E. albiceps* ajusten la reproducción al período más favorable. Teniendo en cuenta que esta especie tarda aproximadamente un mes en comenzar la reproducción desde que arriba al bosque patagónico (Capítulo 3) y que es un paseriforme, se puede considerar que es un reproductor por ingresos. *E. albiceps* consume artrópodos (Muñoz *et al.* 2017) que halla principalmente en el follaje (Cueto *et al.* 2016). Los artrópodos constituyen una fuente rica en proteínas (40-70 % del peso seco), las cuales son esenciales para la formación del albumen de los huevos (Meijer & Drent 2008) y para el desarrollo de las plumas y músculos en las aves (Koutsos 2012), afectando las tasas de crecimiento de los pichones (Naef-Daenzer & Keller 1999, Perez *et al.* 2016). Además, *E. albiceps* es uno de los principales consumidores de frutos carnosos en el bosque patagónico (Amico & Aizen 2005), los cuales poseen diversos componentes nutritivos, como carbohidratos (Arena *et al.* 2013a), varios minerales (Damascos *et al.* 2008) y vitaminas (Ruiz *et al.* 2013). Entonces, si el aumento de la cantidad de nidos con huevos

está sincronizado con el incremento de la abundancia de alguno de los recursos alimenticios utilizados por esta especie, estos podrían representar recursos empleados por los adultos para prepararse fisiológicamente para la reproducción (Davies *et al.* 2015, Zhao *et al.* 2017). Por lo tanto, se propusieron las siguientes hipótesis para estudiar la relación que podría haber entre el alimento y la reproducción de los adultos de esta especie: I) el número de nidos con huevos de *E. albiceps* está asociado con la abundancia de frutos maduros y II) el número de nidos con huevos de *E. albiceps* está asociado con la abundancia de artrópodos. Se espera que la cantidad de nidos con huevos aumente cuando se produzca el incremento de la abundancia de frutos maduros y artrópodos. Además, dado que es necesario que las aves sincronicen el momento de máxima abundancia de alimento con el momento de la eclosión de los huevos (Tomás 2015), la sincronización del aumento de la cantidad de nidos con pichones con el incremento de la abundancia de alguno de los recursos alimenticios podría indicar que esos recursos son señales ambientales utilizados por la especie para iniciar la reproducción. Por lo tanto, se evaluó esta relación a través de las siguientes hipótesis: III) el número de nidos con pichones de *E. albiceps* está asociado con la abundancia de frutos maduros y IV) el número de nidos con pichones de *E. albiceps* está asociado con la abundancia de artrópodos. Se espera que el número de nidos con pichones sea máximo cuando se produzca la mayor abundancia de frutos maduros y artrópodos.

## 4.2. MÉTODOS

### 4.2.1. Búsqueda y monitoreo de nidos

Los detalles sobre los procedimientos empleados están descritos en el capítulo 3 (sección 3.2.2). Para los análisis del presente capítulo se utilizaron los nidos correspondientes a las temporadas reproductivas 2015/2016, 2016/2017 y 2017/2018.

### 4.2.2. Colecta de datos de abundancia de alimento

La abundancia de alimento fue medida durante las temporadas reproductivas 2015/2016, 2016/2017 y 2017/2018. Dado que *E. albiceps* es una especie omnívora (Brown *et al.* 2007, Muñoz *et al.* 2017), se consideraron los dos tipos de alimento más frecuentemente consumidos por esta especie: frutos carnosos y artrópodos (Capítulo 2).

Desde octubre hasta marzo en cada temporada reproductiva, una vez por semana se estimó la abundancia de frutos carnosos maduros en 10 individuos de Calafate (*Berberis microphylla*). Se consideró que un fruto de Calafate estaba maduro cuando al menos el 50 % de la superficie de la piel del fruto era de color púrpura (*i.e.*, madurez fisiológica, Arena *et al.* 2013b). Se trabajó solo con esta especie de arbusto ya que en el área de estudio es la única

que fructifica durante el período que *E. albiceps* se reproduce (ver capítulo 2). El método de estimación de la abundancia de frutos maduros por planta fue explicado en el capítulo 2.

La abundancia de artrópodos fue medida desde octubre hasta marzo, aproximadamente cada 10 días utilizando la técnica de golpeteo de la vegetación (Debandi 1999). Este muestreo se realizó sobre dos especies de plantas leñosas dominantes en el área de estudio: Maitén (*Maytenus boaria*) y Calafate. El método de muestreo utilizado fue explicado en el capítulo 2. Dado que el comportamiento de alimentación de *E. albiceps* consiste principalmente en posarse en la vegetación y capturar presas que detecta en el follaje por revoloteo (Cueto *et al.* 2016), la abundancia de artrópodos fue dividida en artrópodos de follaje y artrópodos voladores. Además, debido a que es frecuente que las aves alimenten a sus pichones con presas blandas (*e.g.*, orugas, Pretelli *et al.* 2014, Caro *et al.* 2009, Auer *et al.* 2016), se contabilizó la abundancia de orugas (Lepidoptera) por separado de los artrópodos de follaje. El grupo de artrópodos de follaje comprendió los Órdenes Coleoptera, Araneae, Hemiptera, Isoptera, Ortoptera, Dermaptera y Plecoptera, la Familia Formicidae (hormigas) y la subclase Acari, mientras que el grupo de artrópodos voladores estuvo conformado por los Órdenes Diptera e Hymenoptera. Para cada muestreo, se estimó la abundancia promedio de cada grupo de artrópodos por planta.

#### 4.2.3. Análisis estadísticos

Desde noviembre (cuando machos y hembras ya se hallan en el área de estudio, capítulo 3) hasta fines de febrero (cuando se encuentran los últimos nidos activos) cada mes fue dividido en tres períodos de 10 días (*e.g.*, diciembre I, diciembre II, diciembre III). Para cada período, en cada temporada reproductiva se estimaron como variables respuesta el número de nidos con huevos y el número de nidos con pichones y como variables predictoras se estimaron valores promedio del número de frutos maduros por planta, número de orugas por planta, número de artrópodos de follaje por planta y número de artrópodos voladores por planta. De esta manera, la unidad de medida del valor de abundancia de cada recurso fue la planta. Dado que la abundancia de frutos fue medida una vez por semana, en algunos casos se empleó el promedio de dos muestreos cuando coincidían con un mismo período.

Debido a que las variables predictoras y las variables respuesta están medidas a través del tiempo, estas constituyen series temporales. Entonces los datos tienen un orden que permite utilizar correlaciones cruzadas para identificar los desfases temporales de una variable predictora X con respecto a una variable dependiente Y (Crawley 2007). Las correlaciones cruzadas son similares a la correlación de Pearson, pero tienen en cuenta el desfase entre las dos variables utilizadas cuando se estima el valor de la correlación. Por lo tanto, cuando no hay desfase (*i.e.*, lag 0) la correlación cruzada es idéntica a una correlación de Pearson y las variables X e Y cambian al mismo tiempo. Cuando hay un desfase temporal

(lag) negativo, significa que los cambios de los valores de la serie X anteceden a los cambios observados de los valores de la serie Y. Mientras que un desfase temporal positivo implica que los cambios de los valores de la serie X ocurren después de los cambios de los valores de la serie Y. Las correlaciones cruzadas fueron realizadas para cada variable respuesta y cada año por separado como un análisis exploratorio para hallar los desfases temporales con los que las variables predictoras se asociaban con el número de nidos con huevos y con el número de nidos con pichones en cada temporada reproductiva.

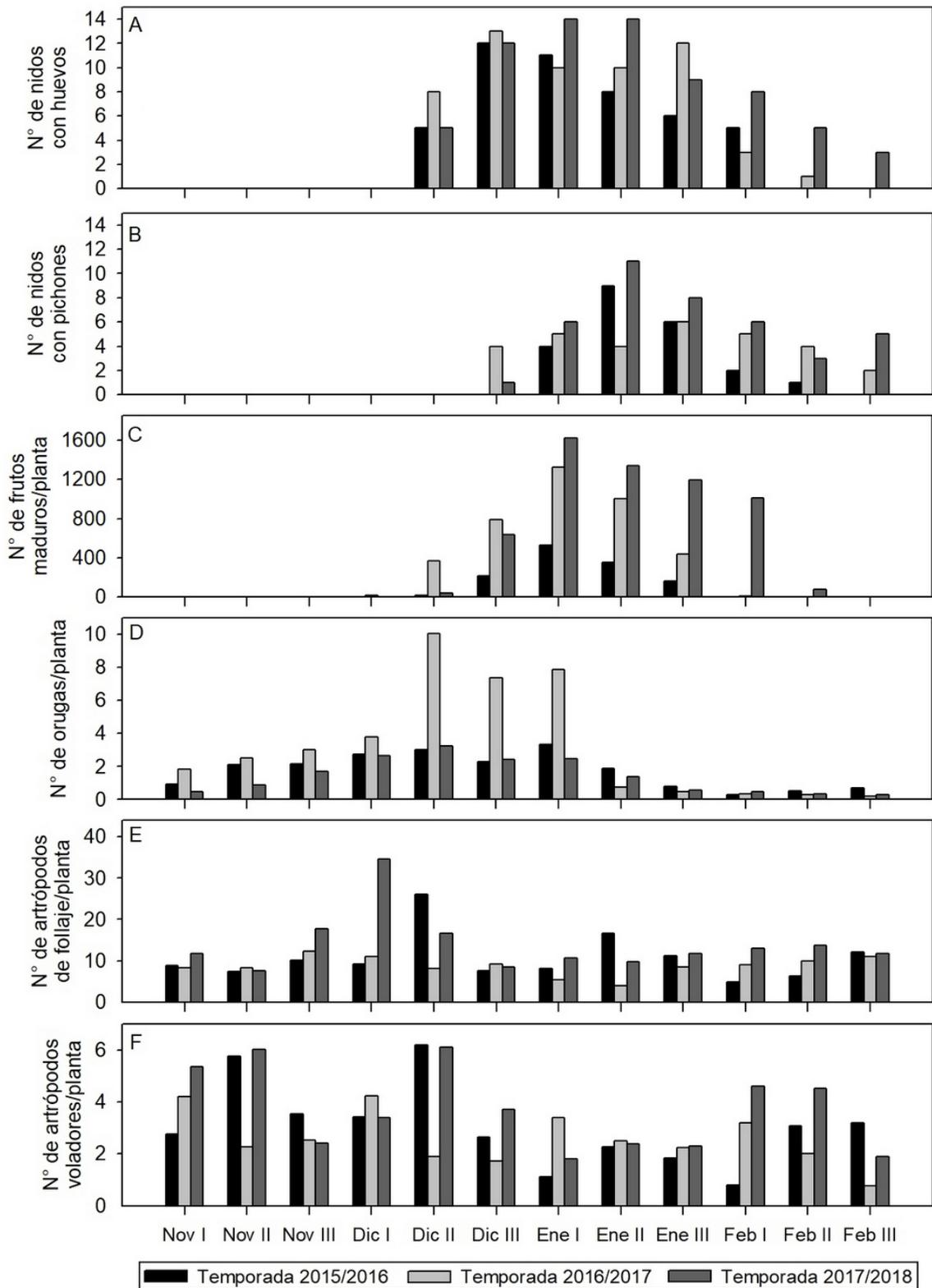
Para evaluar los efectos que tienen las abundancias de recursos alimenticios sobre el número de nidos con huevos y el número de nidos con pichones durante cada temporada reproductiva se emplearon modelos de ruta con mínimos cuadrados parciales (*Partial least squares path modeling* o PLS-PM por sus siglas en inglés, Sanchez 2013). Se utilizaron los resultados obtenidos del análisis exploratorio para decidir qué desfases temporales se incluían en los PLS-PM. Cada variable predictora fue empleada con el desfase temporal (lag) en el que presentaba la correlación significativa más alta con cada variable respuesta. Se seleccionaron solo las variables con desfases  $\leq 0$  ya que se buscaba investigar qué recursos alimenticios predicen la abundancia de nidos con huevos y nidos con pichones. Si una variable predictora no presentaba ninguna correlación significativa con la variable respuesta, entonces se excluía del modelo. Los parámetros estimados por un PLS-PM son coeficientes de rutas (*path coefficients*), es decir coeficientes de regresión lineal estandarizados calculados como el producto entre el coeficiente de la regresión lineal y el desvío estándar de la variable predictora. Estos valores miden la fracción de la desviación estándar de la variable respuesta que es explicada por la variable predictora (Dodge 2003). De esta manera, se pueden comparar los coeficientes de rutas entre sí, considerando sus valores como los efectos que tienen sobre la variable respuesta.

Los análisis estadísticos de las correlaciones cruzadas fueron realizados con el software R versión 3.5.3 (R Core Team 2019). Para la construcción de los PLS-PM se utilizó el software R versión 3.0.1 (R Core Team 2013) y el paquete *plspm*, el cual no está disponible para versiones actuales del programa.

### 4.3. RESULTADOS

#### 4.3.1. Variación temporal de nidos y abundancia de alimento

Los nidos con huevos comenzaron a encontrarse a partir de la segunda decena de diciembre y la cantidad máxima fue observada a fines de diciembre o principios de enero, según el año (Fig. 4.1A). El número de nidos con pichones comenzó a aumentar a fines de diciembre alcanzando un máximo a mediados o fines de enero, según el año (Fig. 4.1B). En cuanto a la variación de los recursos alimenticios, se observó que la abundancia de frutos maduros comenzó a incrementarse desde los primeros días de diciembre y cada año alcanzó



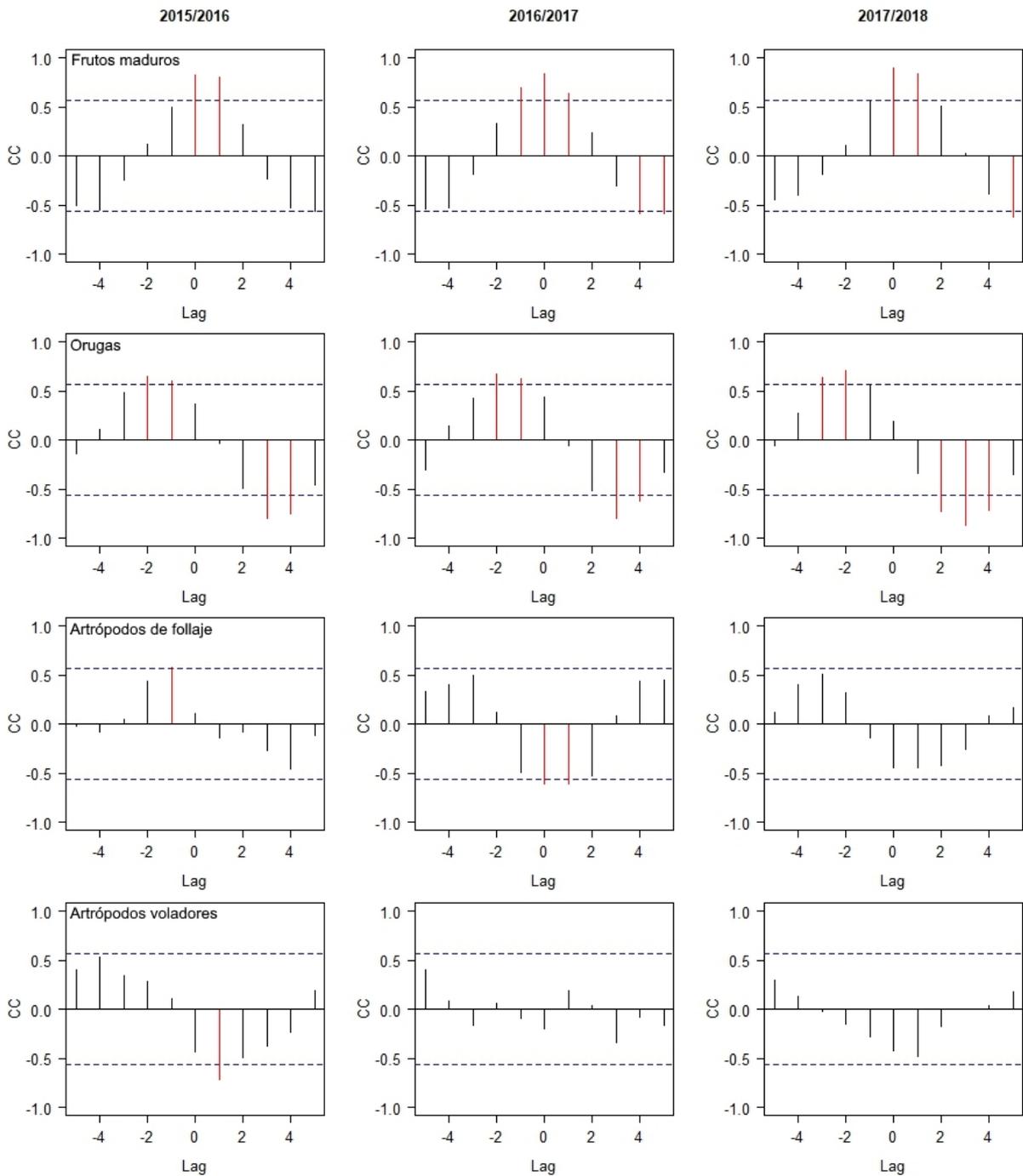
**Figura 4.1.** Variación temporal del número de nidos con huevos (A), número de nidos con pichones (B), abundancia de frutos maduros (C), abundancia de orugas (D), abundancia de artrópodos de follaje (E) y abundancia de artrópodos voladores durante cada temporada reproductiva (F). Los valores corresponden al promedio de cada período mensual.

la máxima abundancia durante la primera decena de enero (Fig. 4.1C). Durante cada año la abundancia de orugas aumentó hacia mediados de diciembre y disminuyó a partir de mediados de enero, manteniéndose en valores muy bajos ( $< 2$  orugas por planta) en lo que restaba del período reproductivo (Fig. 4.1D). La abundancia de artrópodos de follaje mantuvo valores similares a lo largo de cada temporada, aunque se registraron picos de abundancia en algunas temporadas en diciembre (a mediados en la temporada 2015/2016 y a principios en la temporada 2017/2018, Fig. 4.1E). La abundancia de artrópodos voladores se mantuvo en valores similares a lo largo de cada temporada reproductiva, con valores de abundancia que oscilaban entre 1 y 6 individuos por planta (Fig. 4.1F).

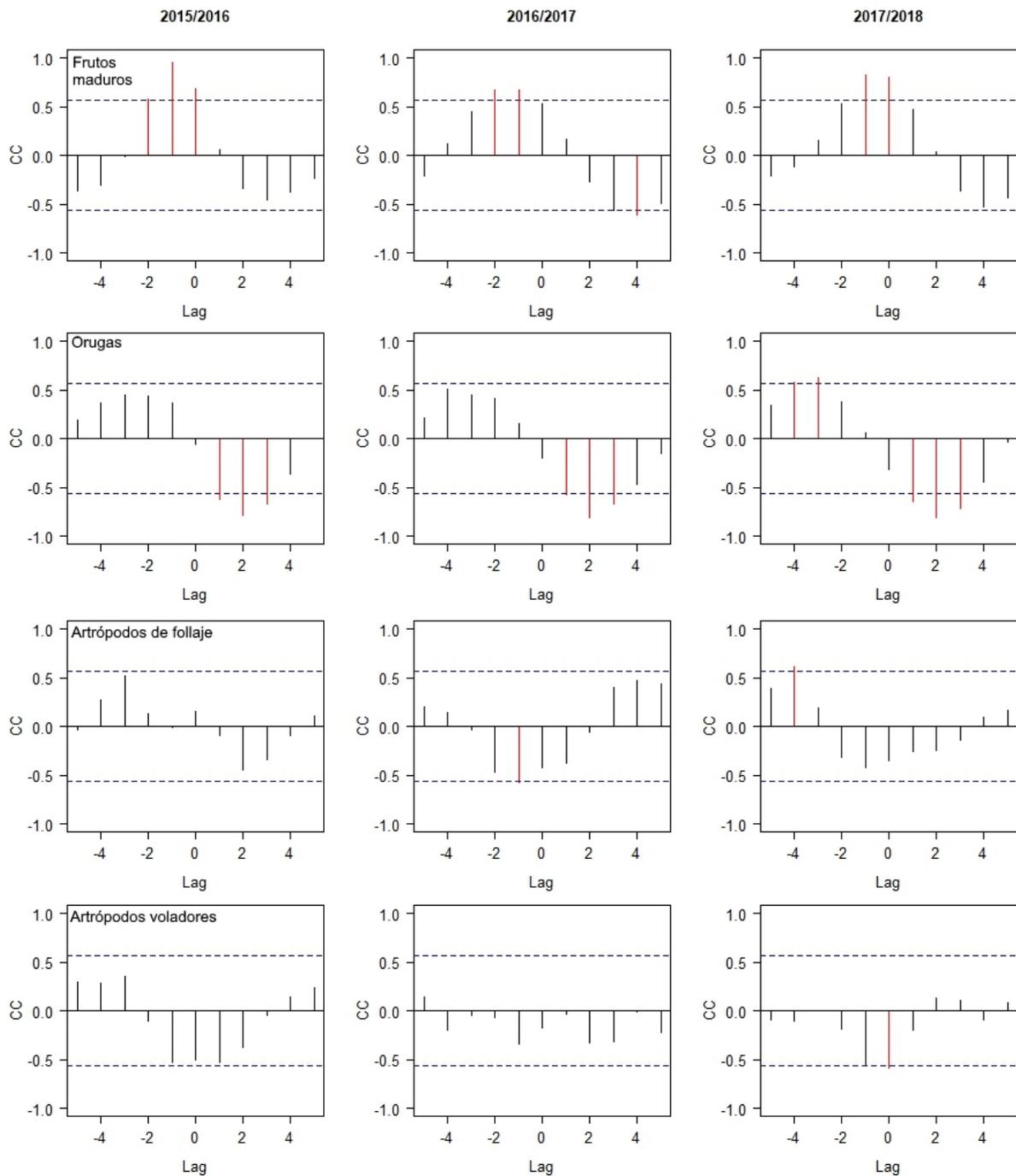
#### **4.3.2. Correlaciones cruzadas entre nidos y recursos alimenticios**

Los correlogramas de las correlaciones cruzadas muestran las correlaciones más altas entre la abundancia de frutos maduros en fase y el número de nidos con huevos en cada temporada reproductiva (Fig. 4.2). Cada año se observó que la abundancia de orugas aumentó en dos períodos de 10 días previos al aumento de la cantidad de nidos con huevos, siendo esta la correlación más alta (Fig. 4.2). Durante la temporada 2015/2016 la abundancia de artrópodos de follaje aumentó en un período de 10 días previo al aumento de la cantidad de nidos con huevos, mientras que durante la temporada 2016/2017 el aumento de la cantidad de nidos con huevos estuvo en fase con la disminución de la abundancia de artrópodos de follaje (Fig. 4.2). En ningún año se observó que el aumento de la abundancia de artrópodos voladores preceda al aumento de la cantidad de nidos con huevos (Fig. 4.2).

El aumento de la abundancia de frutos maduros con un desfase de un período de 10 días previo al aumento del número de nidos con pichones produjo la correlación más alta durante cada temporada reproductiva (Fig. 4.3). Solo durante la temporada 2017/2018 se observó que la correlación más alta se produjo entre el aumento de la abundancia de orugas tres períodos de 10 días previos y el incremento de la cantidad de nidos con pichones (Fig. 4.3). Durante la temporada 2016/2017 se observó que la disminución de la abundancia de artrópodos de follaje precedió por un período de 10 días al aumento de la cantidad de nidos con pichones, mientras que durante la temporada 2017/2018 el aumento de la abundancia de este recurso precedió por cuatro períodos de 10 días al aumento del número de nidos con pichones (Fig. 4.3). Solo durante la temporada 2017/2018 se observó que la cantidad de nidos con pichones aumentaba mientras la abundancia de artrópodos voladores descendía (Fig. 4.3).



**Figura 4.213.** Correlogramas de las correlaciones cruzadas del número de nidos con huevos con las abundancias de frutos maduros, orugas, artrópodos de follaje y artrópodos voladores durante cada temporada reproductiva. El eje vertical CC indica el valor de la correlación cruzada. Como la unidad de medida en este trabajo fue período de 10 días, lag indica el desfase en cantidad de períodos de 10 días. Cada barra indica el valor de la correlación entre X e Y según el desfase indicado. Las líneas punteadas indican el valor crítico a partir del cual las correlaciones se consideran significativas, las cuales están representadas con barras de color rojo.



**Figura 4.3.** Correlogramas de las correlaciones cruzadas del número de nidos con pichones con las abundancias de frutos maduros, orugas, artrópodos de follaje y artrópodos voladores durante cada temporada reproductiva.

#### 4.3.3. Influencia de la abundancia de alimento en la intensidad de la reproducción

Los resultados de los PLS-PM indican que durante las temporadas 2015/2016 y 2016/2017 la abundancia de frutos en fase fue el recurso que mayor efecto tuvo sobre la cantidad de nidos con huevos, mientras que durante la temporada 2017/2018 el efecto de la abundancia de orugas dos períodos de 10 días previos fue mayor que el de los frutos (Tabla 4.1). Solo durante la temporada 2015/2016 la abundancia de artrópodos de follaje fue el recurso con el segundo mayor efecto (Tabla 4.1).

La abundancia de frutos maduros en un período de 10 días previos fue el recurso alimenticio que mayor efecto tuvo sobre la abundancia de nidos con pichones de *E. albiceps* durante cada temporada reproductiva (Tabla 4.1). Los efectos de los demás recursos fueron bajos y algunos negativos, es decir que se hallaban en baja abundancia cuando el número de nidos con pichones era alto (Tabla 4.1).

**Tabla 4.1.** Efectos (coeficientes de ruta) de la abundancia de alimento sobre el número de nidos con huevos y el número de nidos con pichones de *E. albiceps*, estimados mediante modelos de rutas con mínimos cuadrados parciales (PLS-PM).

Temporada	Variable respuesta	Variable predictora	Efecto
2015/2016	Nidos con huevos	Frutos en fase	0,618
		Artrópodos de follaje un período de 10 días previo	0,351
		Orugas dos períodos de 10 días previos	0,217
2016/2017	Nidos con huevos	Frutos en fase	0,677
		Orugas dos períodos de 10 días previos	0,269
		Artrópodos de follaje en fase	0,107
2017/2018	Nidos con huevos	Orugas dos períodos de 10 días previos	0,557
		Frutos en fase	0,414
2015/2016	Nidos con pichones	Frutos un período de 10 días previo	0,991
2016/2017	Nidos con pichones	Frutos un período de 10 días previos	0,528
		Artrópodos de follaje un período de 10 días previo	-0,287
2017/2018	Nidos con pichones	Frutos un período de 10 días previo	0,556
		Artrópodos de follaje cuatro períodos de 10 días previo	0,184
		Orugas tres períodos de 10 días previos	0,144
		Artrópodos voladores en fase	-0,265

#### 4.4. DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en este capítulo muestran que la abundancia de frutos maduros y orugas podrían constituir recursos importantes para la reproducción de los adultos. En cuanto a la etapa de huevos, los resultados obtenidos apoyan la primera y segunda predicción de que la cantidad de nidos con huevos se sincronizan con las abundancias de frutos maduros y orugas. El número de nidos con pichones también estuvo sincronizado con la abundancia de frutos maduros, lo cual apoya la tercera predicción planteada, mientras que los demás recursos no tuvieron efectos importantes sobre esta variable respuesta.

Al separar los artrópodos en distintos grupos durante los análisis, fue posible determinar el efecto de cada uno sobre la reproducción de esta especie. Las correlaciones cruzadas mostraron que la abundancia de artrópodos de follaje no estuvo asociada al número de nidos con huevos durante cada año y los resultados de los modelos de ruta con mínimos cuadrados parciales (PLS-PM) indicaron que no fue el recurso con el mayor efecto en ninguna de las temporadas reproductivas, por lo que no podría considerarse como uno de los principales recursos empleados por *E. albiceps* para prepararse para la reproducción. Sin embargo, las abundancias de frutos maduros y orugas fueron los recursos que mayor efecto tuvieron sobre el número de nidos con huevos y con el mismo desfase temporal cada año. El número de nidos con huevos comenzó a incrementarse cuando los frutos comenzaban a madurar y cuando la abundancia de orugas ya era alta. Los frutos tuvieron un efecto intermedio a alto durante cada temporada reproductiva, mientras que las orugas tuvieron un efecto más alto que los frutos durante la temporada 2017/2018 y efectos bajos en las otras temporadas. Esto indicaría que los frutos maduros y las orugas constituirían fuentes nutritivas a corto plazo para que los adultos acondicionen su cuerpo para la reproducción (Lambrechts & Visser 1999).

Durante la puesta, las proteínas son el factor limitante para la reproducción (Meijer & Drent 2008), debido a que el costo diario de la producción de huevos varía entre 86 y 230 % respecto a los requerimientos diarios de proteínas de las aves (Robbins 1981). Teniendo en cuenta que las orugas son animales con un alto contenido de proteínas (50-60 gr proteína/100 g de materia seca, Bukkens 1997), su abundancia previa al inicio de la puesta de huevos de *E. albiceps* podría contribuir con los requerimientos proteicos necesarios para la producción de huevos. Las aves también pueden obtener proteínas de los frutos (Herrera *et al.* 2005). En el bosque patagónico se ha observado que las aves insectívoro-frugívoras consumen principalmente frutos maduros cuando son abundantes durante el verano (Orellana *et al.* 2014). Los frutos maduros de *B. microphylla* tienen un bajo contenido de proteínas, ya que un fruto pesa en promedio 424 mg (Arena & Curvetto 2008) y solo el 2,6 % de su peso son proteínas (Ruiz *et al.* 2010). No obstante, mediante la ingesta de abundantes frutos las aves pueden cubrir sus requerimientos proteicos (Witmer & van Soest 1998). Durante los

muestreos con redes de niebla (Capítulo 3) las heces de los individuos de *E. albiceps* capturados durante el período reproductivo eran de color violeta y se encontraban semillas de *B. microphylla* (Gorosito C.A., obs. pers.), lo cual es evidencia de que estaban consumiendo sus frutos. El fruto de *B. microphylla* tiene además otras propiedades importantes, como un alto contenido de carbohidratos (Arena *et al.* 2013a) y ácidos grasos (Mazzuca *et al.* 2005), diversos minerales, siendo abundante el calcio (Damascos *et al.* 2008) y grandes cantidades de compuestos antioxidantes, como antocianinas, polifenoles y ácido ascórbico –vitamina C– (Ruiz *et al.* 2010, Ruiz *et al.* 2013). Esto lo convierte en un alimento de alto valor nutricional (Arena *et al.* 2013a, Ruiz *et al.* 2013). Para la formación de la cáscara de los huevos es necesario que las hembras dispongan de calcio en su organismo (Reynolds & Perrins 2010), pero la acumulación de calcio en su esqueleto antes de la puesta es muy baja en comparación con lo que se necesita para la formación de los huevos, por lo cual deben ingerirlo durante el período de puesta (Graveland & Gijzen 1994). Por ejemplo, se ha visto hembras de algunas especies de aves ingiriendo materiales ricos en calcio como caparzones de caracoles, arena, madera en descomposición y huesos de vertebrados (Graveland & Gijzen 1994, Reynolds & Perrins 2010). Harper & Skinner (1998) sugieren que más del 0,35 % de la dieta de los paseriformes debe contener calcio. *E. albiceps* podría cubrir este requerimiento nutricional mediante la ingesta de frutos de *B. microphylla*, obteniendo calcio para la formación de la cáscara de sus huevos. Por otro lado, los compuestos antioxidantes en cantidades suficientes en los huevos han demostrado ser beneficiosos para la supervivencia del embrión, reduciendo el daño que puede causarles el estrés oxidativo durante su desarrollo (Deeming & Pike 2013). Además, se ha demostrado que los adultos con dietas ricas en compuestos antioxidantes sufren una menor pérdida de peso durante el período de reproducción y un acortamiento menor de sus telómeros (lo cual se asocia con el envejecimiento) que otros adultos con dietas más pobres en compuestos antioxidantes (Badás *et al.* 2015). Por lo tanto, mediante el consumo de frutos maduros de *B. microphylla* los adultos de *E. albiceps* podrían obtener beneficios en la producción de huevos y reducir el desgaste físico que sufren durante el período reproductivo.

Para que una señal ambiental sirva como guía para la reproducción debe permitir predecir la abundancia futura de alimento y ser detectable con tiempo de manera que los pichones eclosionen cuando la abundancia de alimento es alta (Araujo *et al.* 2017). La única variable que fue importante durante cada año para el número de nidos con pichones fue la abundancia de frutos maduros. La cantidad de nidos con pichones aumentó 10 días después del aumento de la abundancia de frutos maduros. Entonces, este resultado concuerda con la “hipótesis de la disponibilidad de alimento” (Lack 1954). Bajo esta hipótesis se observa una sincronización entre el momento de mayor abundancia de alimento y el momento en que eclosionan los pichones (Blondel *et al.* 1999, Caro *et al.* 2009, Salgado-Ortiz *et al.* 2009, Hinks *et al.* 2015). Esto concuerda con la dieta observada de los pichones de *E. albiceps*, los cuales

fueron alimentados con frutos maduros de *B. microphylla* (Capítulo 3). Las altas cantidades de compuestos antioxidantes y la abundancia de calcio (esencial para el desarrollo del esqueleto) en estos frutos podrían cubrir también las necesidades nutricionales durante el crecimiento de los pichones de *E. albiceps*. Se ha informado que los compuestos antioxidantes en la dieta de los pichones de *Hirundo rustica* permitieron que estos alcancen un mayor peso y que experimenten una aceleración en el crecimiento de sus plumas (de Ayala *et al.* 2006). Además, la adición de calcio en la dieta de pichones de *Tachycineta bicolor* incrementó sus tasas de crecimiento, alcanzando un mayor tamaño corporal a la edad que abandonaron el nido en comparación con aquellos pichones que no recibieron suplementos de calcio durante el crecimiento (Dawson & Bidwell 2005). De esta manera, los frutos maduros no solo contribuirían con la nutrición de los adultos durante la reproducción, sino que también representarían un recurso importante para el crecimiento de los pichones.

Las orugas son consideradas como el principal recurso alimenticio en la dieta de los pichones (Thomas *et al.* 2010, Caro *et al.* 2009) debido a su consistencia blanda que facilitaría la digestión (Orłowski *et al.* 2015). No obstante, las orugas fueron más abundantes a mediados de diciembre, cuando se estaba iniciando la reproducción de *E. albiceps*, mientras que no abundaron durante el período que hay mayor cantidad de nidos con pichones (*i.e.*, enero). La abundancia de orugas estaría sincronizada con el período temporal durante el cual se produce la foliación de las plantas, siendo las hojas jóvenes su principal alimento (van Asch & Visser 2007). En el sitio de estudio, la foliación de *M. boaria* ocurre entre mediados de octubre y fines de diciembre (Gorosito CA, obs. pers.). Si bien la fenología de la vegetación podría ser utilizada como señal para acoplar la reproducción con la abundancia de orugas (Thomas *et al.* 2010), *E. albiceps* no adelanta el inicio de la puesta para que la eclosión de los pichones se sincronice con el período en que hay mayor abundancia de orugas (diciembre). Teniendo en cuenta que las hembras llegan en noviembre (Capítulo 3) y que necesitan de un período de recuperación por el costo energético de la migración, esto podría no permitirles sincronizar la eclosión de sus pichones con el momento en que abundan las orugas. Además, los resultados mostraron que la cantidad de nidos con pichones se correlacionó con la abundancia de artrópodos de follaje de unos 40 días previos, es decir un lapso de tiempo mucho antes de que se inicie la puesta. Este tipo de alimento podría estar cumpliendo un rol diferente en *E. albiceps*. Los artrópodos de follaje podrían ser el alimento que los adultos de esta especie utilizan para recuperarse del desgaste energético ocurrido durante la migración. Desde que arriban los adultos al sitio de reproducción y se reproducen transcurre aproximadamente un mes (Capítulo 3, Cueto & Gorosito 2018). Este lapso de tiempo podría ser suficiente para que los adultos mejoren su condición corporal para enfrentar la etapa reproductiva. Por otro lado, la abundancia de artrópodos voladores disminuyó cuando *E. albiceps* comenzó la puesta, lo cual resultó en que no constituya un recurso con efectos sobre la cantidad de nidos con huevos y cuya abundancia fue baja cuando la cantidad de nidos con pichones era alta.

Por lo tanto, los resultados sugieren que los adultos podrían utilizar la abundancia de frutos maduros como guía para iniciar la reproducción. El número de nidos con huevos aumenta cuando la abundancia de frutos maduros comienza a aumentar y se produce una sincronización entre el número de nidos con pichones y los frutos maduros, demostrando que este recurso cumpliría un rol importante en la reproducción de *E. albiceps*. Por otro lado, el número de nidos con huevos comenzó a aumentar cuando la abundancia de orugas ya era máxima, por lo que este recurso podría constituir un alimento de preparación para la reproducción, dado que Muñoz *et al.* (2017) reportaron un consumo importante de orugas por *E. albiceps* en el bosque patagónico. No obstante, la abundancia de orugas no representaría una guía para iniciar la reproducción, debido a que no fue un recurso abundante en el momento que hubo una mayor cantidad de nidos con pichones. Entonces, las propiedades nutritivas de los frutos de *B. microphylla* y el alto contenido proteico de las orugas les permitiría a los adultos prepararse en el corto plazo para la reproducción, mientras que los frutos maduros también serían importantes durante el crecimiento de los pichones.

El inicio de la reproducción de *E. albiceps* en Cañadón Florido fue diferente al reportado en otras localidades del Bosque Andino Patagónico, en las cuales ocurrió un poco más temprano (Willson *et al.* 2005, Jara *et al.* 2019). *E. albiceps* es una especie flexible en su comportamiento de alimentación (*e.g.*, Cueto *et al.* 2016) y estas diferencias en el momento de la reproducción indicarían que esta ave podría utilizar diferentes señales para afinar el comienzo de la reproducción dependiendo de la localidad. Por ejemplo, en bosques más húmedos algunas especies de plantas presentan frutos inmaduros durante invierno y frutos maduros al principio de la primavera (Riveros & Smith-Ramírez 1996) y la actividad defoliadora de las larvas es intensa, comenzando entre noviembre y diciembre (Paritsis *et al.* 2011). La replicación de este estudio en otras localidades y a diferentes latitudes permitirá establecer con mayor certeza las guías ambientales que usa *E. albiceps* para ajustar su reproducción a las condiciones ambientales favorables en el Bosque Andino Patagónico.

# Capítulo 5: Selección del sitio de nidificación y efectos de la vegetación sobre el éxito reproductivo

---

## Resumen

La selección del sitio de nidificación es una respuesta comportamental que puede brindar protección para los adultos, huevos y pichones en el nido, influyendo en el éxito reproductivo. La depredación es la principal causa de pérdida de nidos, por lo cual ha sido considerada como la principal presión evolutiva que actúa sobre la selección de sitios de nidificación. En consecuencia, el ocultamiento de los nidos sería el principal factor asociado con la selección del sitio de nidificación y el éxito de la nidificación. En este capítulo se evaluó si las características de los sitios de nidificación de *Elaenia albiceps* a escala de mesohábitat y microhábitat reducen la depredación. También se analizó si la orientación del nido afecta el éxito de nidificación. A escala de mesohábitat, el estrato arbóreo bajo (1,5–4 m) fue seleccionado por esta especie. A escala de microhábitat, *E. albiceps* seleccionó a *Schinus patagonicus* para construir sus nidos y usó menos de lo esperado por azar a *Maytenus boaria*. Los nidos fueron ubicados dentro del follaje de la planta soporte con una orientación noreste. No se hallaron asociaciones entre las características seleccionadas a escala de meso y microhábitat y una reducción de la depredación. Los nidos de *E. albiceps* están expuestos a diversos depredadores voladores y terrestres (principalmente aves y roedores), lo cual podría eliminar la posibilidad de que haya sitios seguros donde la especie pueda nidificar. Debido a la dureza de la madera de *S. patagonicus* que puede brindar soporte estructural a los nidos frente a fuertes vientos y que los nidos fueron orientados hacia la dirección opuesta del viento predominante, la selección de los sitios de nidificación de *E. albiceps* podría estar relacionada con factores microclimáticos asociados al lugar donde ubica el nido.

## Abstract

Nest-site selection is a behavioral response than can provide protection for adults, eggs and nestlings in the nest, affecting the fitness. Predation is the main cause of nest loss, thereby it has been considered the main evolutionary driver in nest-site selection. As a consequence, nest concealment would be the main factor associated with the nest-site selection and nesting success. In this chapter, it was evaluated whether nesting site characteristics of *Elaenia albiceps* at mesohabitat and microhabitat scales reduce nest predation. Also it was tested whether nest orientation affects nesting success. At the mesohabitat scale, the low tree stratum (1.5–4 m) was selected by this species. At the microhabitat scale, *E. albiceps* selected *Schinus patagonicus* to build its nests and used *Maytenus boaria* less than expected by chance. Nests were placed inside foliage of the support plant with a northeast orientation. No associations were found between the selected characteristics at meso and microhabitat scales and a reduction of predation. Nests of *E. albiceps* are exposed to several flying and terrestrial predators (mainly birds and rodents), which could eliminate the possibility of safe sites where the species can nest. Due to the hardness of *S. patagonicus* wood, which can provide structural support to the nest against strong winds, and that nests were orientated to the opposite direction of the prevailing wind, nest-site selection of *E. albiceps* could be related to microclimatic factors associated with the place where the nest is located.

Palabras claves: accesibilidad al nido, depredación, mesohábitat, microhábitat, ocultamiento del nido, orientación del nido

## 5.1. INTRODUCCIÓN

La selección del hábitat por parte de las aves es una respuesta comportamental que resulta del uso desproporcionado de una parte del ambiente donde viven (Block & Brennan 1993). El estudio de este comportamiento se ha enfocado principalmente en la elección de sitios de alimentación y de nidificación (Block & Brennan 1993). Las aves al seleccionar el sitio de nidificación obtendrían protección para sí mismas y para sus huevos y pichones (Guilherme *et al.* 2018). Por lo tanto, el sitio de nidificación seleccionado tendría un efecto sobre la supervivencia del ave que incuba (Miller *et al.* 2007), el éxito reproductivo de los individuos (Guilherme *et al.* 2018) y un impacto final sobre el tamaño de la población (Newton 1998).

La depredación tiene una fuerte influencia en la evolución de los rasgos de historia de vida de las aves (Marini 1997, Latif *et al.* 2012, Martin 2015). Esta es la causa más importante del fracaso de la nidificación (Martin 1993, Remeš *et al.* 2012, Vázquez *et al.* 2018), por lo que ha sido considerada como la principal presión evolutiva que actúa sobre la selección del sitio de nidificación (Martin 1993). Esta selección puede variar de acuerdo al tipo de depredadores de nidos que haya en el ambiente, influyendo en última instancia en el éxito reproductivo (Colombelli-Négrel & Kleindorfer 2008, Borgmann & Conway 2015). Los depredadores pueden usar señales visuales para hallar los nidos, como la actividad parental (Martin *et al.* 2000, Fontaine & Martin 2006), la visibilidad de los nidos (Bailey *et al.* 2015), el color de los huevos (Stoddard *et al.* 2011), señales auditivas como los pedidos de alimento de los pichones (Haskell 1994, Briskie *et al.* 1999, Haff & Magrath 2011, Husby 2019), las vocalizaciones de alerta de los adultos (Krama & Krams 2005) y señales olfativas como el olor de las plumas (Mihailova *et al.* 2018) y de los sacos fecales en los nidos (Ibáñez-Álamo *et al.* 2013). Los depredadores voladores (principalmente aves) pueden guiarse con señales visuales y auditivas para encontrar los nidos (Remeš 2004), mientras que los depredadores terrestres (principalmente mamíferos) utilizan en mayor medida las señales olfativas (Remeš 2004, Ruzicka & Conover 2011).

Las características del hábitat seleccionado deben afectar el éxito reproductivo para que tengan un valor adaptativo (Jones 2001, Latif *et al.* 2012). El ocultamiento de los nidos sería la principal característica que las aves estarían seleccionando en los sitios de nidificación para evitar la depredación e incrementar su éxito reproductivo (Latif *et al.* 2012, MacDonald *et al.* 2015). De acuerdo con la “hipótesis de la densidad del follaje” (Martin 1993), el riesgo de depredación disminuye con el aumento de la densidad de la vegetación en las proximidades del nido, la cual inhibe la transmisión de señales visuales, químicas o sonoras. La ubicación del nido en especies de plantas abundantes también brindaría mayores probabilidades de una reproducción exitosa (Liebezeit & George 2002). Según la “hipótesis de sitio de presa potencial” (Martin 1993) la mayor abundancia de esas especies de plantas usadas para nidificar reduce la probabilidad de depredación, dado que se incrementa el

número de sitios potenciales que el depredador debe buscar, lo cual provoca la renuncia a la búsqueda. A pesar de esto, los resultados de numerosos estudios no apoyan estas dos hipótesis (Filliater *et al.* 1994, Howlett & Stutchbury 1996, Boulton *et al.* 2003, Borgmann & Conway 2015, Fu *et al.* 2016). Esto podría ser consecuencia de una alta diversidad de depredadores que usan distintos métodos de búsqueda y por lo tanto no habría sitios de nidificación seguros (Filliater *et al.* 1994, Fu *et al.* 2016). También podría deberse a que los depredadores son generalistas y oportunistas, es decir que ingieren diversos tipos de alimento, entre los cuales se encuentra el consumo de huevos y pichones cuando hallan nidos activos (Howlett & Stutchbury 1996).

Las características del hábitat seleccionadas en el sitio de nidificación pueden variar según la escala espacial en la que se analice la respuesta comportamental (Cueto 2006, McGarigal *et al.* 2016, Sánchez *et al.* 2013). Ciertas características del ambiente podrían resultar poco importantes en la selección del sitio de nidificación por las aves en una escala espacial, pero resultar cruciales en otra (Jedlikowski & Brambilla 2017). Entonces, el estudio de los patrones de selección de sitios de nidificación debe ser realizado utilizando múltiples escalas espaciales (Block & Brennan 1993, Crampton & Sedinger 2011, Jedlikowski *et al.* 2016), las cuales deben ser definidas apropiadamente para evitar errores de interpretación de los resultados obtenidos (Cueto 2006).

A escala de mesohábitat (*i.e.*, el área en los alrededores donde se encuentra el nido, que en algunos casos puede ser similar al territorio defendido por los adultos) se ha observado que las aves ubican sus nidos en sitios que tienen una alta densidad de vegetación (Norment 1993, Crampton & Sedinger 2011, Fu *et al.* 2016). Esta densidad puede estar concentrada en un estrato en particular, como por ejemplo la densidad de vegetación en el estrato arbustivo o en el dosel (Siepielski *et al.* 2001). Esto resulta en un mayor ocultamiento del nido debido a la vegetación que lo rodea dentro del área de nidificación (Kilgo *et al.* 1996). También, la diversidad de altura del follaje (*i.e.*, cobertura de vegetación en distintos estratos de altura) puede influenciar las áreas donde son ubicados los nidos (Pampush & Anthony 1993, Braden 1999). Cuando dicha diversidad es alta, hay una mayor heterogeneidad espacial de la vegetación y en consecuencia la eficiencia de búsqueda de alimento de los depredadores es más baja, ya que aumenta el tiempo de búsqueda frente a la mayor complejidad estructural del ambiente (Bowman & Harris 1980).

A escala de microhábitat (*i.e.*, el área ocupada por la planta donde un ave construye su nido) el éxito de nidificación puede variar según la posición del nido en la planta. Si los nidos se hallan cerca de la periferia de la copa de la planta están más expuestos a ser hallados por depredadores voladores (Remeš 2004), mientras que si los nidos se hallan cerca del tronco son más accesibles para los depredadores terrestres (Alonso *et al.* 1991). Se ha observado que los nidos colocados en posiciones intermedias dentro de la planta son menos

accesibles para ambos tipos de depredadores y se hallan más ocultos, siendo mayor el éxito de nidificación en esa posición (Alonso *et al.* 1991). Por otro lado, los nidos ubicados a mayores alturas del suelo tienen mayor probabilidad de no ser depredados cuando los depredadores son principalmente terrestres (Khoury & Janaydeh 2008), mientras que los que se encuentran a bajas alturas del suelo son menos vulnerables a los depredadores cuando son principalmente voladores (Colombelli-Négrel & Kleindorfer 2008, Dodonov 2017, Smith-Hicks *et al.* 2017). Cuando hay depredadores voladores y terrestres los nidos que son construidos a alturas intermedias tienen una mayor probabilidad de ser exitosos porque tienen una menor exposición a ambos tipos de depredadores (Ludvig *et al.* 1995, Crampton & Sedingner 2011). Las aves pueden seleccionar también sitios de nidificación con una cobertura intermedia del follaje de la planta donde construyen el nido, lo que les permitiría ocultar sus nidos de los depredadores teniendo a su vez visibilidad para detectarlos con tiempo (Götmark *et al.* 1995, Segura *et al.* 2012). Entonces, la selección del sitio de nidificación podría ser el resultado de un compromiso entre visibilidad y ocultamiento (Götmark *et al.* 1995, Magaña *et al.* 2010).

La orientación cardinal de los nidos respecto al centro de la planta es otra característica del microhábitat que se ha observado que las aves pueden seleccionar (Mezquida 2004a). No hay evidencias de que la orientación del nido tenga un efecto en la probabilidad de depredación (Nord & Williams 2015). Sin embargo, la orientación cardinal de los nidos tiene un efecto sobre la termorregulación del microclima de los nidos (Hartman & Oring 2003) y en consecuencia puede afectar el éxito de eclosión de los huevos (Burton 2006) y las tasas de crecimiento de los pichones (Lloyd & Martin 2004). En ambientes cálidos (*e.g.*, trópicos y zonas subtropicales) las aves podrían orientar sus nidos hacia direcciones cardinales en las que reducen la mayor radiación solar del mediodía, evitando así la exposición de sus pichones a temperaturas muy altas (Burton 2007). En latitudes templadas, los nidos serían orientados hacia al este para calentarse más rápidamente durante la mañana, cuya ventaja podría ser un menor enfriamiento de los huevos cuando los adultos salen del nido durante ese período del día (Nelson & Martin 1999). Además, con dicha orientación los nidos estarían a la sombra durante las horas del día de mayor temperatura, es decir durante las primeras horas de la tarde (Hartman & Oring 2003). Esto podría permitirles a los adultos reducir el tiempo que deben permanecer en el nido brindándoles sombra a sus pichones y aumentar el tiempo dedicado a la búsqueda de alimento para la nidada (Nelson & Martin 1999). También se ha observado que las aves pueden orientar sus nidos hacia la dirección opuesta del viento predominante, protegiéndolos del impacto directo del viento (Hartman & Oring 2003, Mezquida 2004a, Magaña *et al.* 2010). El incremento de la velocidad del viento se asocia con una mayor pérdida de calor en el nido, por lo cual los adultos que incuban o empollan tienen que realizar un mayor gasto energético para regular la temperatura de los huevos o pichones luego de un receso parental (Heenan & Seymour 2012). Por lo tanto, la selección de un microhábitat

particular de nidificación que exponga al nido a determinada radiación solar y que brinde protección contra el viento podría ser importante para el éxito reproductivo de las aves (Heenan & Seymour 2012).

En el Bosque Andino Patagónico, donde nidifica *Elaenia albiceps*, los principales depredadores de nidos son aves y roedores (Vázquez *et al.* 2018). En Cañadón Florido (sitio de estudio, ver Capítulo 2) se hallan especies de aves depredadoras de nidos como *Milvago chimango* (Willson *et al.* 2001, Vázquez *et al.* 2018), *Curaeus curaeus* (Willson *et al.* 2001), *Caracara plancus*, *Falco sparverius* y *Glaucidium nana* (Menezes & Marini 2017). Las especies de roedores que depredan nidos aún se desconocen, pero hay varias especies que por sus hábitos podrían hacerlo (e.g., *Irenomys tarsalis*, *Olygorizomys longicaudatus*). Cañadón Florido también forma parte del área de distribución de mamíferos depredadores de nidos como *Lycalopex culpaeus* (Canevari & Vaccaro 2007) y *Lestodelphys halli* (Martin & Udrizar 2011). Otros depredadores de nidos que también pueden hallarse en el Bosque Andino Patagónico son mamíferos como *Lycalopex griseus* (Marin 2015), *Neovison vison* (Menezes & Marini 2017) y *Dromiciops gliroides* (Vázquez *et al.* 2018). En cuanto a los reptiles, se encuentran serpientes como *Philodryas patagoniensis* (Salvador 2016). De este modo, en dicho bosque los nidos están expuestos tanto a depredadores voladores como depredadores terrestres.

Los objetivos de este capítulo son: I) determinar si la selección del sitio de nidificación afecta el éxito reproductivo de *E. albiceps* mediante la reducción de la depredación y II) determinar si la orientación cardinal del nido afecta la eclosión de los huevos y la supervivencia de los pichones. Se postularon las siguientes hipótesis:

H1: *E. albiceps* selecciona sitios de nidificación cuyos mesohabitats son diferentes del azar  
*P1: la densidad de la vegetación en el mesohabitat de los nidos de E. albiceps será mayor que la densidad de la vegetación en otros sitios aleatorios del área de estudio.*  
*P2: la diversidad de altura del follaje del mesohabitat de los nidos de E. albiceps será mayor que en otros sitios aleatorios del área de estudio.*

H2: Las características del mesohabitat del sitio de nidificación seleccionado por *E. albiceps* reducen la probabilidad de depredación (“hipótesis de la densidad del follaje”, Martin 1993).  
*P1: los nidos de E. albiceps con mayor densidad de vegetación tendrán una menor probabilidad de ser depredados.*  
*P2: los nidos de E. albiceps con mayor diversidad de altura del follaje tendrán una menor probabilidad de ser depredados.*

H3: La selección de las especies de planta para nidificar de *E. albiceps* no es al azar

*P1: la frecuencia de nidos de E. albiceps construidos sobre las especies de plantas no será proporcional a la abundancia de esas especies en el área de estudio.*

H4: el uso de plantas comunes para nidificar se asocia con una reducción del riesgo de depredación de los nidos de *E. albiceps* (“hipótesis del sitio de presa potencial”, Martin 1993).

*P1: la probabilidad de que un nido sea exitoso será mayor en las plantas más abundantes que en las plantas poco frecuentes en el área de estudio.*

H5: *E. albiceps* incrementa sus probabilidades de una reproducción exitosa nidificando en microhábitats donde el ocultamiento del nido es intermedio (compromiso entre visibilidad de depredadores por las aves desde el nido y ocultamiento del nido, Götmark *et al.* 1995).

*P1: los nidos exitosos tendrán densidades de vegetación intermedia, mientras que los nidos depredados tendrán densidades de vegetación baja o alta.*

H6: *E. albiceps* incrementa sus probabilidades de una reproducción exitosa nidificando en posiciones intermedias dentro de la planta, en las cuales se reduce la accesibilidad a los nidos por depredadores voladores y terrestres.

*P1: los nidos exitosos serán ubicados en alturas intermedias desde el nivel del suelo, mientras que los nidos depredados se hallarán en alturas bajas o altas.*

*P2: los nidos exitosos se hallarán lejos del centro de la planta y de la periferia del follaje, mientras que los nidos depredados se ubicarán cerca del centro de la planta o cerca de la periferia.*

H7: La orientación de los nidos de *E. albiceps* no es el azar, siendo condicionada por la dirección predominante del viento.

*P1: habrá una mayor cantidad de nidos de E. albiceps orientados hacia la dirección cardinal opuesta a la del viento predominante.*

H8: la probabilidad de éxito de las etapas del ciclo de nidificación de *E. albiceps* es dependiente de la orientación de los nidos, la cual puede influir en el efecto del viento sobre el microclima de los nidos.

*P1: el éxito de eclosión de los huevos será mayor en los nidos orientados hacia direcciones cardinales opuestas a las del viento predominante.*

*P2: la supervivencia de los pichones será mayor en los nidos orientados hacia direcciones cardinales opuestas a las del viento predominante.*

## 5.2. MÉTODOS

### 5.2.1. Variables medidas en los nidos

Para los análisis del presente capítulo se utilizaron los nidos correspondientes a cuatro temporadas reproductivas, desde 2014/2015 hasta 2017/2018. Se contabilizaron la cantidad de huevos puestos, que eclosionaron o que no lo hicieron (por causas distintas a la depredación) en cada nido para el análisis del éxito de eclosión. Se contabilizaron además el número de pichones que abandonaron el nido o que fallecieron por una causa distinta a la depredación para el análisis de supervivencia de los pichones. Se determinó el resultado de cada nido como exitoso, cuando uno o más pichones lograron volar y abandonar el nido. Se consideró que un nido fracasado fue depredado cuando un nido activo era posteriormente hallado vacío antes de la fecha estimada de abandono de los pichones o cuando se hallaban huevos rotos o pichones lastimados dentro o alrededor del nido (para más detalle ver Capítulo 3).

### 5.2.2. Muestreo de la vegetación

Se midieron las características de la vegetación alrededor de los nidos a dos escalas espaciales: mesohábitat y microhábitat. Para no interferir con la actividad reproductiva de *E. albiceps* ante eventuales reintentos de nidificación en cercanías de nidos fracasados (Capítulo 3), las características de la vegetación del mesohábitat fueron medidas cuando el período reproductivo había finalizado (*i.e.*, a partir de marzo). Dado que las especies dominantes en el área de estudio son perennifolias, la estructura de la vegetación no cambiaba entre el período reproductivo y postreproductivo.

El mesohábitat de cada nido se caracterizó con cuatro transectas de 10 m de largo orientadas en las principales direcciones cardinales, tomando como origen el nido (Milesi 2006). Sobre cada transecta se midió en 20 puntos al azar, separados por una distancia  $\geq 20$  cm, las especies y alturas de las plantas que contactaban una varilla vertical que estaba graduada cada 25 cm hasta los 4 m y cada 1 m entre los 4 y 6 m. En total, se tomaron datos en 80 puntos del mesohábitat de cada nido. El mismo procedimiento se aplicó para caracterizar el mesohábitat de 112 sitios seleccionados al azar dentro de la zona de bosque de la parcela de estudio. En estos sitios el origen de las transectas fue el árbol o arbusto más próximo al sitio seleccionado al azar. Utilizando la cantidad de toques de la vegetación en las cuatro transectas, se determinó para cada nido y para cada sitio aleatorio el porcentaje de cobertura horizontal de cada especie de planta, calculado como el número de veces que la especie estaba presente/80 x 100.

Para cada nido y sitio aleatorio se calculó también el porcentaje de cobertura de vegetación en cada una de las categorías de altura que conformaban la graduación de la

varilla, calculado como el número de toques de la vegetación en cada categoría de altura/80 x 100. Luego, se calculó la diversidad Shannon-Weaver de altura del follaje para cada mesohábitat muestreado. Esta variable se utilizó como medida de la heterogeneidad vertical de la vegetación en el mesohábitat.

Se calculó la cobertura total de la vegetación para cada nido y sitio aleatorio como la proporción del número de puntos de las cuatro transectas en las que hubo toques de la vegetación. Además, en base al perfil de la vegetación según las categorías de altura de los sitios aleatorios y de acuerdo con aquellas alturas en las que se observó una reducción en la cobertura de la vegetación, se definieron 3 estratos: estrato arbustivo, estrato arbóreo bajo y estrato arbóreo alto. Luego, se estimó para cada nido y sitio aleatorio el porcentaje de cobertura horizontal de cada uno de los tres estratos de la siguiente manera: cantidad de toques de la vegetación en el estrato/80 x 100. Estas coberturas fueron empleadas para determinar si la densidad de la vegetación en alguno de los estratos es seleccionada por *E. albiceps*.

Las características del microhábitat fueron medidas inmediatamente después de que finalizó un intento de nidificación. Se registró la especie de planta usada como soporte del nido, la altura del nido (desde el suelo hasta el borde superior del nido), la distancia desde el nido hasta el borde de la planta y hasta el tronco o centro de la planta (ambas medidas tomadas a la misma altura donde se encontraba el nido). De acuerdo con Lazo y Anabalón (1991) se determinó el grado de periferia del nido de la siguiente manera: distancia “nido-centro” / (distancia “nido-borde” + distancia “nido-centro”). De este modo, el grado de periferia mide la distancia relativa del nido respecto al centro de la planta. Los nidos colocados en el centro de la planta tienen un grado de periferia = 0 y los nidos expuestos totalmente tienen un grado de periferia = 1. Se midió la densidad de la vegetación alrededor del nido utilizando una varilla de 50 cm de longitud que estaba graduada cada 10 cm (Mezquida 2004b). Tomando el nido como punto de inicio, se registró los toques de vegetación en cada uno de los 5 intervalos de la varilla, colocándola en forma vertical por encima y debajo del nido y en forma transversal en cada una de las cuatro direcciones cardinales (Mezquida 2004b). La cantidad de toques de la vegetación fue dividida por la cantidad de toques posibles (30) y multiplicada por 100 para obtener el porcentaje de vegetación alrededor del nido, el cual se denominó ocultamiento del nido. Se determinó la orientación cardinal de cada nido con una brújula, utilizando como referencia una línea imaginaria con origen en el centro de la planta y terminación en el nido.

### 5.2.3. Análisis estadísticos

Para analizar diferencias en las características de la vegetación a escala de mesohábitat entre los sitios con nido y los sitios aleatorios se construyó una regresión logística con función de enlace *logit*. Se asignó un valor de 1 a los sitios con nido y un valor de 0 a los

sitios aleatorios. Como variables predictoras se emplearon el porcentaje de cobertura total de la vegetación, los porcentajes de cobertura de los estratos arbustivo, arbóreo bajo, arbóreo alto y la diversidad de altura del follaje. Se evaluó el grado de multicolinealidad entre las variables y dado que todas tuvieron valores de inflación de la varianza (VIF) menores a 5 (Zuur *et al.* 2009) se comenzó con un modelo aditivo completo. Utilizando el enfoque de prueba de hipótesis, mediante pruebas de devianza se eliminaron de a una por vez las variables que no eran significativas hasta llegar al modelo mínimo adecuado (*i.e.*, aquel modelo en el que todas las variables son estadísticamente significativas).

Para comparar diferencias en el mesohábitat entre nidos exitosos y nidos depredados se realizó una regresión logística asignando un valor de 1 a los nidos exitosos y un valor de 0 a los nidos depredados. Se utilizaron las mismas variables predictoras y el mismo procedimiento que se empleó en el análisis comparativo entre sitios con nido y sitios aleatorios.

A escala de microhábitat, se utilizó una prueba de bondad de ajuste de Chi-cuadrado para evaluar si *E. albiceps* selecciona las especies de planta para nidificar de acuerdo a la abundancia de las mismas. Teniendo en cuenta la cantidad de nidos hallados, se calculó la frecuencia esperada de nidos para cada especie de planta según la proporción de cobertura de cada especie de planta para los sitios aleatorios en el área de estudio (*i.e.*, producto entre la cantidad total de nidos hallados y la cobertura de una especie de planta en el área de estudio). En el análisis de bondad de ajuste de Chi-cuadrado se debe cumplir con el requisito de que no más del 20 % de las frecuencias esperadas sean  $< 5$  (Agresti 2002). Para cumplir con este requisito se agruparon los datos de las especies de plantas con menor cobertura en el bosque, reduciendo los grados de libertad y manteniendo la exactitud de la prueba.

Para analizar qué características del microhábitat se asocian con el éxito de nidificación se utilizó una regresión logística, asignando un valor de 1 a los nidos exitosos y un valor de 0 a los nidos depredados. Como variables predictoras se emplearon la altura del nido, el grado de periferia, el ocultamiento y sus respectivos valores cuadráticos. La inclusión de los términos cuadráticos permite evaluar las hipótesis de que *E. albiceps* tiene mayor probabilidad de éxito de nidificación construyendo sus nidos en microhábitats con valores intermedios de estas variables, frente a la posibilidad de que tanto depredadores voladores y terrestres estén atacando sus nidos. También se incluyó como variable predictora el tipo de planta utilizada para nidificar, agrupando a las especies de plantas con coberturas mayores al 18 % en el grupo de plantas comunes y aquellas especies de plantas cuyas coberturas eran menores al 3 % en el grupo de plantas poco comunes. No hubo especies de plantas con coberturas intermedias entre los grupos definidos. Se comenzó con un modelo completo incluyendo las siete variables predictoras y se usó un enfoque de prueba de hipótesis para reducir el modelo hasta llegar al modelo mínimo adecuado.

Para analizar la orientación cardinal de los nidos se siguieron los procedimientos de análisis de datos en estadística circular (Zar 2010). Se utilizó la prueba de uniformidad de Rayleigh para determinar si *E. albiceps* orienta preferentemente sus nidos hacia alguna dirección cardinal particular. La hipótesis nula de esta prueba es que la población muestreada se distribuye uniformemente alrededor de un círculo, siendo en este caso la dirección cardinal (Zar 2010). Se calculó el ángulo promedio y la desviación angular (análogo al desvío estándar en estadística lineal). Se determinó como la orientación preferida al semicírculo centrado en la orientación promedio (ángulo promedio  $\pm 90^\circ$ ), siendo la orientación no preferida el semicírculo restante (Mezquida 2004a).

Para evaluar si la orientación del nido tiene algún efecto sobre el éxito de eclosión de los huevos, se calculó para cada nido el porcentaje de eclosión de huevos como el número de huevos eclosionados/número de huevos puestos x 100. Para esta prueba estadística se utilizaron aquellos nidos en los que alguno de los huevos sobrevivió hasta la etapa de pichones. Para evaluar si la orientación del nido afectaba la supervivencia de los pichones, se calculó para cada nido el porcentaje de supervivencia de los pichones como el número de pichones que abandonaron el nido/número de huevos que eclosionaron x 100. Solo se emplearon los nidos que no habían sido depredados. Se utilizaron pruebas *t* de Student para evaluar si había diferencias entre nidos construidos en la orientación preferida y nidos construidos en la orientación no preferida con respecto al porcentaje de eclosión de los huevos y la supervivencia de los pichones.

Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el software R versión 3.5.3 (R CoreTeam 2019). Se utilizó el paquete *circular* para el análisis de la prueba de Rayleigh.

### 5.3. RESULTADOS

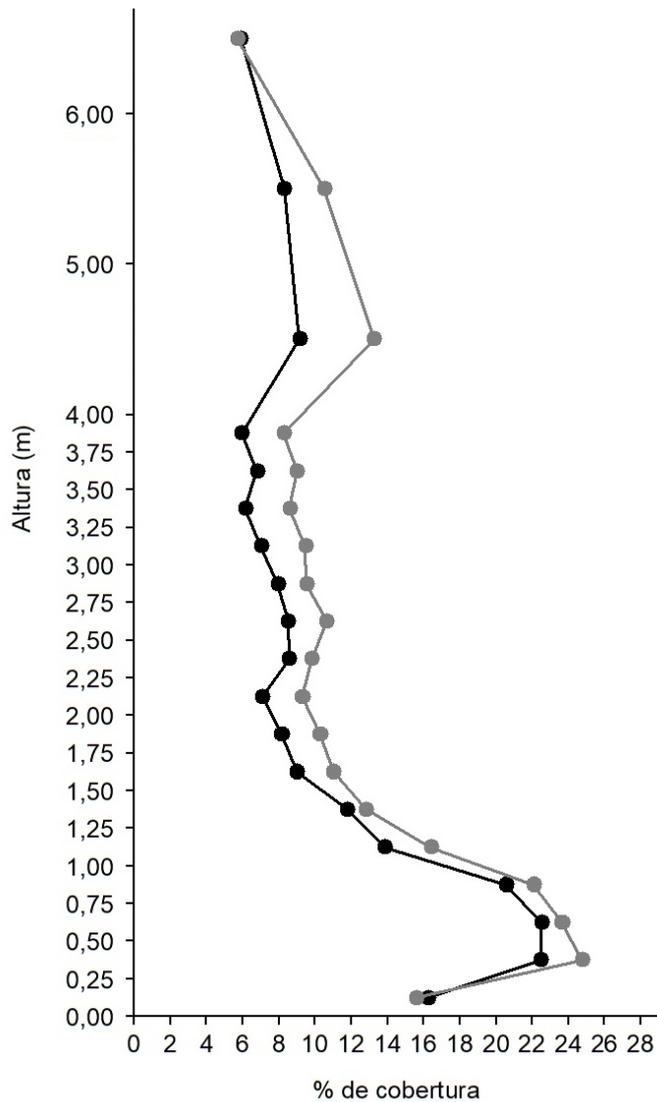
Se hallaron un total de 116 nidos. Para los análisis de comparación entre nidos exitosos y depredados en las distintas escalas espaciales, se excluyeron seis nidos en los que no se produjeron volantones por una causa distinta a la depredación (ver Capítulo 3). Dado que el porcentaje de nidos depredados no varió entre años (Capítulo 3), los análisis se realizaron juntando los datos de los cuatro años de muestreo.

#### 5.3.1. Selección de mesohábitat

De acuerdo al perfil de la vegetación en altura (Fig. 5.1), los estratos de vegetación utilizados en las regresiones logísticas quedaron definidos de la siguiente manera:

- *Estrato arbustivo*: abarca desde los 0 m hasta 1,5 m de altura desde el suelo y está constituido principalmente por *Berberis microphylla*.

- *Estrato arbóreo bajo*: desde 1,5 m hasta 4 m de altura, constituido principalmente por *Schinus patagonicus* y *Maytenus boaria*.
- *Estrato arbóreo alto*: más de 4 m de altura, conformado principalmente por *M. boaria*.

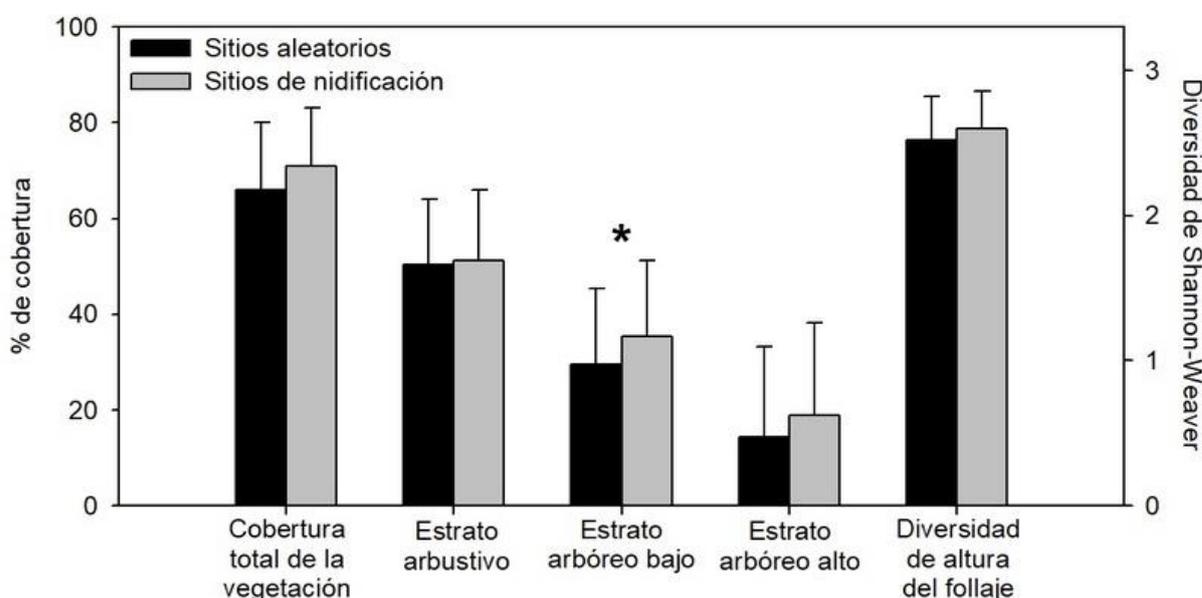


**Figura 5.114.** Perfiles de cobertura de la vegetación de los sitios aleatorios en el ambiente (círculos negros) y los sitios donde *E. albiceps* construyó sus nidos (círculos grises).

El perfil de la vegetación de los sitios utilizados para nidificar fue similar al de los sitios aleatorios en el ambiente (Fig. 5.1). Los resultados de la regresión logística indican que no hubo diferencias entre los sitios donde *E. albiceps* nidificó ( $n = 112$ ) y los sitios aleatorios ( $n = 112$ ) respecto a los porcentajes de cobertura total de la vegetación, cobertura del estrato arbóreo alto, cobertura del estrato arbustivo y la diversidad de altura del follaje (Tabla 5.1, Fig. 5.2). Sin embargo, se encontró que el porcentaje de cobertura del estrato arbóreo bajo fue significativamente mayor en los sitios donde se construyeron los nidos que en los sitios aleatorios en el ambiente (Tabla 5.1).

**Tabla 5.1.** Significancia de las variables utilizadas en la regresión logística de la selección de sitios de nidificación a escala de mesohábitat.

Variable	$\chi^2_1$	$p$
<b>Estrato arbóreo bajo</b>	<b>7,468</b>	<b>0,006</b>
Estrato arbóreo alto	0,784	0,376
Estrato arbustivo	0,514	0,473
Diversidad de altura del follaje	0,057	0,810
Cobertura total de vegetación	0,010	0,919

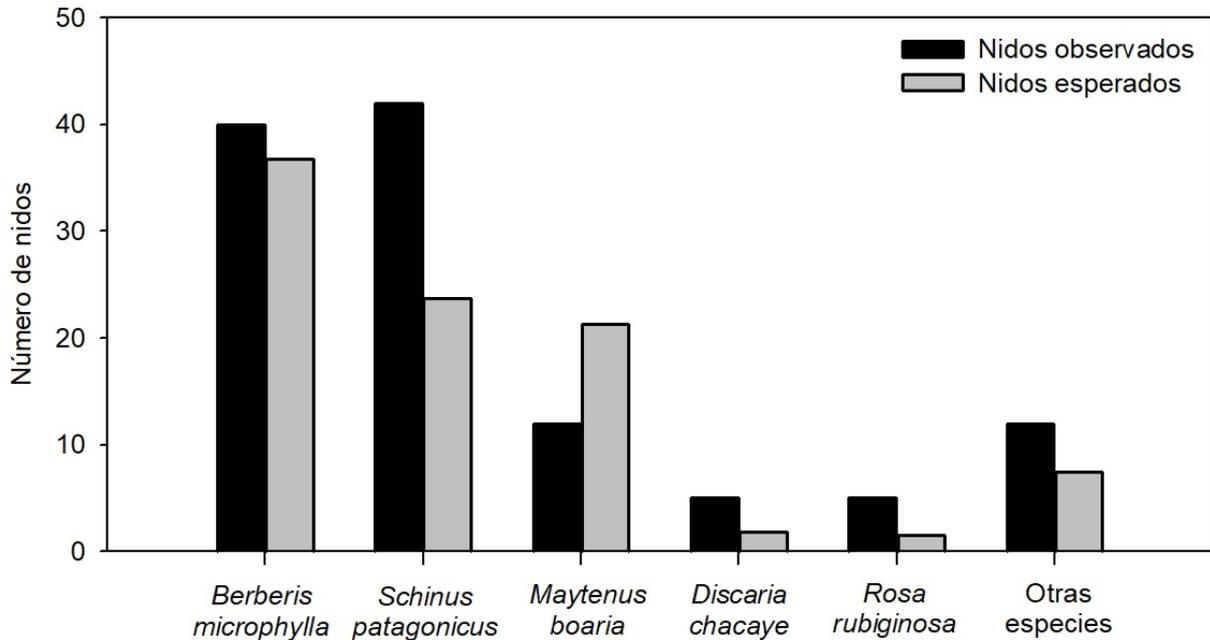


**Figura 5.215.** Comparación del porcentaje de cobertura total de vegetación, cobertura del estrato arbustivo, estrato arbóreo bajo, estrato arbóreo alto y la diversidad de altura del follaje entre sitios aleatorios y sitios donde *E. albiceps* nidificó. Los valores corresponden a la media  $\pm$  1 DE. Las diferencias significativas entre los sitios, con un nivel de significancia del 5 %, se indican con un asterisco. El modelo mínimo adecuado fue: selección/no selección =  $e^{-0,755 + 0,023 * \text{Estrato arbóreo bajo}} / (1 + e^{-0,755 + 0,023 * \text{Estrato arbóreo bajo}})$ .

El mesohábitat de los nidos exitosos (n = 39) no fue distinto al de los nidos depredados (n = 67). Los porcentajes de cobertura total de la vegetación (GLM:  $\chi^2_{1,0.05} = 0,585$ ,  $p = 0,447$ ), cobertura de los estratos arbustivo (GLM:  $\chi^2_{1,0.05} = 0,010$ ,  $p = 0,917$ ), arbóreo bajo (GLM:  $\chi^2_{1,0.05} = 0,144$ ,  $p = 0,704$ ), arbóreo alto (GLM:  $\chi^2_{1,0.05} = 0,464$ ,  $p = 0,496$ ) y la diversidad de altura del follaje (GLM:  $\chi^2_{1,0.05} = 0,618$ ,  $p = 0,432$ ) no resultaron variables estadísticamente significativas relacionadas con la probabilidad de éxito de los nidos de *E. albiceps*.

### 5.3.2. Selección de microhábitat

Se halló que *E. albiceps* selecciona la especie de planta para nidificar ( $\chi^2_{5,0.05} = 11,07$ ,  $p < 0,0001$ ). *S. patagonicus* fue la especie que usó con mayor frecuencia que lo esperado por azar, mientras que usó *M. boaria* en menor frecuencia que lo esperado por azar (Fig. 5.3).



**Figura 5.316.** Distribución de frecuencia de los nidos de *E. albiceps* colocados en distintas especies de planta en el área de estudio. El grupo “Otras especies” incluye a *Adesmia volckmanii*, *Baccharis rhomboidalis*, *Nothofagus antarctica*, *Ochetophila trinervis*, *Ribes cucullatum* y *Sambucus nigra*.

La selección de *S. patagonicus* para nidificar no aumentó la probabilidad de que un nido sea exitoso (nidos en *S. patagonicus*: proporción de nidos exitosos = 0,24,  $n = 41$ ; nidos en las demás plantas: proporción de nidos exitosos = 0,42,  $n = 69$ ; GLM:  $\chi^2_{1,0.05} = 3,600$ ,  $p = 0,057$ ). Las especies de plantas con mayor cobertura en el ambiente (*B. microphylla*, *S. patagonicus* y *M. boaria*) constituyeron el grupo de plantas comunes, mientras que el resto de las especies de plantas donde *E. albiceps* construyó sus nidos constituyeron el grupo de plantas poco comunes. Se halló que los nidos construidos sobre plantas comunes tuvieron una menor probabilidad de éxito que los nidos construidos sobre plantas poco comunes (nidos en plantas comunes: proporción de nidos exitosos = 0,3,  $n = 90$ ; nidos en plantas poco comunes: proporción de nidos exitosos = 0,6,  $n = 20$ ; GLM:  $\chi^2_{1,0.05} = 6,171$ ,  $p = 0,013$ ).

*E. albiceps* construyó sus nidos a una altura promedio de 1,02 m del suelo, con un grado de periferia promedio de 0,59 y un ocultamiento promedio de sus nidos del 40,4 % (Tabla 5.2). No se halló que el grado de periferia del nido se relacione con el éxito de nidificación (exitoso =  $0,59 \pm 0,31$ ,  $n = 39$ , depredado =  $0,60 \pm 0,31$ ,  $n = 71$ ; GLM, relación

cuadrática:  $\chi^2_{1,0.05} = 0,032$ ,  $p = 0,857$ ; relación lineal:  $\chi^2_{1,0.05} = 0,146$ ,  $p = 0,703$ ). Tampoco se encontró una relación cuadrática (GLM,  $\chi^2_{1,0.05} = 0,565$ ,  $p = 0,452$ ) ni lineal (GLM,  $\chi^2_{1,0.05} = 1,368$ ,  $p = 0,242$ ) entre la probabilidad de que un nido sea exitoso y la altura del nido (exitoso =  $1,10 \pm 0,77$  m,  $n = 39$ , depredado =  $0,98 \pm 0,68$  m,  $n = 71$ ). Finalmente, el ocultamiento del nido fue similar entre nidos exitosos ( $42,30 \pm 14,64$  %,  $n = 37$ ) y nidos depredados ( $39,33 \pm 16,03$  %,  $n = 70$ ; GLM, relación cuadrática:  $\chi^2_{1,0.05} = 1,916$ ,  $p = 0,166$ ; relación lineal:  $\chi^2_{1,0.05} = 0,156$ ,  $p = 0,692$ ). De este modo, el ocultamiento y la accesibilidad a los nidos exitosos y nidos depredados no fue diferente (Figura 5.4).

**Tabla 5.2.** Características del microhábitat de los nidos de *E. albiceps*.

Variable	n	Media $\pm$ DE	Mínimo	Máximo
Altura del nido (m)	110	1,02 $\pm$ 0,71	0,25	4,55
Grado de periferia del nido	110	0,59 $\pm$ 0,31	0	1
Ocultamiento del nido (%)	107	40,4	13,3	83,3

### 5.3.3. Orientación de los nidos

Los nidos de *E. albiceps* estuvieron orientados preferentemente hacia el noreste, con un ángulo promedio de  $59,6^\circ$  y una desviación angular de  $70,6^\circ$  (Fig. 5.5, prueba de Rayleigh:  $z = 6,68$ ,  $p = 0,0013$ ). El semicírculo preferido de orientación de los nidos estuvo comprendido entre los  $330^\circ$  y  $150^\circ$ , es decir que comprendió a los nidos orientados hacia el N, NE, E y SE. Muy pocos nidos fueron orientados hacia el SO y con frecuencia intermedia se orientaron algunos nidos hacia el S, O y NO (Fig. 5.5). La orientación de los nidos hacia las direcciones preferidas no estuvo asociada con un mayor éxito de eclosión de los huevos (éxito de eclosión en direcciones preferidas:  $88,6 \pm 20$  %,  $n = 35$ , éxito de eclosión en direcciones no preferidas:  $93 \pm 17$  %,  $n = 19$ ;  $t = 0,811$ ,  $p = 0,421$ ) ni con una mayor supervivencia de los pichones (supervivencia de los pichones en direcciones preferidas:  $87,3 \pm 21$  %,  $n = 21$ , supervivencia de los pichones en direcciones no preferidas:  $88,9 \pm 20,5$  %,  $n = 12$ ;  $t = 0,210$ ,  $p = 0,835$ ).

## 5.4. DISCUSIÓN

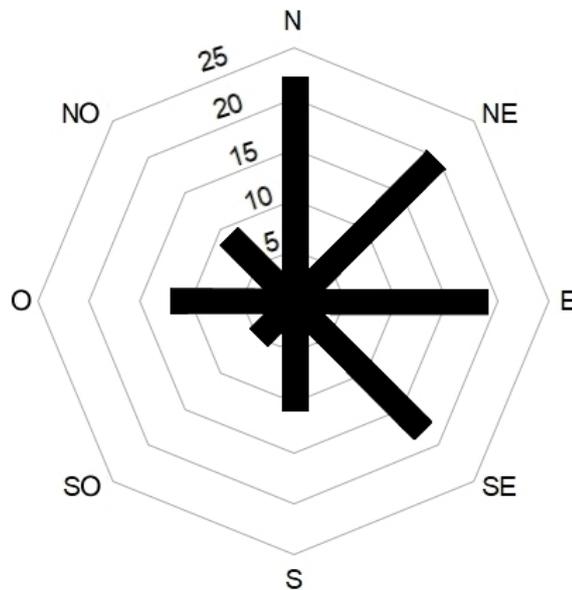
Los resultados obtenidos en este estudio muestran que a escala de mesohábitat *E. albiceps* nidificó en sitios con una cobertura del estrato arbóreo bajo levemente mayor que en sitios aleatorios en el área de estudio, mientras que a escala de microhábitat seleccionó la especie de planta para nidificar y orientó sus nidos preferentemente hacia el NE. No obstante, ninguna de las variables de la vegetación a escala de mesohábitat estuvo relacionada con el



**Figura 5.4.** Nidos de *E. albiceps* con distinto grado de ocultamiento y sin relación con el resultado reproductivo: nido exitoso con un ocultamiento de 16,7 % y un grado de periferia de 0,85 (A), nido depredado con un ocultamiento de 26,7 % y un grado de periferia de 1 (B), nido exitoso con un ocultamiento de 70 % y un grado de periferia de 0,23 (C) y nido depredado con un ocultamiento de 43,3 % y grado de periferia de 0,59 (D).

éxito de la nidificación. A escala de microhábitat se halló que la única variable asociada con un mayor éxito de la nidificación fue el uso de plantas poco comunes para nidificar, a pesar de no haber sido seleccionadas por *E. albiceps*.

Una de las hipótesis planteadas en este estudio fue que *E. albiceps* selecciona características de la vegetación a escala de mesohábitat, el cual puede interpretarse como representativo del territorio de nidificación, ya que el radio de los territorios de *E. albiceps* es ~18,2 m (Presti 2019). Los resultados indicaron una cobertura significativamente mayor en el



**Figura 5.517.** Frecuencia de orientación cardinal de los nidos de *E. albiceps*. Cada dirección cardinal incluye a los nidos entre los siguientes ángulos: N (337,5°–22,5°), NE (22,5°–67,5°), E (67,5°–112,5°), SE (112,5°–157,5°), S (157,5°–202,5°), SO (202,5°–247,5°), O (247,5°–292,5°), NO (292,5°–337,5°).

estrato arbóreo bajo (1,5–4 m) de los sitios seleccionados para nidificar que los sitios aleatorios en el ambiente. Sin embargo, la diferencia de cobertura fue del 5,8 %, lo cual biológicamente podría ser una diferencia poco importante. Además, el porcentaje de variación de la probabilidad de que haya un nido en un sitio explicado por la cobertura del estrato arbóreo bajo fue del 2,41 %. Los datos muestran que la cobertura del estrato arbóreo bajo varió entre 1,25 % y 90 % en los sitios de nidificación y entre 1,25 % y 76,25 % en los sitios aleatorios. Por lo tanto, esta variable a pesar de haber resultado significativa en los análisis no sería tan importante por la magnitud de su efecto para predecir si un sitio es seleccionado por *E. albiceps* para nidificar.

Otra de las hipótesis planteadas en este estudio fue que las características del mesohábitat del sitio de nidificación elegido por *E. albiceps* están relacionadas con la probabilidad de depredación. Los resultados obtenidos no apoyan la hipótesis planteada debido a que ninguna de las variables estudiadas a esta escala (la cobertura de los distintos estratos de la vegetación y la diversidad de altura del follaje) fueron diferentes entre nidos exitosos y nidos depredados. Por lo tanto, estas variables no están asociadas con la probabilidad de éxito de nidificación en *E. albiceps*. La ausencia de esta relación en aves ya ha sido informada por diversos estudios (Götmark *et al.* 1995, Burhans & Thompson 2001, Fu *et al.* 2016). Mediante un experimento se demostró que la remoción de la vegetación en el mesohábitat de los nidos no tenía efecto alguno sobre el éxito de los nidos (Howlett & Stutchbury 1996). Se ha sugerido que esta falta de asociación sería consecuencia de que los depredadores no son especialistas y no basan su alimentación en la localización de nidos, por

lo que la depredación ocurriría por azar (Howlett & Stutchbury 1996) y la existencia de un grupo diverso de depredadores podría eliminar la posibilidad de que haya sitios seguros para nidificar (Mezquida 2004b, Fu *et al.* 2016). Los roedores patagónicos son consumidores generalistas, dado que se alimentan de frutos, semillas, material vegetal e insectos (Polop *et al.* 2015) y son uno de los principales depredadores de nidos en el Bosque Andino-Patagónico (Vázquez *et al.* 2018). Además, se ha informado que seleccionan principalmente áreas arbustivas en la Patagonia Andina (Lozada *et al.* 2000). En el sitio de estudio los roedores se desplazan dentro del follaje de *B. microphylla* y *S. patagonicus*, nidifican en grietas de troncos de *M. boaria* y también utilizan nidos abandonados de *Turdus falcklandii* (Gorosito, CA, obs. pers.). Por lo tanto, los roedores usarían estratos del bosque similares a los que emplea *E. albiceps* para nidificar. También, en el sitio de estudio los nidos están expuestos a depredadores voladores como *M. chimango*, un ave de dieta generalista y métodos de caza oportunista (Biondi *et al.* 2005) que ha sido reportada como una importante depredadora de nidos en el Bosque Andino Patagónico (Willson *et al.* 2001). Otro depredador de nidos es *C. plancus*, un ave de dieta generalista que consume pichones de aves y los usa para alimentar a sus propias crías durante la temporada reproductiva (Travaini *et al.* 2001). Entonces, los nidos de *E. albiceps* están expuestos a depredadores generalistas tanto terrestres como voladores, por lo que la densidad de la vegetación del mesohábitat en los alrededores del sitio de nidificación no fue una variable importante para reducir el riesgo de depredación y, en consecuencia, tendría poco efecto sobre el éxito de nidificación para esta especie en el área de estudio.

A escala de microhábitat se evaluó la hipótesis de que *E. albiceps* no selecciona al azar la especie de planta para nidificar. Los resultados obtenidos apoyan esta hipótesis, debido a que se halló que *E. albiceps* utilizó a *S. patagonicus* para construir sus nidos más frecuentemente que lo esperado por azar. Además, *S. patagonicus*, *B. microphylla* y *M. boaria* constituyeron las plantas más abundantes en el área de estudio y fueron las plantas más comunes sobre las cuales nidificó *E. albiceps*, ya que el 81 % de los nidos (94/116) fueron construidos sobre estas plantas. Sin embargo, el uso de estas plantas no se asoció con una menor probabilidad de que sus nidos sean depredados. Estos resultados no apoyan la “hipótesis del sitio de presa potencial” (Martin 1993), la cual plantea que el uso de plantas comunes reduce la probabilidad de depredación de los nidos. Los nidos construidos sobre especies de plantas poco comunes fueron los que tuvieron una menor probabilidad de depredación. A pesar de esto, hubo pocos nidos en cada una de las especies de plantas poco comunes y el éxito de nidificación en cada especie de planta perteneciente a este grupo fue muy variable. Por ejemplo, *Sambucus nigra* fue la planta con menor cobertura en el sitio de estudio y los dos nidos encontrados en esta planta fracasaron, mientras que el único nido que *E. albiceps* construyó sobre *Baccharis rhomboidalis* fue exitoso. Por lo tanto, el éxito de nidificación entre las especies de plantas poco comunes varió entre 0 y 100 %. El tipo de

planta soporte usado para nidificar (común/poco común) solo explicó el 4,3 % de la variación en la probabilidad de que un nido sea exitoso.

En base a la hipótesis planteada acerca del compromiso visibilidad-ocultamiento del nido (Götmark *et al.* 1995), se esperaba que la probabilidad de una reproducción exitosa de *E. albiceps* sea mayor en microhábitats de nidificación donde el ocultamiento del nido es intermedio. Los resultados obtenidos mostraron que la probabilidad de éxito de la nidificación no se relaciona con el grado de ocultamiento del nido. De esta manera, nidos en microhábitats con una alta densidad de la vegetación tienen la misma probabilidad de éxito que nidos en microhábitats con una densidad intermedia o baja de la vegetación. Entonces, se puede rechazar la hipótesis planteada.

Debido a que *E. albiceps* nidifica en un ambiente en el que hay depredadores terrestres y voladores, se esperaba que los nidos exitosos se hallen en posiciones intermedias dentro del follaje de la planta, lo cual podría reducir la accesibilidad de los depredadores. Sin embargo, no hubo diferencias en la posición del nido dentro de la planta (altura del nido y grado de periferia) entre nidos exitosos y nidos depredados. Tanto los nidos exitosos como los nidos depredados se hallaron más cerca del suelo que de la copa de los árboles, siendo el 83,6 % (97/116) de los nidos construidos en el estrato arbustivo (*i.e.*, entre 0 y 1,5 m de altura). Altamirano *et al.* (2012) informaron que *E. albiceps* raramente nidifica por debajo de los 0,5 m de altura del suelo y ha sido reportada una altura mínima de nidificación de 0,4 m (de la Peña 2013, Jara *et al.* 2019). En el sitio de estudio se halló que el 14 % de los nidos estuvo ubicado por debajo de los 0,5 m de altura desde el suelo y el nido más bajo se halló a 0,25 m de altura. De este modo, los nidos son de fácil acceso para los depredadores terrestres, incluso para aquellos depredadores que no pueden trepar por la vegetación. Por otro lado, tanto los nidos exitosos como los nidos depredados tuvieron un grado de periferia intermedio (0,60). La proporción de nidos exitosos ubicados cerca del borde del follaje de la planta fue similar a la de nidos ubicados en una posición intermedia y a la de nidos ubicados cerca del centro de la planta. Entonces, se puede rechazar la hipótesis planteada, ya que no hay una asociación entre la accesibilidad a los nidos y la probabilidad de depredación, al igual que lo informado para otras especies de aves (Filliater *et al.* 1994, Götmark *et al.* 1995, Howlett & Stutchbury 1996, Mezquida 2004b). Por lo tanto, otros factores podrían estar afectando la selección del microhábitat de nidificación de *E. albiceps*.

Se ha sugerido que las aves seleccionarían el microhábitat de nidificación para asegurar buenas condiciones microclimáticas en el nido (Wachob 1996, Burton 2006). En el área de estudio, el viento es frecuente durante todo el año, contribuye a bajar la temperatura ambiental y alcanza sus máximas velocidades entre septiembre y enero (Paruelo *et al.* 1998). Estos vientos pueden alcanzar ráfagas de más de 40 km/h (datos de la estación meteorológica de Río Percey, ubicada a 9 km del sitio de estudio). Debido a esto, las plantas seleccionadas por *E. albiceps* para nidificar podrían estar brindando protección contra el impacto del viento.

*S. patagonicus* tiene hojas coriáceas, su madera es dura (Bischeimer 2012) y sus ramas son difíciles de romper, por lo que proporcionaría un buen soporte estructural para los nidos de *E. albiceps*. El viento también podría tener un efecto en la preferencia de las aves para orientar los nidos, ya que son orientados en dirección Este, opuestos a los vientos predominantes en Patagonia (Paruolo *et al.* 1998).

La temperatura también podría estar influenciando la orientación de los nidos. Durante el verano es común que las temperaturas nocturnas sean bajas en el Bosque Andino Patagónico, la cual puede llegar a valores por debajo de 0°C (Marta Grech, datos no publicados obtenidos en el sitio de estudio a partir de diciembre 2016). Por lo tanto, al orientar los nidos principalmente hacia direcciones al E, los individuos de *E. albiceps* podrían aprovechar el calentamiento de las primeras horas de la mañana para asegurar la viabilidad del contenido de sus nidos cuando salen en búsqueda de alimento (Nelson & Martin 1999). No obstante, no se halló que los nidos orientados hacia las direcciones preferidas tengan un mayor éxito de eclosión y tampoco una mayor supervivencia de pichones. De este modo, la orientación de los nidos de *E. albiceps* no afectaría su éxito de nidificación, permitiendo rechazar la hipótesis planteada. Por otro lado, la orientación de los nidos podría brindar un beneficio energético para las aves que están criando. Se ha informado que en sitios protegidos del viento las aves pueden reducir el costo energético de la termorregulación de los nidos (Høyvik Hilde *et al.* 2016). Además, los nidos que reciben radiación solar desde las primeras horas de la mañana podrían experimentar un enfriamiento más lento cuando el adulto se ausenta, siendo menor el costo energético que este debe realizar para recalentar el nido cuando regresa (Reid *et al.* 2000). Por lo tanto, es necesario que se evalúe en el futuro la hipótesis de que los adultos de *E. albiceps* orientan sus nidos preferentemente hacia direcciones del E para reducir el costo energético de la termorregulación de sus nidos. Esta evaluación permitirá comprender mejor la selección de los sitios de nidificación en esta especie.

En resumen, los resultados obtenidos indicaron que el ocultamiento del nido (a escala de microhábitat y mesohábitat) y la accesibilidad a los nidos de *E. albiceps* no se asocian con el éxito de nidificación. *E. albiceps* se reprodujo en un ambiente en el que el riesgo de depredación proviene de depredadores voladores y depredadores terrestres. Además, los principales depredadores de nidos son aves rapaces y roedores, los cuales poseen dietas generalistas y oportunistas. Estos múltiples riesgos de depredación a los que están expuestos los nidos de *E. albiceps* indicarían que no hay sitios seguros donde la especie pueda nidificar (Filliater *et al.* 1994) y por lo tanto no se encuentra un patrón de selección asociado al éxito de nidificación en el área de estudio. Por otro lado, Wiebe & Martin (1998) sugirieron que el microclima del nido puede ser una importante presión de selección de sitios de nidificación. La selección de *S. patagonicus* para nidificar (que puede proporcionar una estructura rígida para la protección de los nidos frente a los fuertes vientos), la orientación preferencial de los

nidos hacia la dirección opuesta del viento, la ubicación de nidos a baja altura desde el suelo y la construcción de nidos con paredes gruesas y el interior revestido con abundantes plumas (Capítulo 3) permiten concluir que la selección del microhábitat de nidificación de *E. albiceps* podría estar relacionada con factores microclimáticos asociados al lugar donde ubica el nido. La pérdida de calor del nido por el impacto del viento puede aumentar el costo de la incubación para los adultos (Heenan & Seymour 2012) y reducir las tasas de crecimiento de los pichones (Lloyd & Martin 2004), mientras que los nidos construidos a baja altura podrían experimentar una menor pérdida de calor e impacto por el viento que los nidos construidos en la copa de los árboles. A su vez, la tendencia de *E. albiceps* a seleccionar mesohábitats con una mayor cobertura del estrato arbóreo bajo (el cual se compone principalmente por *S. patagonicus*) podría relacionarse con los efectos del viento sobre los nidos. Se puede esperar un menor impacto del viento en mesohábitats con altas coberturas de *S. patagonicus* que en mesohábitats con una baja cobertura de esta planta y altas coberturas de otras especies, como por ejemplo *M. boaria*, la cual tiene ramas poco rígidas y un follaje blando que podría no reducir tanto el impacto del viento sobre la estructura y microclima del nido. Por lo tanto, el análisis de variables microclimáticas en el nido en relación a variables de microhábitat y mesohábitat de los nidos de *E. albiceps* permitirá avanzar en el estudio de los diferentes factores que podrían influir en la selección de los sitios de nidificación por estas aves.

# Capítulo 6: Supervivencia diaria de nidos bajo el riesgo de depredación

---

## Resumen

La depredación es la principal causa del fracaso en la nidificación de las aves. La inversión parental y el clima pueden influenciar la cantidad de señales que las aves proveen a los depredadores sobre donde están los nidos, afectando así la supervivencia diaria de nidos (SDN). Además, la SDN puede ser dependiente de la abundancia de nidos, ya que la probabilidad de depredación de un nido se reduce cuando hay una mayor cantidad de nidos que potencialmente pueden ser depredados. Los objetivos de este capítulo fueron evaluar variaciones interanuales y estacionales de la SDN de *Elaenia albiceps* y cómo algunos componentes de la inversión parental, el clima y la abundancia de nidos influyen la depredación y afectan la SDN. El análisis de SDN se realizó con el programa MARK usando una muestra de 87 nidos. La SDN promedio fue de 0,959 y la probabilidad acumulada de supervivencia de nidos fue de 28,5 %. La SDN se asoció positivamente con la abundancia de nidos activos, mientras que el año, la fecha en la temporada reproductiva, el tamaño de puesta, la edad de los nidos, las precipitaciones, la temperatura mínima, la velocidad promedio del viento y la velocidad máxima del viento no se asociaron con la SDN. *E. albiceps* es la especie que se reproduce más tarde en el Bosque Andino Patagónico, por lo que los depredadores ya percibirían la oferta de alimento de los nidos de las especies residentes y migratorias de corta distancia que se reproducen más temprano. En consecuencia, los nidos de *E. albiceps* están expuestos a la depredación desde el comienzo de la reproducción. La escasez de precipitaciones, la intensidad del viento y la baja variabilidad en el tamaño de puesta no contribuirían a aumentar la transmisión de señales olfativas y visuales desde los nidos. Sin embargo, el aumento de la abundancia de los nidos de *E. albiceps* hacia mediados de la temporada reproductiva genera un efecto de dilución de la depredación. Por lo tanto, el éxito reproductivo de esta ave mejora cuando hay una mayor cantidad de nidos activos.

## Abstract

Predation is the main cause of avian nest loss. Parental investment and climate can influence the amount of cues that birds provide to predators about where the nests are, thus affecting the daily nest survival (DNS). Furthermore, DNS can depend on nest abundance, because the probability of predation of a nest is reduced when there are a greater number of nests that can potentially be predated. The aims of this chapter were to evaluate interannual and stational variations of the DNS of *Elaenia albiceps* and how some components of parental investment, climate and nest abundance influence predation and affect the DNS. The analysis of DNS was performed in program MARK using a sample of 87 nests. On average, the DNS was 0.959 and the accumulated probability of nest survival was 28.5 %. The DNS was associated positively with the abundance of active nest, whereas year, date in breeding season, clutch size, nest age, precipitation, minimum temperature, mean wind speed and maximum wind speed were not associated with DNS. *E. albiceps* is the last species to reproduce in the Andean-Patagonian Forest, therefore predators would already perceive the food supply of the nests of resident and short-distance migratory species, which reproduce earlier. As a consequence, the nests of *E. albiceps* are exposed to predation since the beginning of reproduction. The low precipitation level, the intensity of wind and the low variability of clutch size would not contribute to increase transmission of olfactory and visual cues from the nest. However, the increase of the abundance of the nests of *E. albiceps* towards the middle of the breeding season produce a predator dilution effect. Hence, the reproductive success of this bird improve when there are a greater number of active nests.

Palabras claves: abundancia de nidos, Bosque Andino Patagónico, clima, efecto de dilución, éxito de nidificación, tamaño de puesta

## 6.1. INTRODUCCIÓN

La depredación es la principal causa de pérdida de nidos (Remeš *et al.* 2012), por lo que el aumento de señales visuales (e.g., las visitas de las aves al nido) y olfativas (e.g., el olor de las plumas) provenientes de los nidos puede permitir que los depredadores detecten con mayor facilidad su ubicación (Ibañez-Álamo *et al.* 2015, Sherry *et al.* 2015). La supervivencia diaria de los nidos (SDN) puede variar entre años (Morrison & Bolger 2002, Wilson *et al.* 2007, Sherry *et al.* 2015), siendo menor en aquellos años en los que hay una mayor abundancia de depredadores que pueden detectar la actividad de las aves (Kurki *et al.* 1997, Sherry *et al.* 2015) o cuando hay una escasez de alimento que puede incrementar las salidas de las aves del nido para cubrir sus necesidades energéticas diarias, brindándoles una mayor cantidad de señales a los depredadores (Rastogi *et al.* 2006). También la SDN puede variar a lo largo de la temporada reproductiva, dependiendo de cómo la nidificación se superpone con la actividad de los depredadores (Sperry *et al.* 2012). La SDN puede disminuir con el avance de la temporada reproductiva (Borges & Marini 2010, Dreitz *et al.* 2012, Grant & Shaffer 2012, Berkunsky *et al.* 2016, Kozma *et al.* 2017), debido al aumento de la densidad de depredadores, causado por su reproducción, el movimiento de depredadores adultos post-reproductivos y la dispersión de depredadores juveniles (Grant *et al.* 2005), o por un cambio de comportamiento de los depredadores que aumenta la búsqueda de nidos (Roos 2002). La SDN puede presentar alternativamente un patrón de variación en forma de U, siendo mayor a principios de la temporada reproductiva, luego disminuir y finalmente aumentar hacia finales de la temporada (Wilson *et al.* 2007). Esto podría deberse a una mayor actividad de depredadores a mediados de la temporada, cuando hay una mayor abundancia de aves reproduciéndose (Sperry *et al.* 2012).

La inversión parental que un individuo realiza en cada evento reproductivo afecta la SDN (Kroll & Haufler 2009). Durante la incubación un mayor tamaño de puesta se relaciona con un mayor gasto energético diario de los padres que incuban (Moreno & Sanz 1994, Thomson *et al.* 1998, Nord & Williams 2015). Entonces, estas aves aumentan la frecuencia de salidas del nido para alimentarse (Cooper & Voss 2013) y en consecuencia exponen sus nidos a un mayor riesgo de ser hallados por los depredadores (Martin *et al.* 2000b). Al igual que en la incubación, una mayor cantidad de pichones genera una mayor actividad de los padres alrededor del nido (Sousa & Marini 2013), lo cual también reduce la SDN al proveer mayores señales a los depredadores (Martin *et al.* 2000b).

La edad del nido también puede afectar la SDN. A diferencia de un patrón estacional de la SDN que depende del tiempo (*i.e.*, la fecha en que se inicia la nidificación), la variación de la SDN debida a la edad del nido sería principalmente consecuencia de mecanismos que actúan a nivel del individuo y de la inversión parental que realiza en el nido (Smith & Wilson 2010). Un nido se vuelve más valioso para los padres a medida que aumenta su edad, ya que

la inversión parental habrá sido grande y además faltarán menos días para que la nidificación finalice exitosamente (Smith & Wilson 2010, Segura & Rebores 2012). Entonces, el comportamiento de los adultos va cambiando a través de las distintas etapas de la nidificación y también la cantidad de señales que pueden brindarles a los depredadores sobre la ubicación de sus nidos (Grant *et al.* 2005), lo cual permite identificar tres patrones principales de variación de la SDN con la edad del nido. Uno es la reducción de la SDN con el aumento de la edad del nido (relación lineal, França & Marini 2009, Webb *et al.* 2012, Conkling *et al.* 2015, Zhao *et al.* 2020). Esto se debe a que durante la incubación la pérdida de calor de los huevos se incrementa con el desarrollo de los embriones, por lo que los adultos realizan salidas del nido más frecuentemente y de menor duración evitando reducciones riesgosas de la temperatura de los huevos cuando no están siendo incubados (Cooper & Voss 2013). Este aumento en las frecuencias de salidas del nido aumenta su probabilidad de detección al brindar una mayor cantidad de señales visuales a los depredadores (Martin *et al.* 2000b, Grant *et al.* 2005). Luego, cuando eclosionan los huevos se intensifican la actividad parental y las señales olfativas provenientes del nido (Kozma *et al.* 2017). Adicionalmente, mientras más tiempo se halla activo un nido, mayor es su exposición al riesgo de ser encontrado por un depredador (Grant *et al.* 2005). La disminución de la SDN debida a la edad del nido puede confundirse con el efecto del avance de la temporada, por lo que la distinción de los efectos de la edad del nido y la fecha de nidificación depende de la sincronía con la que la nidificación es iniciada (*i.e.*, los efectos se distinguen cuando se inician nidos a lo largo de la temporada, Smith & Wilson 2010). Otro posible patrón de variación de la SDN a lo largo de la temporada reproductiva está dado por una relación cuadrática entre la SDN y la edad del nido, de manera que la SDN disminuye hacia edades intermedias de nido cuando eclosionan los huevos y luego aumenta hasta que los pichones abandonan el nido (Berkunsky *et al.* 2016, Conrey *et al.* 2016). La disminución de la SDN debido al aumento de la frecuencia de salidas de las aves del nido durante la incubación (Cooper & Voss 2013) puede continuar luego de la eclosión debido al aumento de señales visuales y auditivas proporcionadas a los depredadores, relacionadas con el aumento de las visitas de los adultos al nido y el pedido de comida de los pichones (Grant *et al.* 2005). Posteriormente, el incremento de la SDN a medida que los pichones van creciendo puede relacionarse con una mayor defensa del nido por los padres cuando los pichones se acercan a la edad de abandonar el nido (Redmond *et al.* 2009, Smith & Wilson 2010). Además, el aumento de la SDN a medida que crecen los pichones puede ser consecuencia de una mayor dificultad de algunos depredadores (especialmente los de pequeño tamaño) para depredar a todos los pichones (Grant *et al.* 2005) y una mayor probabilidad de que los pichones de mayor edad escapen del nido cuando son atacados por depredadores (Pietz & Granfors 2000). El tercer patrón posible es la relación cúbica entre la SDN y la edad del nido, la cual se ha observado cuando la SDN se incrementó desde la puesta del primer huevo, luego disminuyó durante la incubación hasta poco después de la eclosión y

después se incrementó hasta que los pichones abandonaron el nido (Kroll & Hauffler 2009, Grant & Shaffer 2012, Skagen & Yackel Adams 2012). Esta relación se produce porque a medida que avanza la puesta la inversión parental habrá sido mayor (Verboven & Tinbergen 2002) y entonces aumenta la defensa del nido (Redmond *et al.* 2009). Debido a este mayor esfuerzo parental se reduce el abandono de los nidos durante la puesta como respuesta a la amenaza de los depredadores (Grant *et al.* 2005). Luego, como se indicó arriba, la SDN disminuye durante la incubación y hasta después de la eclosión de los huevos para luego incrementarse con una mayor edad de los pichones. De este modo, esas tres variaciones de la SDN durante el ciclo de nidificación le dan forma a la relación cúbica mencionada.

También el clima puede influir en la generación de señales que pueden ser detectadas por los depredadores. Se ha reportado que las precipitaciones provocan una disminución de la SDN (Roberts & Porter 1998, Dreitz *et al.* 2012, Webb *et al.* 2012, Skagen & Yackel Adams 2012, Conrey *et al.* 2016, Mwangi *et al.* 2018). Esto se debe a que una mayor humedad en el aire facilita la difusión de olores (Gutzwiller 1990) y en consecuencia permitiría a los depredadores percibir el olor de las plumas de las aves y hallar sus nidos (Ruth & Skagen 2018). Las temperaturas también influyen sobre el éxito de nidificación (Skagen & Yackel Adams 2012, Sherry *et al.* 2015, Conrey *et al.* 2016). En días con temperaturas máximas muy altas (*e.g.*,  $\geq 35^{\circ}\text{C}$ ) la SDN es más baja (Conrey *et al.* 2016). Cuando las temperaturas son altas los endotermos exhiben un incremento de sus tasas metabólicas, lo que implica un aumento de sus requerimientos energéticos diarios (Weathers *et al.* 2001). En consecuencia, la tasa de visitas al nido podría incrementarse debido al aumento de la demanda de alimento de los padres y pichones (Cox *et al.* 2013), lo cual puede incrementar el riesgo de depredación (Martin *et al.* 2000b). Dado que los depredadores suelen ser generalistas y consumen otras presas además de huevos y pichones, las altas temperaturas podrían influenciar también la abundancia o el comportamiento de presas alternativas (*e.g.*, pequeños mamíferos, reptiles, artrópodos, etc.), promoviendo así el incremento de la actividad de los depredadores y exponiendo los nidos a una mayor probabilidad de ser hallados y depredados (Cox *et al.* 2013). Frente a temperaturas mínimas diarias bajas, se ha observado que la SDN se reduce (Pierce *et al.* 2019). Luego de un intenso y energéticamente costoso período de frío y especialmente en especies en las que la incubación es uniparental, los adultos deberían satisfacer sus necesidades energéticas para mantenerse a sí mismos y para poder mantener temperaturas adecuadas en los nidos, por lo cual incrementan la frecuencia con la que salen del nido para alimentarse (Reneerkens *et al.* 2011). En consecuencia, la mayor actividad de los adultos alrededor de los nidos incrementa la probabilidad de que sean detectados por los depredadores, disminuyendo la SDN (Smith *et al.* 2012). Una variable climática que ha sido poco estudiada y que se ha asociado con la disminución de la SDN es el viento (Webb *et al.* 2012). El aumento de la velocidad del viento puede proveer una señal olfativa a los depredadores (Ruzicka & Conover 2011), transportando el olor de las aves y de los nidos a

mayores distancias (Webb *et al.* 2012). Sin embargo, cuando los vientos son muy fuertes, los olores pueden ser disipados demasiado rápido como para poder ser detectados (Gutzwiller 1990).

La depredación de nidos puede ser denso-dependiente, de manera que la SDN también puede ser afectada de diferente manera por la variación diaria en la abundancia de nidos activos y de otras especies (Marini & Weale 1997, Carpio *et al.* 2016). De acuerdo con la “hipótesis de la imagen de búsqueda del depredador”, cuando hay distintas presas crípticas en el ambiente habría una búsqueda selectiva por aquellas presas más frecuentes que han detectado en sus capturas más recientes (Dukas 2002). Entonces, cuando hay pocas aves reproduciéndose los depredadores no se centrarían en buscar nidos y buscarían otro tipo de presas más abundantes en el ambiente (Wilson *et al.* 2007), mientras que cuando se incrementa la abundancia de nidos y hay una mayor actividad de las aves asociadas a estos, los depredadores aumentarían la búsqueda y el consumo del contenido de los nidos (Roos 2002). Sin embargo, se ha observado que la SDN puede aumentar cuando hay una mayor abundancia de nidos activos (Duca *et al.* 2019). Este efecto se conoce como “efecto de la dilución de la depredación”, dado que la probabilidad de depredación de un nido se reduce cuando hay una mayor cantidad de nidos que también pueden ser depredados (Dehn 1990). Por lo tanto, el efecto de dilución puede reducir el efecto de la imagen de búsqueda del depredador sobre la SDN (Duca *et al.* 2019).

*Elaenia albiceps* se reproduce en el Bosque Andino Patagónico a partir de diciembre y hasta fines de febrero (Capítulo 3). En este bosque el clima es templado frío, con precipitaciones que varían desde los 4000 mm anuales en las partes más altas de la cordillera de los Andes hasta los 600 mm anuales en el límite del bosque con la estepa patagónica (Matteucci 2012). El viento es un factor climático preponderante en esta región, el cual presenta sus máximas velocidades entre septiembre y enero (Paruelo *et al.* 1998) y ocasionalmente puede superar los 100 km/h (Matteucci 2012). Las temperaturas máximas diarias no representan un riesgo para la reproducción de las aves, ya que casi nunca superan los 35 °C, pero las temperaturas mínimas diarias sí podrían influenciar la supervivencia de los nidos, debido a que incluso en verano pueden ser inferiores a los 0 °C (Capítulo 2).

En un contexto en el que la depredación es la principal causa de pérdida de nidos (Capítulo 3), los objetivos de este capítulo fueron: I) determinar si hay variaciones anuales en la SDN de *E. albiceps*, II) determinar si hay un patrón de variación de la SDN de la especie a lo largo de la temporada reproductiva, III) determinar qué componentes relacionados con la inversión parental de las aves (tamaño de puesta y edad de los nidos) y el clima (precipitación, temperatura mínima, viento), los cuales pueden influenciar la producción de señales sobre la ubicación de los nidos para los depredadores, se asocian con la SDN de *E. albiceps* y IV) determinar si la SDN es dependiente de la abundancia de nidos activos. Para estudiar estas

asociaciones se propusieron las hipótesis de que la SDN de *E. albiceps*: I) varía entre años, II) no es constante a lo largo de la temporada reproductiva, III) se reduce con el aumento del tamaño de puesta, IV) no es constante a lo largo de las etapas de nidificación, V) se reduce con la precipitación, VI) se reduce con la disminución de la temperatura mínima, VII) se reduce con velocidades moderadas del viento y VIII) aumenta con la abundancia de nidos. Entonces, se espera hallar que la SDN sea diferente entre años y en los distintos días de la temporada reproductiva. Se espera que un mayor tamaño de puesta reduzca la SDN al generar más señales que los depredadores detectan cuando la actividad parental se intensifica durante la nidificación. Se espera que la SDN sea diferente con las distintas edades del nido. Además, se espera una reducción de la SDN con las precipitaciones. Se espera que la SDN disminuya con la reducción de las temperaturas mínimas diarias. Se espera que la SDN sea baja cuando la velocidad del viento es moderada y más alta cuando la velocidad del viento es baja o alta. Se espera que una mayor abundancia de nidos activos incremente la SDN debido al efecto de dilución.

## **6.2. MÉTODOS**

### **6.2.1. Búsqueda y monitoreo de nidos**

El procedimiento de búsqueda y monitoreo de nidos fue indicado en el capítulo 3 (sección 3.2.3). Para los análisis del presente capítulo, se utilizaron los nidos correspondientes a cuatro temporadas reproductivas, desde 2014/2015 hasta 2017/2018.

### **6.2.2. Variables climáticas**

Se utilizaron los datos de temperatura mínima diaria, precipitación diaria, velocidad media diaria del viento y velocidad máxima diaria del viento de los cuatro períodos reproductivos registrados en la estación meteorológica de Río Percey, ubicada a 9 km hacia el NO del sitio de estudio y operada por Hidroeléctrica Futaleufú S.A.

### **6.2.3. Análisis estadísticos**

Para estudiar el éxito de nidificación se realizó un análisis de supervivencia diaria de nidos (SDN) utilizando el programa MARK (Dinsmore *et al.* 2002). Para este análisis se requieren cuatro datos básicos de los nidos: el día que el nido fue encontrado, el último día que el nido fue observado activo, el último día que el nido fue revisado y el destino del nido (exitoso o depredado). Para nidos exitosos, el día de última revisión es igual al último día que el nido fue observado activo. Se consideró que un nido fue exitoso cuando fue hallado vacío luego de la fecha estimada en que los pichones abandonan el nido (ver Capítulo 3). El análisis

consiste en una serie de múltiples ensayos binomiales en el que se analiza diariamente si un nido sobrevivió desde que fue encontrado (siendo 1 día de observación = 1 día de exposición) y permite evaluar el efecto que podrían tener distintas variables sobre la SDN (Dinsmore *et al.* 2002, Rotella 2019). Si la SDN es constante a través del tiempo, se puede estimar el éxito de nidificación de la especie como  $SDN^x$ , donde  $x$  es la duración del ciclo de nidificación de la especie (Dinsmore *et al.* 2002).

Para el análisis de la SDN es recomendable estandarizar la duración de la temporada reproductiva para todos los años incluidos en el estudio, de manera que se considera como día 1 a la fecha en la que un nido del total de la muestra fue monitoreado por primera vez (Dinsmore & Dinsmore 2007). Para este análisis se consideró que la temporada reproductiva de *E. albiceps* duró 82 días, desde el 12 de diciembre hasta el 3 de marzo, el cual representa el período en el que hubo nidos activos que fueron monitoreados durante las cuatro temporadas analizadas.

Del total de 116 nidos hallados durante las cuatro temporadas reproductivas se utilizaron todos los nidos exitosos y fracasados por depredación (dado que fue la principal causa de pérdida de los nidos, ver Capítulo 3) en los cuales se tuvo datos de todas las variables empleadas para evaluar sus efectos en la SDN. Para generar los modelos se utilizaron las siguientes variables temporales: el año (2014/2015, 2015/2016, 2016/2017, 2017/2018), el día juliano (*i.e.*, variable numérica que representa las fechas en las que los nidos fueron monitoreados, siendo el 12 de diciembre considerado como el día juliano 1) de cada período reproductivo (relación lineal con la SDN), el día juliano<sup>2</sup> (relación cuadrática con la SDN, incluyendo intercepto, término lineal y término cuadrático) y las interacciones entre año y día juliano y entre año y día juliano<sup>2</sup>, para determinar si hubo diferencias en el patrón estacional según cada año. En los análisis se incluyeron también la relación entre la SDN y el tamaño de puesta y la relación lineal, cuadrática y cúbica (*i.e.*, a los términos de la relación cuadrática se les suma el término cúbico) de la edad del nido (*i.e.*, edad 0 = día que el primer huevo fue puesto en el nido), siguiendo el procedimiento indicado por Dinsmore & Dinsmore (2007). Las variables climáticas utilizadas fueron la precipitación diaria y la precipitación del día previo al monitoreo de los nidos durante cada uno de los días que conformaron la temporada reproductiva, debido a la posibilidad de que haya un retraso del efecto de las precipitaciones en la trasmisión de olores a través de la humedad en el aire (Webb *et al.* 2012). Dado que hay estudios que han informado que la precipitación tiene efecto sobre la SDN cuando el evento de precipitación es  $\geq 10$  mm (Skagen & Yackel Adams 2012, Conrey *et al.* 2016, Ruth & Skagen 2018), los valores de precipitación fueron transformados a una escala binaria (*i.e.*, 0 = evento de precipitación  $< 10$  mm, 1 = evento de precipitación  $\geq 10$  mm). También se empleó el valor diario de la temperatura mínima, teniendo en cuenta que su valor más bajo se produce antes de la salida del sol, por lo que se espera que el impacto sobre la SDN sea apreciado horas después durante ese mismo día. Además, se utilizaron los valores

diarios de la velocidad media del viento y la velocidad máxima del viento y sus respectivos valores cuadráticos (con el fin de evaluar una relación cuadrática entre la SDN y estas variables, teniendo en cuenta que a los depredadores se les dificulta seguir las señales olfativas cuando la velocidad del viento es muy baja o muy alta, Ruzicka & Conover 2011). La abundancia diaria de nidos activos fue calculada teniendo en cuenta la duración de las distintas etapas del ciclo de nidificación de *E. albiceps* (Capítulo 3) y estimando hacia atrás la fecha en que se inició la puesta en aquellos nidos hallados durante la incubación o la etapa de crecimiento de los pichones. Dado que esta especie es la que se reproduce más tarde en el Bosque Andino Patagónico (Cueto & Gorosito 2018), la mayoría de los nidos activos durante el período reproductivo estudiado correspondían a esta ave, por lo que no se contabilizaron los nidos de las demás especies en la estimación de la abundancia diaria de nidos activos. Para la construcción del modelo de SDN constante (modelo nulo), se utilizó la opción por defecto del programa de función de enlace *seno*, mientras que para la construcción de los modelos con la adición de variables explicativas se empleó la función de enlace *logit*.

Se utilizó un modelado jerárquico a pasos para reducir el número de variables en el modelo final, siguiendo el procedimiento realizado por Ruth & Skagen (2018). Se empleó el enfoque de la teoría de información (Burnham & Anderson 2002) para evaluar el efecto de las variables en la SDN y ordenar los modelos de acuerdo al criterio de información de Akaike de segundo orden corregido para muestras pequeñas (AICc). El procedimiento de modelado fue de la siguiente manera:

1. Se construyeron modelos usando 5 grupos de variables: I) año y día juliano, II) tamaño de puesta, III) edad del nido, IV) variables climáticas y V) abundancia de nidos activos. En cada grupo (incluyendo también un modelo nulo) se consideró como la variable que mejor explica las variaciones en la SDN a aquella que tenía el mejor AICc (*i.e.*, el más bajo). Si hubo un segundo modelo que tenía un  $\Delta\text{AICc} < 0,10$  respecto al mejor modelo, entonces la variable de ese segundo modelo también se incluyó en los análisis del siguiente paso.
2. Las variables que produjeron los mejores modelos en el paso anterior fueron correlacionadas para analizar problemas de colinealidad (Webb *et al.* 2012). Si dos variables estaban altamente correlacionadas ( $r > 0,70$ ) se procedió a eliminar aquella variable cuyo  $\Delta\text{AICc}$  respecto al modelo nulo era más grande. Las variables que quedaron fueron empleadas para construir modelos aditivos en todas las formas posibles. Se mantuvieron los modelos en los que las combinaciones de variables producían un AICc mejor que el de los modelos con una sola variable a la vez, mientras que si la combinación de variables producía modelos con un AICc más alto, entonces se los eliminaba del conjunto de modelos candidatos (Rotella 2019).
3. Por último, aquellas variables que tenían un  $\Delta\text{AICc} \leq 1$  respecto al mejor modelo en cada grupo del paso 1, consideradas como variables competitivas (Ruth & Skagen 2018), fueron

agregadas o sustituyeron a variables del mismo grupo en el mejor modelo del paso 2. Previo a realizar este paso, se evaluó que las variables a agregar o sustituir en el mejor modelo no estuviesen correlacionadas con las variables ya incluidas en el mismo.

Para que un modelo sea considerado como el mejor modelo para explicar la SDN, el mismo debe tener el menor AICc y un peso de Akaike ( $w_i$ )  $\geq 0,90$  (Burnham & Anderson 2002). Además, se usó las proporciones de evidencia ( $W_{\text{modelo 1}}/W_{\text{modelo 2}}$ ) para determinar cuántas veces un modelo puede ser mejor que otro para explicar la SDN (Burnham & Anderson 2002). Dado que los pesos de Akaike  $< 0,90$  indican una alta incerteza del modelo debido a una alta variabilidad en los datos (Burnham & Anderson 2002), se estimó la importancia relativa de las variables contenidas en los modelos con un soporte empírico relevante (*i.e.*, aquellos modelos candidatos con un  $\Delta\text{AICc} \leq 2$ ) sumando el peso de Akaike de todos los modelos que contenían a la variable de interés (Burnham & Anderson 2002). Se consideró que una variable tenía efecto sobre la SDN si su intervalo de confianza del 95 % no incluía el 0.

### 6.3. RESULTADOS

#### 6.3.1. Condiciones climáticas durante las temporadas reproductivas

Durante los cuatro períodos reproductivos las precipitaciones diarias fueron escasas, siendo de  $0,84 \pm 1,41$  mm diarios (promedio  $\pm$  DE). Además, solo hubo uno (temporadas 2014/2015 y 2015/2016) y cuatro (temporadas 2016/2017 y 2017/2018) eventos de precipitación  $\geq 10$  mm, no produciéndose precipitaciones entre el 78 % (temporadas 2016/2017 y 2017/2018) y 90 % (temporadas 2014/2015 y 2015/2016) de los 82 días considerados como la duración del período reproductivo para el análisis de la SDN. La temperatura mínima diaria de los cuatro períodos reproductivos fue de  $6,05 \pm 0,52$  °C y durante el 3,7 % de los días (1–5 días por período reproductivo) hubo temperaturas mínimas por debajo de los 0 °C. La velocidad diaria del viento fue de  $6,4 \pm 0,4$  km/h y la velocidad máxima diaria del viento fue de  $19,2 \pm 1,0$  km/h, con velocidades que en algunos días superaban los 40 km/h.

#### 6.3.2. Supervivencia diaria de nidos

La muestra empleada para realizar el análisis de SDN de *E. albiceps* consistió en 87 nidos monitoreados en cuatro años (2014/2015 a 2017/2018), representando 1353 días de exposición. La SDN promedio  $\pm$  EE estimada a partir del modelo nulo (*i.e.*, sin efecto de ninguna variable) fue de  $0,959 \pm 0,005$ . Dado que el ciclo de nidificación de *E. albiceps* dura en promedio 30 días (ver Capítulo 3), la probabilidad promedio de éxito de nidificación es de  $0,959^{30} * 100 = 28,5$  % (Tabla 6.1).

**Tabla 6.1.** Variación anual de la supervivencia diaria de nidos (SDN) y éxito de la nidificación (probabilidad acumulada de supervivencia de nidos) de *E. albiceps*, estimados con el programa MARK.

Temporada	SDN (media ± EE)	Intervalo de confianza 95 %	Probabilidad acumulada de supervivencia de nidos (SDN <sup>30</sup> )
2014/2015	0,966 ± 0,009	0,943 – 0,980	35,4 %
2015/2016	0,957 ± 0,012	0,927 – 0,975	26,7 %
2016/2017	0,955 ± 0,013	0,923 – 0,974	25,1 %
2017/2018	0,956 ± 0,010	0,929 – 0,974	25,9 %
Promedio	0,959 ± 0,005	0,947 – 0,969	28,5 %

El día juliano fue la variable que mejor explicó la SDN (menor AICc, Tabla 6.2) y el día juliano<sup>2</sup> constituyó una variable competitiva ( $\Delta AICc \leq 1$ ). No hubo un efecto aditivo ni multiplicativo entre el año y el día juliano, ni tampoco un efecto del año sobre la SDN (Tabla 6.2). Los modelos univariados del tamaño de puesta y la edad del nido no fueron mejores que el modelo nulo, pero estas variables fueron consideradas competitivas (Tabla 6.2). Ninguna variable climática fue mejor que el modelo nulo para explicar una variación de la SDN, pero la ocurrencia de eventos de precipitación en el día anterior  $\geq 10$  mm tuvo un  $\Delta AICc = 0,074$ , por lo cual fue empleada en el paso 2 de la construcción jerárquica de modelos (Tabla 6.2). La temperatura mínima y ocurrencia de eventos de precipitación diaria  $\geq 10$  mm constituyeron variables competitivas (Tabla 6.2). El modelo univariado con el número diario de nidos activos fue mejor que el modelo nulo (Tabla 6.2).

En el segundo paso de la construcción de modelos, el mejor fue aquel que incluyó al número diario de nidos activos y la ocurrencia de eventos de precipitación en el día anterior  $\geq 10$  mm (Tabla 6.3). En el tercer paso, la adición de la variable competitiva ocurrencia de eventos de precipitación diaria  $\geq 10$  mm resultó en un modelo con un mejor AICc (Tabla 6.3). Sin embargo, la adición por separado de las variables competitivas edad del nido, temperatura mínima y tamaño de puesta no mejoraron el modelo del segundo paso. La variable competitiva día juliano<sup>2</sup> no fue utilizada dado que se hallaba correlacionada con el número diario de nidos activos ( $r = -0,78$ ,  $p < 0,0001$ ). No obstante, hubo incerteza en los modelos, dado que la proporción de evidencia del modelo con el AICc más bajo respecto a los otros modelos competentes que tuvieron un  $\Delta AICc < 2$  varió solamente entre 1,08 y 1,63 (Tabla 6.3). El número diario de nidos activos fue la variable con mayor importancia relativa (0,67), seguida por la ocurrencia diaria de eventos de precipitación  $\geq 10$  mm (0,39) y la ocurrencia de eventos de precipitación en el día anterior  $\geq 10$  mm (0,35). La única variable que se relacionó con la SDN

**Tabla 6.2.** Resultados de los análisis preliminares de las variables que mejor explican la SDN de *E. albiceps* (paso 1 del modelado jerárquico). Las variables que mejor explicaron (menor AICc o  $\Delta AICc < 0,10$  respecto al mejor modelo) la SDN en cada grupo de variables se indican en negrita, mientras que las variables consideradas competitivas ( $\Delta AICc < 1$ ) están subrayadas. Las variables seleccionadas se utilizaron luego en los pasos 2 y 3 del procedimiento jerárquico de construcción de modelos. Los nombres de las variables se indican de la siguiente manera: día juliano en el período reproductivo = DíaJul, tamaño de puesta = TamPuesta, ocurrencia de eventos de precipitación en el día anterior  $\geq 10$  mm = PPDíaprev10mm, ocurrencia de eventos de precipitación diaria  $\geq 10$  mm = PPDía10mm, temperatura mínima diaria = Tmín, velocidad media diaria del viento = VMedViento, velocidad máxima diaria del viento = VMáxViento, número diario de nidos activos = NumNidoAct.

Variables	AICc	$\Delta AICc$
<b>TIEMPO</b>		
<b>DíaJul</b>	<b>449,637</b>	<b>0,000</b>
<u>DíaJul + DíaJul<sup>2</sup></u>	<u>449,950</u>	<u>0,313</u>
Modelo constante	450,285	0,648
Año + DíaJul	455,142	5,505
Año * (DíaJul + DíaJul <sup>2</sup> )	455,440	5,803
Año	455,621	5,984
Año + (DíaJul + DíaJul <sup>2</sup> )	455,647	6,010
Año * DíaJul	457,969	8,332
<b>INVERSIÓN PARENTAL</b>		
<b>Modelo constante</b>	<b>450,285</b>	<b>0,000</b>
<u>TamPuesta</u>	<u>450,770</u>	<u>0,486</u>
<b>EDAD DEL NIDO</b>		
<b>Modelo constante</b>	<b>450,285</b>	<b>0,000</b>
<u>Edad</u>	<u>450,476</u>	<u>0,191</u>
Edad + Edad <sup>2</sup>	451,390	1,105
Edad + Edad <sup>2</sup> + Edad <sup>3</sup>	452,307	2,022
<b>CLIMA</b>		
<b>Modelo constante</b>	<b>450,285</b>	<b>0,000</b>
<b>PPDíaprev10mm</b>	<b>450,359</b>	<b>0,074</b>
<u>Tmín</u>	<u>450,563</u>	<u>0,279</u>
<u>PPDía10mm</u>	<u>450,697</u>	<u>0,413</u>
VMedViento	452,171	1,886
VMáxViento	452,281	1,996
VMedViento + VMedViento <sup>2</sup>	453,662	3,377
VMáxViento + VMáxViento <sup>2</sup>	454,055	3,770
<b>ABUNDANCIA DE NIDOS ACTIVOS</b>		
<b>NúmNidoAct</b>	<b>447,677</b>	<b>0,000</b>
Modelo constante	450,285	2,608

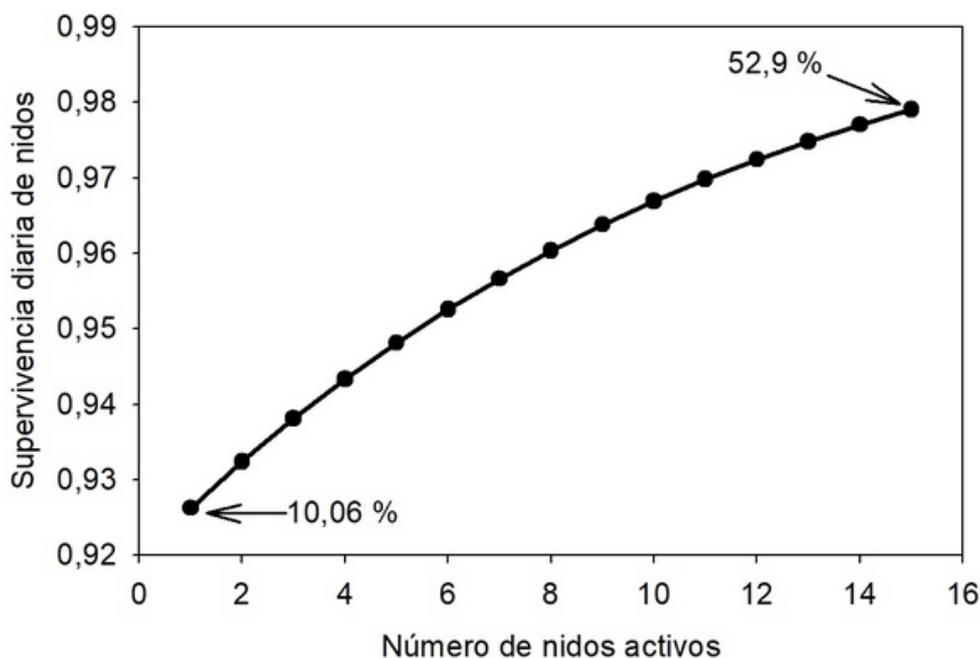
**Tabla 6.3.** Modelos de supervivencia diaria de nidos de *E. albiceps*. Todos los modelos incluyen un intercepto.  $K$  es el número de parámetros en el modelo.  $\Delta AICc$  es la diferencia entre el valor del AICc del modelo candidato y el mejor modelo, siendo el AICc del mejor modelo = 446,703.  $w_i$  es el peso de Akaike del modelo. Las variables empleadas fueron el número diario de nidos activos (NumNidoAct), la ocurrencia de eventos de precipitación en el día anterior  $\geq 10$  mm (PPDíaprev10mm), la ocurrencia de eventos de precipitación diaria  $\geq 10$  mm (PPDía10mm), el día juliano en el período reproductivo (DíaJul), la edad del nido, la temperatura mínima diaria (Tmín), el tamaño de puesta (TamPuesta), la velocidad media diaria del viento (VMedViento), la velocidad máxima diaria del viento (VMáxViento) y el año.

Modelos candidatos	$K$	$\Delta AICc$	$w_i$
NúmNidoAct + PPDíaprev10mm + PPDía10mm	4	0,000	0,200
NúmNidoAct + PPDía10mm	3	0,160	0,185
NúmNidoAct + PPDíaprev10mm	3	0,580	0,150
NúmNidoAct	2	0,974	0,123
DíaJul	2	2,934	0,046
DíaJul + DíaJul <sup>2</sup>	3	3,247	0,039
Intercepto (Constante)	1	3,582	0,033
PPDíaprev10mm	2	3,656	0,032
Edad	2	3,773	0,030
Tmín	2	3,861	0,029
PPDía10mm	2	3,995	0,027
TamPuesta	2	4,067	0,026
Edad + Edad <sup>2</sup>	3	4,687	0,019
VMedViento	2	5,468	0,013
VMáxViento	2	5,578	0,012
Edad + Edad <sup>2</sup> + Edad <sup>3</sup>	4	5,604	0,012
VMedViento + VMedViento <sup>2</sup>	3	6,959	0,006
VMáxViento + VMáxViento <sup>2</sup>	3	7,352	0,005
Año + DíaJul	5	8,443	0,003
Año x (DíaJul + DíaJul <sup>2</sup> )	12	8,737	0,003
Año	4	8,919	0,002
Año + (DíaJul + DíaJul <sup>2</sup> )	6	8,944	0,002
Año x DíaJul	8	11,266	0,001

fue el número diario de nidos activos, ya que su intervalo de confianza del 95 % no incluyó al 0 (Tabla 6.4). Esta variable se asoció de manera positiva con la SDN (Fig. 6.1). La ocurrencia diaria de eventos de precipitación  $\geq 10$  mm y la ocurrencia de eventos de precipitación en el día anterior  $\geq 10$  mm no estuvieron asociadas con la SDN, ya que sus intervalos de confianza incluyeron al 0 (Tabla 6.4). Por lo tanto, el mejor modelo para explicar la variación de la SDN es el que incluye al número diario de nidos activos (Tabla 6.3).

**Tabla 6.4.** Valores de los parámetros del modelo con el menor AICc (en escala *logit*) con sus respectivos errores estándar e intervalos de confianza.

Parámetro	$\beta \pm EE$	Intervalo de confianza 95 %	
		Inferior	Superior
Número diario de nidos activos	0,111 $\pm$ 0,045	<b>0,022</b>	<b>0,199</b>
Ocurrencia de eventos de precipitación diaria $\geq 10$ mm	-0,030 $\pm$ 0,019	-0,067	0,006
Ocurrencia de eventos de precipitación en el día anterior $\geq 10$ mm	0,068 $\pm$ 0,046	-0,023	0,158



**Figura 6.1.** Variación de la SDN de *E. albiceps* según el número diario de nidos activos estimada a partir del modelo que contiene únicamente dicha variable explicativa. Los valores en los extremos de la curva indican la probabilidad acumulada de supervivencia de nidos (*i.e.*, el éxito de nidificación) si se mantiene constante el número de nidos activos (1 nido o 15 nidos) durante los 30 días que dura en promedio el ciclo de nidificación de *E. albiceps*.

## 6.4. DISCUSIÓN

Mediante un análisis integral de los efectos de la inversión parental, el clima y la abundancia de nidos activos se evaluó el éxito de nidificación de *E. albiceps* en un contexto en el que la depredación fue la principal causa de fracaso de los nidos en un sitio en el sector oriental del Bosque Andino Patagónico. Los resultados obtenidos aquí mostraron que la SDN en esta especie varió según la abundancia de nidos activos, pero no varió entre años ni estacionalmente y no fue afectada por el tamaño de puesta ni por las condiciones climáticas características de la zona, como los fuertes vientos y las bajas temperaturas.

Los resultados obtenidos muestran que la SDN de *E. albiceps* aumentó con el número de nidos activos, en concordancia con lo que propone la “hipótesis del efecto de dilución de la depredación” (Dehn 1990). Al haber un mayor número de nidos activos, la probabilidad de que un nido sea depredado disminuye frente a la posibilidad de que otros nidos sean depredados primero. Este efecto podría estar asociado a otros dos. Al haber una mayor cantidad de nidos activos, los depredadores pueden saciar sus requerimientos alimenticios y en consecuencia reducirían la búsqueda de alimento (Jeschke *et al.* 2002). Además, la mayor abundancia de nidos de *E. albiceps* se halla cuando hay una mayor abundancia de frutos maduros de *Berberis microphylla* (*i.e.*, a mediados de la temporada reproductiva, Capítulo 4). Este arbusto es muy abundante en el área de estudio y en consecuencia los padres podrían reducir la distancia que deben desplazarse desde el nido para conseguir alimento para sus pichones y para ellos, proporcionando así menos señales visuales que revelen a los depredadores dónde se hallan los nidos. También al desplazarse cortas distancias se mantendrían cerca de los nidos para defenderlos ante el ataque de los depredadores, principalmente los de pequeño tamaño, como los roedores. Por lo tanto, la alta densidad de nidos de *E. albiceps* asociada al período de mayor abundancia de frutos (Capítulo 4) podría tener como resultado otro beneficio que es el aumento de la SDN.

En este estudio no se encontró un efecto de la interacción entre el año y el día juliano sobre la SDN de *E. albiceps*. Esto indicaría que no hubo patrones estacionales de variación de la SDN distintos en cada año. Tampoco se halló una variación de la SDN entre los cuatro años estudiados, al igual que lo informado para otras especies de aves (Chapa-Vargas & Robinson 2007, Boukhriss & Selmi 2018, Lautenbach *et al.* 2019, Zhao *et al.* 2020), ni una relación lineal entre la SDN y el avance de la temporada reproductiva. De acuerdo con la “hipótesis de la imagen de búsqueda de los depredadores” (Dukas 2002), se esperaba que la SDN sea alta a principios de la temporada reproductiva y que se reduzca con el avance de la temporada debido a que los depredadores centrarían su búsqueda en los nidos (Duca *et al.* 2019). En el sitio de estudio la mayoría de las especies de aves nidifican entre septiembre y enero (*e.g.*, *Asthenes pyrrholeuca*, *Anairetes parulus*, *Phrygilus patagonicus*, *Spinus barbatus*, *Troglodytes musculus*, *Turdus falcklandii*, *Zonotrichia capensis*, Cueto & Gorosito 2018).

Entonces, cuando *E. albiceps* arriba al sitio de estudio los depredadores ya estarían percibiendo la oferta de huevos y pichones de las especies residentes y migratorias de corta distancia. De este modo, los nidos de *E. albiceps* constituirían presas desde el inicio de su reproducción, por lo cual no se observaría un patrón de disminución de la SDN con el avance de la temporada.

El mayor tamaño de puesta suele asociarse a una mayor actividad en los nidos durante la incubación debido a los mayores requerimientos energéticos para incubar más huevos (Nord & Williams 2015) y al aumento de las visitas de los padres al nido debido a la mayor demanda de alimento para una nidada con más pichones (Sousa & Marini 2013). Por lo tanto, se esperaba que la SDN de *E. albiceps* disminuya con el tamaño de puesta. No obstante, no se halló una asociación entre la SDN y el tamaño de puesta. El efecto del tamaño de puesta durante la incubación podría ser evidente con tamaños de puesta grandes (e.g., 4 o 5 huevos, Moreno & Sanz 1994). El tamaño de puesta de *E. albiceps* es poco variable, frecuentemente coloca 2 huevos, cómo máximo puede colocar 3 y muy raramente coloca tan solo 1 huevo (Capítulo 3), por lo que el gasto energético de la hembra que incuba podría no diferir mucho entre estos tamaños de puesta. Entonces, la actividad parental alrededor del nido durante la incubación podría ser similar con los distintos tamaños de puesta, exponiendo los nidos a un riesgo de depredación similar. Durante el período de crecimiento de los pichones, el efecto del tamaño de la nidada también sería evidente cuando hay una mayor variabilidad en la cantidad de pichones que hay en el nido, dado que los padres deberán aumentar la frecuencia de visitas al nido para alimentar a los pichones (e.g., nidadas que varían desde 1 a 10 pichones, Rytkönen *et al.* 1996), brindando más señales a los depredadores sobre la ubicación de los nidos. *E. albiceps* tuvo nidadas pequeñas y la frecuencia de alimentación de la nidada no varió significativamente con el tamaño de la misma (Gorosito, C. A., datos no publicados). Esto indicaría que los padres no realizan un mayor esfuerzo parental cuando hay más pichones para alimentar. De este modo, la ausencia de asociación entre la SDN de *E. albiceps* y el tamaño de puesta podría ser el resultado de una baja variabilidad en el tamaño de puesta, lo que indicaría una intensidad de la actividad parental similar entre los nidos analizados.

Se esperaba que la SDN sea diferente con las distintas edades del nido, ya que la intensidad de la actividad parental en el nido varía en las distintas etapas del ciclo de nidificación (Grant *et al.* 2005). Sin embargo, en el área de estudio no se halló que la SDN de *E. albiceps* sea afectada por la edad de los nidos, lo cual indica que la probabilidad de que un nido sea depredado es similar a lo largo del período de actividad del nido. La ausencia de una variación de las tasas de depredación entre las etapas de nidificación se produciría cuando hay sitios de nidificación pobres, es decir sitios donde los nidos se hallan expuestos y son fácilmente detectables (Martin *et al.* 2000b). En consecuencia, estos nidos son depredados rápidamente durante la incubación y se contrarrestaría el efecto de una mayor depredación por la actividad parental durante la etapa de pichones (Martin *et al.* 2000b). *E. albiceps*

construyó sus nidos tanto en sitios con una abundante densidad de vegetación como en sitios visibles con poca vegetación (Capítulo 5), por lo que esto podría haber contribuido a que la depredación de los nidos no varíe ampliamente entre las etapas de la nidificación. Otro factor que puede explicar la ausencia de una asociación entre la SDN y la edad del nido es la defensa del nido, ya que se ha reportado que la defensa activa (e.g., distracción o ataque a los depredadores) y la defensa pasiva de los nidos (e.g., reducción de la actividad alrededor del nido y vocalizaciones de los padres que callan a sus pichones) durante la incubación (Olendorf & Robinson 2000, Gómez-Serrano & López-López 2017, Basso & Richner 2015) y la etapa de crecimiento de los pichones (Remeš 2005) puede ayudar a reducir la depredación de los nidos. Durante la toma de datos en el sitio de estudio, *E. albiceps* mostró los siguientes comportamientos de defensa pasiva y activa de los nidos (Gorosito, C. A., obs. pers.): I) durante la incubación *E. albiceps* generalmente dejaba de vocalizar cuando detectaba el acercamiento del investigador a su territorio y se escabullía entre la vegetación evitando ser visto, de tal manera que no brindaba evidencias sobre dónde se hallaban sus nidos; II) durante la etapa de crecimiento de los pichones, los adultos se acercaban al nido cuidadosamente, volando de una rama a otra entre la vegetación y vigilando a sus alrededores antes de ingresar al nido; III) cuando el investigador realizaba la visita de inspección durante la etapa de crecimiento de los pichones, los adultos vocalizaban y no se alejaban de los alrededores del nido, manteniéndose a escasa distancia del investigador; IV) una hembra atacó a un ratón en un intento de depredación del nido, el cual contenía pichones de unos pocos días de vida. Sin embargo, la defensa activa del nido podría no ser eficiente frente a depredadores de nidos que tienen un tamaño corporal más grande que *E. albiceps*, como *Milvago chimango* y *Caracara plancus*. Entonces, el resultado hallado para *E. albiceps* concuerda con el informado para varias especies de la familia a la que pertenece, Tyrannidae, en la cual la SDN es similar en las distintas etapas del ciclo de nidificación y la defensa activa y pasiva de los nidos frente a los depredadores es común en las especies de esta familia (Mezquida & Marone 2001, Marini *et al.* 2009, Anciães *et al.* 2012).

Se esperaba que la SDN de *E. albiceps* sea afectada por la precipitación, ya que esta puede facilitar la producción de olores y en consecuencia el hallazgo de los nidos por los depredadores (Ruth & Skagen 2018). A diferencia de otros estudios (Skagen & Yackel Adams 2012, Ruth & Skagen 2018), la ocurrencia de eventos de precipitación diaria o en el día anterior  $\geq 10$  mm no estuvo asociada a la SDN de *E. albiceps*, por lo cual la hipótesis propuesta es rechazada. Durante el período reproductivo considerado para el análisis de la SDN la cantidad de eventos de precipitación diaria  $\geq 10$  mm fue de tan solo un evento en 2014/2015 y 2015/2016 y cuatro eventos en 2016/2017 y 2017/2018, de modo que no tendría un impacto importante sobre la SDN. No obstante, hay un gradiente de precipitación oeste-este muy marcado en el Bosque Andino Patagónico (Jobaggy *et al.* 1995, Paruelo *et al.* 1998), por lo que podría llegar a encontrarse que la precipitación sí afecte la SDN de *E. albiceps* en

localidades situadas más cerca de la cordillera de los Andes y en la Patagonia chilena donde son más frecuentes y abundantes (Viale *et al.* 2019).

De acuerdo con las bajas temperaturas mínimas diarias registradas para la zona de estudio, se esperaba que la SDN sea afectada negativamente debido al aumento de las salidas de los adultos de los nidos para satisfacer sus necesidades energéticas y así mantener la temperatura en los nidos durante la incubación y la etapa de pichones, especialmente cuando estos son pequeños y aun no tienen capacidad termorregulatoria (Reneerkens *et al.* 2011). A pesar de esto, no se halló asociación entre la SDN de *E. albiceps* y la temperatura mínima. Cuando las temperaturas ambientales son más bajas las aves incrementan la cantidad de material de revestimiento del nido, otorgándole propiedades aislantes que le permiten mantener condiciones microclimáticas adecuadas en el nido tanto para los adultos como para los pichones (Mainwaring *et al.* 2012). Los nidos de *E. albiceps* son construidos con bastante material, con paredes de hasta 1,8 cm de grosor y el interior está forrado con plumas (Capítulo 3). Además, los nidos son orientados principalmente hacia el este, que es la dirección cardinal opuesta a los vientos predominantes y por donde amanece, recibiendo radiación solar desde las primeras horas de la mañana (Capítulo 5). Estas características de los nidos de *E. albiceps* en el área de estudio podrían brindarle las condiciones microclimáticas necesarias para que los huevos y los pichones se mantengan a temperaturas adecuadas pese a la baja temperatura ambiental. De este modo, los adultos no se verían en la necesidad de salir del nido con una mayor frecuencia haciéndolo más conspicuo para los depredadores.

Se esperaba que la SDN de *E. albiceps* se reduzca con el aumento de la velocidad del viento, debido a que este puede facilitar la detección de nidos mediante el transporte del olor de las aves a mayores distancias que son detectables por depredadores que emplean el olfato, como los mamíferos (Webb *et al.* 2012). Sin embargo, esta hipótesis fue rechazada porque la velocidad media del viento y la velocidad máxima del viento no se asociaron con la SDN de *E. albiceps*. Ruzicka & Conover (2011) informaron una mayor abundancia de depredadores mamíferos cuando la velocidad del viento era moderada, es decir entre 7,2 y 14,4 km/h, e indicaron la presencia de pocos depredadores cuando la velocidad del viento era menor o mayor. Frente a la ausencia o baja velocidad del viento, el olor de las plumas estaría concentrado y se reduciría la probabilidad de que los depredadores puedan detectarlo a no ser que estén muy cerca de los nidos (Ruzicka & Conover 2011), mientras que frente a velocidades altas del viento sería difícil para los depredadores detectar los nidos porque la turbulencia disipa muy rápidamente el olor de las plumas (Conover 2007). En el sitio de estudio, a lo largo de la estación reproductiva y de los cuatro años de muestreo la velocidad promedio del viento fue de 6,4 km/h y la velocidad promedio máxima del viento fue de 19,2 km/h, con ráfagas que en algunas ocasiones superaban los 40 km/h. Estas velocidades están por fuera del rango de velocidades del viento que se espera que tengan efecto en la atracción

de depredadores. Además, las fuertes ráfagas estarían disipando los olores y en consecuencia no facilitarían la detección de los nidos por señales olfativas.

En este capítulo se analizó cómo la inversión parental y el clima pueden influenciar la producción de señales para los depredadores y así afectar la supervivencia de los nidos de *E. albiceps*. Se observó que las condiciones climáticas en el área del estudio no influyen en la SDN, a pesar de la frecuencia con la que se producen algunos fenómenos climáticos. Los fuertes vientos y la escasez de las precipitaciones durante la temporada reproductiva no facilitarían la transmisión de señales olfativas desde los nidos que puedan ser detectadas por los depredadores. Mientras que la estructura de los nidos de *E. albiceps* podría ser adecuada para las bajas temperaturas ambientales, permitiendo una reducción de la actividad conspicua de los padres alrededor del nido. Por otro lado, se halló que la SDN de la especie se incrementa con el aumento de la abundancia de nidos activos. Por lo tanto, un efecto de dilución de la depredación contrarrestaría el efecto de la imagen de búsqueda de los depredadores, los cuales ya perciben la oferta de huevos y pichones de las especies de aves residentes y migratorias de corta distancia que se reproducen más temprano que *E. albiceps*. Además, la mayor abundancia de nidos activos se incrementa con la abundancia de frutos maduros, el cual sería el recurso que la especie utiliza como guía para que la eclosión de sus huevos se produzca cuando el alimento es abundante (Capítulo 4). Entonces, siguiendo el aumento de la abundancia de frutos maduros *E. albiceps* puede obtener beneficios en el crecimiento de sus pichones y en la SDN.

## Capítulo 7: Discusión general

---

En esta tesis se estudió la biología reproductiva y los factores que afectan el éxito reproductivo de *Elaenia albiceps*. Como se indicó en el Capítulo 1, *E. albiceps* es la especie más abundante en el Bosque Andino Patagónico (Cueto & Gorosito 2018) y cumple tres funciones ecológicas importantes: I) es la principal dispersora de semillas (Amico & Aizen 2005), por lo que puede contribuir con la regeneración del bosque (Bravo *et al.* 2015), II) puede ayudar a controlar el daño causado por los insectos defoliadores sobre árboles jóvenes de *Nothofagus* (Mazia *et al.* 2009) y III) al ser parasitada por varios linajes de hemoparásitos (Fecchio *et al.* 2019, Fecchio *et al.* 2020) podría contribuir con la dispersión de patógenos entre sus áreas de reproducción y reposo reproductivo. Por lo tanto, su importancia en el bosque es evidente y esta tesis proporciona un avance significativo en el conocimiento sobre su biología.

Además, este trabajo se enmarcó dentro de un programa de investigación en el que se estudia la migración de las aves del Bosque Andino Patagónico. Dado que las estrategias del viaje migratorio de primavera (las cuales afectan la velocidad de migración y el momento de arribo a las áreas de reproducción) pueden ser condicionadas por el tiempo disponible para la reproducción y por cómo varía el éxito reproductivo a lo largo de la temporada reproductiva (el cual puede ser afectado por la abundancia de alimento y depredadores) (Alerstam & Lindström 1990, Nilsson *et al.* 2013), el conocimiento de la biología reproductiva puede permitir avanzar en el entendimiento de la interrelación entre estas etapas del ciclo anual de las aves migratorias (Jahn & Cueto 2012). Por lo tanto, los temas desarrollados en esta tesis se articulan bien dentro de este programa de investigación.

En el Capítulo 3 se estudió detalladamente la biología reproductiva de *E. albiceps* y los resultados obtenidos muestran que para los individuos de esta especie es importante arribar temprano al área de reproducción. Desde que esta especie arriba al sitio de reproducción a mediados de octubre (Bravo *et al.* 2017) y se inicia la puesta de huevos transcurre más de un mes. La captura de aves con redes indicó que los machos arriban primero, por lo que habría protandria en esta especie. Esta se relaciona con la ocupación de territorios disponibles, recurso que es utilizado para atraer a las hembras (Newton 2008). A su vez, se halló que hay divorcio interanual y por lo tanto la competencia por parejas podría darse cada año. El período reproductivo de la especie fue más corto que el de sus congéneres tropicales y el de otras especies en el Bosque Andino Patagónico, el cual estaría condicionado por su largo viaje migratorio (Zhao *et al.* 2017). En cada temporada reproductiva se halló que la abundancia de frutos maduros de *Berberis microphylla* fue importante como guía para el inicio de la reproducción de esta ave en el sitio de estudio (Capítulo 4). Durante todo el mes de noviembre los individuos podrían recuperarse del viaje migratorio y detectar con tiempo la maduración de los frutos de *B. microphylla* en diciembre, de manera que pueden sincronizar

la eclosión de sus huevos con el momento de mayor abundancia de este alimento. Con el aumento de abundancia de estos frutos se produjo un incremento de la abundancia de nidos activos (Capítulo 4), lo cual tuvo como consecuencia un incremento de la supervivencia diaria de los nidos debido a un efecto de dilución de la depredación (Capítulo 6). Hacia finales de la temporada reproductiva el pico de abundancia de frutos maduros de *B. microphylla* ya había pasado y hubo una menor cantidad de nidos activos, por lo que ya no había un efecto de dilución de la depredación y por lo tanto en ese período la supervivencia de los nidos fue más baja. La fecha más tardía en la que se observó el inicio de una puesta fue el 8 de febrero. Estas últimas puestas podrían corresponder a individuos que hayan fracasado en sus intentos reproductivos anteriores y que están intentando tener al menos un evento reproductivo exitoso, ya que se ha observado que la especie tiene otro intento de nidificación cuando fracasa en el primero (Capítulo 3). Además, el tamaño de puesta se redujo con el avance de la temporada reproductiva, como así también la cantidad de juveniles producidos (Capítulo 3). Entonces, una reproducción tardía puede tener como consecuencia una reducción del éxito reproductivo (Bejarano & Jahn 2018). El efecto de la fecha de arribo sobre el éxito reproductivo de *E. albiceps* es un tema que no ha sido estudiado hasta el momento y que merece atención, teniendo en cuenta que es un ave migratoria de larga distancia en el Neotrópico y que la mayoría de los estudios que analizaron esa relación han sido realizados en especies del hemisferio norte, pertenecientes a otros sistemas migratorios (McKellar *et al.* 2013, Velmala *et al.* 2015, Morrison *et al.* 2019). Además, la velocidad de migración de *E. albiceps* puede ser de las más altas de las aves migratorias (Bravo *et al.* 2017), por lo que la evaluación del efecto de la fecha de arribo sobre la reproducción permitirá determinar si las estrategias migratorias de esta especie son condicionadas por el tiempo acotado que tiene para reproducirse en el Bosque Andino Patagónico.

En el Capítulo 3 se brindaron también algunos datos sobre el cuidado parental en la especie, informando que solo la hembra incuba los huevos y que los pichones son alimentados con frutos y artrópodos. También se sabe que la defensa del territorio es realizada principalmente por el macho (Presti 2019). No obstante, el cuidado parental incluye otras actividades como la construcción del nido, la alimentación de los pichones, la alimentación de la hembra por parte del macho durante la puesta y la incubación y el empolle de los pichones (Silver *et al.* 1985). Además, la mayoría de las especies de aves tienen cuidado biparental (Cockburn 2006), aunque es común que esté sesgado hacia las hembras (Queller 1997). Si bien la hembra puede criar una nidada sola, se ha observado que frente a la ausencia del macho la tasa de supervivencia de los polluelos es menor (Morton 1989; Whittingham *et al.* 1994) como consecuencia de un aumento de la depredación de los nidos y de la muerte por inanición y/o el incremento de la exposición a las condiciones climáticas adversas, por lo cual el macho cumpliría un rol importante en la crianza de los polluelos (Morton 1989). Todos estos aspectos aún no se conocen en *E. albiceps*, por lo que es necesario estudiar el cuidado parental en la especie para determinar cuánto contribuye cada padre en la crianza de los pichones y comprender cómo el cuidado parental brindado puede afectar el éxito reproductivo.

Un factor importante a considerar en estudios futuros de éxito reproductivo de *E. albiceps* son las cópulas extra-pareja. La mayoría de los passeriformes (86 %) tiene un sistema de apareamiento de monogamia social (Griffith *et al.* 2002), la cual consiste en que un macho y una hembra cooperan para criar una nidada de polluelos, con la posibilidad de que existan cópulas extra-pareja y por lo tanto paternidad extra-pareja (Graham 2010). Además, se ha reportado que la paternidad extra-pareja es mayor en especies (Stutchbury *et al.* 2007) o poblaciones migratorias (LaBarbera *et al.* 2010) que en especies o poblaciones residentes. Esto se debe a que la sincronía de la reproducción, dada por temporadas reproductivas cortas con una alta concentración de hembras que inician de manera sincrónica las puestas (como es el caso de las aves migratorias), promueve el comportamiento de las fertilizaciones extra-pareja (Stutchbury & Morton 1995). Las cópulas extra-pareja permiten que los machos incrementen su éxito reproductivo mediante la producción de volantones intra y extra-pareja (Balenger *et al.* 2009), mientras que el beneficio para las hembras podría ser reproducirse con machos que poseen mejores o más variados genes que su pareja social (Brouwer & Griffith 2019). Además, se ha reportado que el macho puede reducir el cuidado parental en caso de advertir una infidelidad de la hembra por fertilizaciones extra-pareja (Neudorf 2004; Perlut *et al.* 2012). El sistema de apareamiento de *E. albiceps* aún no ha sido estudiado. Debido a que es una especie migratoria y que durante la filmación de los nidos para determinar qué tipo de alimento recibían los pichones (Capítulo 3) se advirtió que algunos machos ayudaban a las hembras en el aprovisionamiento de los pichones, mientras que otros contribuían muy poco o estaban ausentes, es posible proponer las hipótesis de que *E. albiceps* tiene: I) un sistema de apareamiento de monogamia social, II) un sistema de apareamiento poligínico. El estudio de las relaciones de parentesco entre los pichones y sus padres permitirá determinar el sistema de apareamiento de la especie, evaluar el grado de fertilizaciones extra-pareja y analizar la variación del éxito reproductivo de los individuos.

Los datos brindados en el Capítulo 3 también permitirán realizar análisis comparativos de la variación geográfica de caracteres de historia de vida con otras especies del género y evaluar cómo la migración puede afectar la reproducción de las aves. Si bien hay abundantes datos de la biología reproductiva de *Elaenia cristata* (Marini *et al.* 2009), *Elaenia chiriquensis* (Medeiros & Marini 2007, Paiva & Marini 2013) y *E. parvirostris* (Gonzalez 2019), en muchas otras especies del género solo se ha reportado información anecdótica o basada en pocos nidos (e.g., *Elaenia strepera*, Auer *et al.* 2007; *Elaenia spectabilis*, Hoffmann & Krügel 2007; *Elaenia obscura*, Lopes *et al.* 2013; *Elaenia brachyptera*, Greeney & Sheldon 2019), por lo que cuando se complete la información faltante podrá realizarse un estudio comparativo completo entre las especies. Por ejemplo, al comparar los nidos de *E. albiceps* con los de su congénere *Elaenia parvirostris* (que se reproduce en una latitud más baja) y los de sus congéneres tropicales *Elaenia chiriquensis* y *Elaenia cristata*, se observó que los nidos de *E. albiceps* son más grandes y tienen paredes más gruesas (Capítulo 3). Como se indicó en ese capítulo, esas diferencias podrían deberse a las temperaturas más bajas del Bosque Andino Patagónico en comparación con las de zonas templadas cálidas y el trópico. Por lo tanto, la

recolección de datos sobre las características de los nidos (e.g., tamaño, grosor de las paredes, cantidad de plumas colocadas en el interior) de las distintas especies del género que se reproducen en el Neotrópico será útil para realizar un estudio comparativo de variación geográfica que permita comprender cómo el clima puede afectar la construcción de los nidos dentro del género *Elaenia*, teniendo en cuenta que hay especies que se reproducen tanto en las zonas templadas frías y cálidas del hemisferio sur como en los trópicos. Respecto al efecto de la migración, considerando las relaciones filogenéticas e independientemente de la latitud, las aves migratorias de larga distancia del hemisferio norte tienen un ritmo de vida más rápido (e.g., menor duración de la incubación y la etapa de pichones) que las aves migratorias de corta distancia y las residentes (Soriano-Redondo *et al.* 2020). Para las aves sudamericanas estas relaciones no han sido determinadas, principalmente debido a la falta de conjuntos de datos completos sobre parámetros reproductivos (Myhrvold *et al.* 2015). Los resultados obtenidos en el capítulo 3, bajo relaciones filogenéticas controladas, apoyan parcialmente el patrón informado por Soriano-Redondo *et al.* (2020). La incubación de *E. albiceps* no fue más rápida que la de su congénere migratorio de corta distancia *E. chiriquensis* y su congénere residente *E. cristata*, ya que su período de incubación estuvo dentro del rango de variación de las especies consideradas (Capítulo 3). Sin embargo, la duración de la etapa de pichones de *E. albiceps* fue igual a la de su congénere migratorio de larga distancia *E. parvirostris* y tendió a ser gradualmente más corta que las de sus congéneres migratorio de corta distancia y residente (Capítulo 3). Entonces, es posible observar a través de este parámetro reproductivo un ritmo de vida levemente más rápido para las aves migratorias en América del Sur. Debido a que se considera que las aves del hemisferio sur tienen una supervivencia anual más alta que las aves del hemisferio norte (Martin 1996) y que la supervivencia anual de *E. albiceps* es mayor que la de tiránidos migratorios de tamaño similar de Norteamérica (ver discusión del Capítulo 3), las aves migratorias de América del Sur podrían tener un ritmo de vida más lento que las aves migratorias del hemisferio norte. Por lo tanto, se necesitan más estudios incluyendo otras especies para poder generalizar en América del Sur las relaciones entre migración y parámetros reproductivos observadas en este trabajo y avanzar en el entendimiento sobre cómo la migración puede afectar la inversión reproductiva de las aves neotropicales.

Para aves del hemisferio norte también se ha sugerido que las especies residentes podrían responder más a señales ambientales no fóticas para afinar el momento de la reproducción que las especies migratorias (Chmura *et al.* 2020), ya que las aves migratorias en sus sitios de reposo reproductivo o durante la migración no pueden evaluar las condiciones ambientales en sus áreas de reproducción (Jones & Cresswell 2010). Por lo tanto, las especies migratorias utilizarían solamente el fotoperíodo para comenzar la reproducción y tendrían respuestas insignificantes a otros tipos de señales (Both & Visser 2001, Chmura *et al.* 2017). Sin embargo, en el área de estudio *E. albiceps* sincronizó su reproducción con la abundancia de frutos maduros de *B. microphylla* (Capítulo 4), los cuales tienen diversas propiedades nutritivas (Damascos *et al.* 2008, Arena *et al.* 2013a, Ruiz *et al.* 2013) que podrían

ser beneficiosas para la preparación de las aves para la reproducción y para alimentar a sus pichones. Por lo tanto, los resultados obtenidos no brindan soporte a la hipótesis de que las aves migratorias utilizan solamente el fotoperíodo para afinar el momento de la reproducción.

Al analizar la abundancia de los recursos disponibles para *E. albiceps* en el sitio de estudio (Capítulo 2) se observó una menor abundancia de frutos maduros de *B. microphylla* durante la temporada reproductiva 2015/2016. No obstante, la cantidad de nidos y volantones producidos no varió significativamente entre las temporadas (Capítulo 3), por lo cual las diferencias en abundancias de recursos entre temporadas no habrían sido lo suficientemente grandes para impactar sobre la intensidad reproductiva de la especie durante los años de estudio. Sin embargo, se ha observado que la reproducción de *E. albiceps* se inicia un poco antes en otros sitios del bosque patagónico (e.g., Willson *et al.* 2005, Jara *et al.* 2019), donde estos frutos pueden no ser tan abundantes. Además, se observó que en el extremo austral de la distribución de esta ave, en la isla de Navarino, Chile (Jara *et al.* 2019), los pichones permanecen durante más tiempo en el nido que en el sitio de estudio de esta tesis (Capítulo 3). Por lo tanto, estas diferencias podrían ser consecuencia de menores condiciones de habitabilidad (e.g., temperaturas más bajas, menor abundancia de alimento) en el extremo sur de su distribución (Capítulo 3) y de diferentes tipos de alimentos en otros sitios del bosque patagónico (Capítulo 4), por lo cual podría esperarse un éxito reproductivo diferencial entre las distintas localidades. Entonces, un estudio extenso que abarque varios sitios del bosque patagónico a distintas latitudes y en el que se analice la variación geográfica del éxito reproductivo y las guías empleadas para iniciar la reproducción permitirá comprender las diferencias mencionadas y avanzar en el entendimiento del uso de señales no fóticas por las aves migratorias para afinar el momento de la reproducción.

Diversos estudios del hemisferio norte indican que las aves seleccionan sitios de nidificación en los que reducen el riesgo de depredación (Martin 1993, Götmark *et al.* 1995, Latif *et al.* 2012). En el Capítulo 5 se halló que la densidad de la vegetación alrededor del nido, la cual podría disminuir la probabilidad de hallazgo por depredadores, no se asocia con la probabilidad de éxito de la nidificación. Los resultados proporcionados en esta tesis apoyarían la idea de que el microclima del nido puede ser una importante presión de selección de sitios de nidificación (Wiebe & Martin 1998). En un ambiente en el que el viento es frecuente, intenso y predominante del oeste y en el que las temperaturas nocturnas pueden ser muy bajas, *E. albiceps* construyó sus nidos preferentemente sobre *Schinus patagonicus* (una planta que puede brindar un buen soporte estructural contra el impacto del viento), en mesohábitats con una cobertura algo superior de esta planta en comparación con sitios aleatorios y orientados hacia el noreste (Capítulo 5). Además, otras características del sitio podrían estar afectando la selección, como por ejemplo el alimento, ya que para algunas especies se ha reportado que las aves seleccionan los sitios de nidificación en base a la abundancia de alimento que hay alrededor del sitio donde construyen el nido (Burke & Nol 1998, Yang *et al.* 2003, Barea 2012). Un sitio de nidificación con abundante alimento puede ayudar también a reducir la depredación

(Zanette *et al.* 2006), dado que es menor el tiempo que los padres están ausentes del nido en búsqueda de alimento, de manera que tienen más tiempo para vigilar y proteger sus nidos ante los depredadores (Rastogi *et al.* 2006). Si bien la abundancia de frutos fue evaluada a escala del área de estudio (Capítulo 4), dada su importancia para la reproducción de *E. albiceps* surge entonces la necesidad de evaluar a futuro cómo la abundancia de frutos en el área alrededor de su nido podría afectar la selección del sitio de nidificación. Por otro lado, en los estudios ornitológicos es común que se considere que una pareja tuvo una reproducción exitosa cuando al menos uno de sus pichones abandonó el nido (Streby *et al.* 2014). A lo largo de esta tesis fue considerado ese criterio. Sin embargo, un evento reproductivo es exitoso recién cuando los volantones que abandonaron el nido sobreviven y logran la independencia del cuidado parental (Streby *et al.* 2014). Algunos de los resultados obtenidos durante el estudio de la nidificación pueden terminar de comprenderse cuando se incluye también la etapa de volantones (*i.e.*, desde la salida del nido hasta la independencia alimentaria) en los análisis (Streby *et al.* 2014). La selección del sitio de nidificación podría estar relacionada con la maximización de la supervivencia de los volantones hasta que alcanzan la independencia alimentaria o podría existir un compromiso entre seleccionar sitios que maximizan la supervivencia de los nidos vs. sitios que maximizan la supervivencia de los volantones (Streby *et al.* 2014). Por lo tanto, el análisis a futuro de esta etapa en *E. albiceps* permitirá determinar la duración de la misma, cuánto sobreviven los volantones y si las características de los sitios que la especie selecciona para nidificar afectan la supervivencia de los volantones, como así también los efectos de otros factores sobre dicha supervivencia (*e.g.*, abundancia de alimento y clima).

En resumen, en esta tesis se brindó información acerca de los determinantes del éxito reproductivo de *E. albiceps* en un área dentro del Bosque Andino Patagónico. Este estudio permitió conocer en detalle la etapa reproductiva de esta especie complementándose al conocimiento de su etapa migratoria, de la cual ya se conocen las rutas migratorias (Bravo *et al.* 2017). A partir de los resultados obtenidos aquí se plantearon otras posibles vías de investigación respecto a aspectos reproductivos y sobre la relación entre la reproducción y el comportamiento migratorio de esta especie. Aún resta conocer qué factores afectan la supervivencia de la especie en sus áreas de reposo reproductivo (*i.e.*, en el Bosque Atlántico, Caatinga y el Cerrado, Bravo *et al.* 2017) y qué factores en aquellos sitios pueden tener un “efecto de arrastre” sobre el éxito reproductivo en el bosque patagónico. Para algunas especies migratorias se ha reportado que una mayor abundancia de alimento en sus sitios de reposo reproductivo adelantó la fecha de inicio de la migración, por lo que las aves llegaron más temprano a sus sitios de reproducción y tuvieron un mayor éxito reproductivo durante la temporada (Norris *et al.* 2004, Saino *et al.* 2004, Rockwell *et al.* 2012). Entonces, la realización de estudios ecológicos de *E. albiceps* en sus áreas de reposo reproductivo y también de manera simultánea con estudios de fechas de arribo y éxito reproductivo en sus áreas de reproducción permitirá comprender de manera completa su ciclo anual en el Neotrópico.

# Referencias bibliográficas

---

- Agresti, A. (2002). *Categorical data analysis*. Wiley, Hoboken, Estados Unidos.
- Ahrens, C. D. (2010). *Essentials of meteorology: an invitation to the atmosphere*. Cengage Learning, Estados Unidos.
- Akresh, M. E., D. R. Ardia y D. I. King (2017). Effect of nest characteristics on thermal properties, clutch size, and reproductive performance for an open-cup nesting songbird. *Avian Biology Research* 10:107–118.
- Alerstam, T. y Å. Lindström. (1990). Optimal bird migration: the relative importance of time, energy and safety. En: *Bird migration: the physiology and ecophysiology* (E. Gwinner, Ed.). pp. 331-351. Springer-Verlag, Berlin, Alemania.
- Alonso, J. A., R. Muñoz-Pulido, L. M. Bautista y J. C. Alonso (1991). Nest-site selection and nesting success in the azure-winged magpie in central Spain. *Bird Study* 38:45–52.
- Altamirano, T. A., J. T. Ibarra, F. Hernández, I. Rojas, J. Laker y C. Bonacic (2012). Hábitos de nidificación de las aves del bosque templado andino de Chile. Fondo de Protección Ambiental, Ministerio del Medio Ambiente. Serie Fauna Australis, Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal, Pontificia Universidad Católica de Chile.
- Amico, G. C. y M. A. Aizen (2005). Dispersión de semillas por aves en un bosque templado de Sudamérica austral: ¿quién dispersa a quién? *Ecología Austral* 15:89–100.
- Anciães, M., T. M. Aguilar, L. O. Leite, D. Andrade, M. Â. Marini y M. Ancia (2012). Nesting Biology of the Yellow-Olive Flatbill (Tyrannidae, Elaeniinae) in Atlantic Forest Fragments in Brazil. *The Wilson Journal of Ornithology* 124:547–557.
- Arai, E., M. Hasegawa y M. Nakamura (2009). Divorce and asynchronous arrival in Barn Swallows *Hirundo rustica*. *Bird Study* 56:411–413.
- Araujo, H. F. P. de, A. H. Vieira-Filho, M. R. de V. Barbosa, J. A. F. Diniz-Filho y J. M. Cardoso da Silva (2017). Passerine phenology in the largest tropical dry forest of South America: effects of climate and resource availability. *Emu - Austral Ornithology* 117:78–91.
- Arena, M. E. y N. Curvetto (2008). *Berberis buxifolia* fruiting: Kinetic growth behavior and evolution of chemical properties during the fruiting period and different growing seasons. *Scientia Horticulturae* 118:120–127.
- Arena, M. E., A. Zuleta, L. Dyner, D. Constenla, L. Ceci y N. Curvetto (2013a). *Berberis buxifolia* fruit growth and ripening: Evolution in carbohydrate and organic acid contents. *Scientia Horticulturae* 158:52–58.
- Arena, M. E., E. Giordani y S. Radice (2013b). Phenological growth and development stages of the native Patagonian fruit species *Berberis buxifolia* Lam. *Journal of Food, Agriculture and Environment* 11:1323–1327.
- Arena, M. E., M. V. Lencinas y S. Radice (2018). Variability in floral traits and reproductive success among and within populations of *Berberis microphylla* G. Forst., an underutilized fruit species. *Scientia Horticulturae* 241:65–73.
- Arlt, D. y T. Pärt (2008). Sex-biased dispersal: A result of a sex difference in breeding site availability. *American Naturalist* 171:844–850.
- Auer, S. A., K. Islam, J. R. Wagner, K. S. Summerville y K. W. Barnes (2016). The diet of Cerulean Warbler (*Setophaga cerulea*) nestlings and adult nest provisioning behaviors in southern Indiana. *The Wilson Journal of Ornithology* 128:573–583.
- Auer, S. K., R. D. Bassar, J. J. Fontaine y T. E. Martin (2007). Breeding biology of passerines in a subtropical montane forest in Northwestern Argentina. *The Condor* 109:321–333.
- de Ayala, R. M., R. Martinelli y N. Saino (2006). Vitamin E supplementation enhances growth and condition of nestling barn swallows (*Hirundo rustica*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60:619–630.
- Badás, E. P., J. Martínez, J. Rivero de Aguilar Cachafeiro, F. Miranda, J. Figuerola y S. Merino (2015). Ageing and reproduction: antioxidant supplementation alleviates telomere loss in wild birds. *Journal of Evolutionary Biology* 28:896–905.

- Bailey, I. E., F. Muth, K. Morgan, S. L. Meddle y S. D. Healy (2015). Birds build camouflaged nests. *The Auk* 132:11–15.
- Bailey, R. E. (1952). The incubation patch of passerine birds. *The Condor* 54:121–136.
- Balenger, S. L., L. Scott Johnson, H. L. Mays y B. S. Masters (2009). Extra-pair paternity in the socially monogamous mountain bluebird *Sialia currucoides* and its effect on the potential for sexual selection. *Journal of Avian Biology* 40:173–180.
- Ball, G. F. y E. D. Ketterson (2008). Sex differences in the response to environmental cues regulating seasonal reproduction in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363:231–246.
- Barea, L. P. (2012). Habitat influences on nest-site selection by the Painted Honeyeater (*Grantiella picta*): Do food resources matter? *Emu* 112:39–45.
- Basso, A. y H. Richner (2015). Predator-specific effects on incubation behaviour and offspring growth in great tits. *PLoS ONE* 10: e0121088.
- Bejarano, V. y A. E. Jahn (2018). Relationship between arrival timing and breeding success of intra-tropical migratory Fork-tailed Flycatchers (*Tyrannus savana*). *Journal of Field Ornithology* 89:109–116.
- Beletsky, L. (2006). *Birds of the world*. Collins, Londres, Reino Unido.
- Beltrán, A. (1997). Caracterización microclimática del Distrito Occidental de la estepa patagónica. Tesis de maestría, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Berkunsky, I., L. N. Segura, R. M. Aramburú, R. A. Ruggera, W. S. Svagelj y J. C. Rebores (2016). Nest survival and predation in Blue-Fronted Parrots Amazona aestiva: effects of nesting behaviour and cavity characteristics. *Ardea* 104:143–151.
- Biondi, L. M., M. S. Bó y M. Favero (2005). Dieta del Chimango (*Milvago chimango*) durante el período reproductivo en el sudeste de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ornitología Neotropical* 16:31–42.
- BirdLife International (2019). Species factsheet: *Elaenia albiceps*. Descargado de <http://www.birdlife.org> el 19 de marzo de 2019.
- Bischeimer, M. V. (2012). Flores de la Patagonia argentina: flores nativas y exóticas presentes en los ambientes cordilleranos y precordilleranos de la Patagonia argentina. Neuquén, Argentina.
- Black J. M., S. Choudhury y M. Owen (1996). Do geese benefit from lifelong monogamy? En: *Partnerships in birds: the study of monogamy* (J. M. Black, Ed.). Pp 91–117. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Block, W. M y L. A. Brennan (1993). The habitat concept in ornithology: theory and applications. En: *Current Ornithology* 11 (D. M. Power, Ed.). Pp 35–91. Plenum Press, Nueva York, Estados Unidos.
- Blondel, J., P. C. Dias, P. Perret, M. Maistre y M. M. Lambrechts (1999). Selection-based biodiversity at a small spatial scale in a low-dispersing insular bird. *Science* 285:1399–1402.
- Borges, F. J. A. y M. Â. Marini (2010). Birds nesting survival in disturbed and protected Neotropical savannas. *Biodiversity and Conservation* 19:223–236.
- Borgmann, K. L. y C. J. Conway (2015). The nest-concealment hypothesis: new insights from a comparative analysis. *The Wilson Journal of Ornithology* 127:646–660.
- Both, C. y M. E. Visser (2001). Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature* 411:296–298.
- Boukhriss, J. y S. Selmi (2018). Effects of temporal factors, nesting microhabitat and nest position on the survival of passerine nests in a Tunisian oasis habitat. *Ostrich* 89:321–328.
- Boulton, R. L., P. Cassey, C. Schipper y M. F. Clarke (2003). Nest site selection by Yellow-faced Honeyeaters *Lichenostomus chrysops*. *Journal of Avian Biology* 34:267–274.
- Bowers, E. K., S. K. Sakaluk y C. F. Thompson (2012). Experimentally increased egg production constrains future reproduction of female house wrens. *Animal Behaviour* 83:495–500.
- Bowman, G. B. y L. D. Harris (1980). Effect of spatial heterogeneity on ground-nest depredation *The Journal of Wildlife Management* 44:806–813.
- Bowman, J. (2003). Is dispersal distance of birds proportional to territory size? *Canadian Journal of Zoology* 81:195–202.
- Braden, G. (1999). Does nest placement affect the fate or productivity of California Gnatcatcher nests? *The Auk* 116:984–993.
- Bravo, S. P., V. R. Cueto y C. A. Gorosito (2017). Migratory timing, rate, routes and wintering areas of White-crested *Elaenia albiceps chilensis*, a key seed

- disperser for Patagonian Forest regeneration. PLoS ONE 12:e0170188.
- Bravo, S. P., V. R. Cueto y G. C. Amico (2015). Do animal–plant interactions influence the spatial distribution of *Aristolelia chilensis* shrubs in temperate forests of southern South America? *Plant Ecology* 216:383–394.
- Briones, R., F. Gárate-Flores y V. Jerez (2012). Insectos de Chile: nativos, introducidos y con problemas de conservación - Guía de Campo. Corporación Chilena de la Madera, Concepción, Chile.
- Briskie, J. V., P. R. Martin y T. E. Martin (1999). Nest predation and the evolution of nestling begging calls. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 266:2153–2159.
- Brouwer, L. y S. C. Griffith (2019). Extra-pair paternity in birds. *Molecular Ecology*, 28:4864–4882.
- Brown, C. E., C. B. Anderson, S. Ippi, M. F. Sherriffs, R. Charlin, S. McGehee y R. Rozzi (2007). The autoecology of the Fío-Fío (*Elaenia albiceps* Lafresnaye & D'Orbigny) in subantarctic forests of the Cape Horn Biosphere Reserve, Chile. *Anales Instituto Patagonia* 35:29–40.
- Bruderer, B. y V. Salewski (2009). Lower annual fecundity in long-distance migrants than in less migratory birds of temperate Europe. *Journal of Ornithology* 150:281–286.
- Bruzzese, C. (2018). Fidelidad al sitio reproductivo, al lugar de nidificación y a la pareja en un ave migratoria: la Tijereta (*Tyrannus savana*). Tesis de licenciatura, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Bukkens, S. G. F. (1997). The nutritional value of edible insects. *Ecology of Food Nutrition* 36:287–319.
- Burger, J. (1982). An overview of proximate factors affecting reproductive success in colonial birds: concluding remarks and summary of panel discussion. *Colonial Waterbirds* 5:58–65.
- Burhans, D. E. y F. R. Thompson III (2001). Relationship of songbird nest concealment to nest fate and flushing behavior of adults. *The Auk* 118:237–242.
- Burke, D. M. y E. Nol (1998). Influence of food abundance, nest-site habitat, and forest fragmentation on breeding Ovenbirds. *The Auk* 115:96–104.
- Burnham, K. P y D. R. Anderson (2002). Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer, Nueva York, Estados Unidos.
- Burton, N. H. K. (2006). Nest orientation and hatching success in the tree pipit *Anthus trivialis*. *Journal of Avian Biology* 37:312–317.
- Burton, N. H. K. (2007). Intraspecific latitudinal variation in nest orientation among ground-nesting passerines: a study using published data. *The Condor* 109:441–446.
- Canevari, M. y O. Vaccaro (2007). Guía de mamíferos del sur de América del Sur. L.O.L.A., Buenos Aires, Argentina.
- Capllonch, P., M. Alvarez y P. Blendinger (2011). Sobre la migración de *Elaenia albiceps chilensis* (Aves: Tyrannidae) en Argentina. *Acta zoológica lilloana* 55:229–246.
- Cardillo, M. (2002). The life-history basis of latitudinal diversity gradients: How do species traits vary from the poles to the equator? *Journal of Animal Ecology* 71:79–87.
- Caro, S. P., A. Charmantier, M. M. Lambrechts, J. Blondel, J. Balthazard y T. D. Williams (2009). Local adaptation of timing of reproduction: females are in the driver's seat. *Functional Ecology* 23:172–179.
- Carpio, A. J., J. C. Castro-Caro y F. S. Tortosa (2016). The influence of nest density on nest predation in Olive Groves depends on habitat features. *Ardeola* 63:237–250.
- Cavallero, L., E. Raffaele y M. A. Aizen (2013). Birds as mediators of passive restoration during early post-fire recovery. *Biological Conservation* 158:342–350.
- Chapa-Vargas, L. y S. K. Robinson (2007). Nesting success of Acadian Flycatchers (*Empidonax Virescens*) in floodplain forest corridors. *The Auk* 124:1267–1280.
- Chattopadhyay, B., K. M. Garg, C. Y. Gwee, S. V. Edwards y F. E. Rheindt (2017). Gene flow during glacial habitat shifts facilitates character displacement in a Neotropical flycatcher radiation. *BMC Evolutionary Biology* 17:210.
- Chmura, H. E., J. C. Wingfield y T. P. Hahn (2020). Non-photoc environmental cues and avian reproduction in an era of global change. *Journal of Avian Biology* 51:e02243.
- Chmura, H. E., S. L. Meddle, J. C. Wingfield y T. P. Hahn (2017). Effects of a social cue on reproductive development and pre-alternate molt in seasonally breeding migrant and resident female songbirds (*Zonotrichia leucophrys*). *Journal of Experimental Biology* 220:2947–2956.

- Cimadam, A., A. Ulloa, P. Meidl, M. Zöttl, E. Zöttl, B. Fessl, E. Nemeth, M. Dvorak, F. Cunninghame y S. Tebbich (2014). Invasive parasites, habitat change and heavy rainfall reduce breeding success in Darwin's finches. *PLoS ONE* 9:e107518.
- Cockburn, A. (2006). Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273:1375–1383.
- Colombelli-Négre, D. y S. Kleindorfer (2009). Nest height, nest concealment, and predator type predict nest predation in superb fairy-wrens (*Malurus cyaneus*). *Ecological Research* 24:921–928.
- Conkling, T. J., J. L. Belant, T. L. Devault, G. Wang y J. A. Martin (2015). Assessment of variation of nest survival for grassland birds due to method of nest discovery. *Bird Study* 62:223–231.
- Conover, M. R. (2007). *Predator-prey dynamics: the role of olfaction*. CRC Press – Taylor & Francis Group, Boca Ratón (FL), Estados Unidos.
- Conrey, R. Y., S. K. Skagen, A. A. Yackel Adams y A. O. Panjabi (2016). Extremes of heat, drought and precipitation depress reproductive performance in shortgrass prairie passerines. *Ibis* 158:614–629.
- Cooper, C. B. y M. A. Voss (2013). Avian incubation patterns reflect temporal changes in developing clutches. *PLoS ONE* 8:e65521.
- Cox, W. A., F. R. Thompson y J. L. Reidy (2013). The effects of temperature on nest predation by mammals, birds, and snakes. *The Auk* 130:784–790.
- Crampton, L. H. y J. S. Sedinger (2011). Nest-habitat selection by the Phainopepla: congruence across spatial scales but not habitat types. *The Condor* 113:209–222.
- Crawley, M. J. (2007). *The R Book*. Wiley, Chichester, Inglaterra.
- Cueto, V. R. (2006). Escalas en ecología: su importancia para el estudio de la selección de hábitat en aves. *Hornero* 21:1–13.
- Cueto, V. R. y C. A. Gorosito (2018). Seasonal changes in bird assemblages of a forest-steppe ecotone in North Patagonia. *Ornitología Neotropical* 29:349–358.
- Cueto, V. R., M. C. Sagario y J. Lopez De Casenave (2016). Do migrating White-crested Elaenia, *Elaenia albiceps chilensis*, use stop-over sites en route to their breeding areas? Evidence from the central Monte desert, Argentina. *Emu* 116:301–304.
- Cueto, V. R., S. P. Bravo, N. Trujillo-Arias y G. S. Cabanne (2015). Sex determination by morphometry of adult white-crested Elaenia (*Elaenia albiceps chilensis*). *Revista Brasileira de Ornitologia* 23:18–24.
- Culina, A., R. Radersma y B. C. Sheldon (2015). Trading up: the fitness consequences of divorce in monogamous birds. *Biological Reviews* 90:1015–1034.
- Damascos, M. A., M. Arribere, M. Svriz y D. Bran (2008). Fruit mineral contents of six wild species of the North Andean Patagonia, Argentina. *Biological Trace Element Research* 125:72–80.
- Davies, S., T. Cros, D. Richard, S. L. Meddle, K. Tsutsui y P. Deviche (2015). Food availability, energetic constraints and reproductive development in a wild seasonally breeding songbird. *Functional Ecology* 29:1421–1434.
- Dawson R. D., C. C. Lawrie y E. L. O'Brien (2005). The importance of microclimate variation in determining size, growth and survival of avian offspring: experimental evidence from a cavity nesting passerine. *Oecologia* 144:499–507.
- Dawson, R. D. y M. T. Bidwell (2005). Dietary calcium limits size and growth of nestling Tree swallows *Tachycineta bicolor* in a non-acidified landscape. *Journal of Avian Biology* 36:127–134.
- Debandi, G. (1999). Dinámica de la comunidad de artrópodos asociados a *Larrea* (Zigophyllaceae). Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata, Argentina.
- Decker, K. L., C. J. Conway y J. J. Fontaine (2012). Nest predation, food, and female age explain seasonal declines in clutch size. *Evolutionary Ecology* 26:683–699.
- Deeming, D. C. y T. W. Pike (2013). Embryonic growth and antioxidant provision in avian eggs. *Biology Letters* 9:20130757.
- Dehn, M. M. (1990). Vigilance for predators: detection and dilution effects. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26:337–342.
- Delhey, K., M. Carrizo, B. Mahler y A. Peters (2017). Complex nest decorations of a small brown bird in the Pampas. *Frontiers in Ecology and the Environment* 15:406–407.
- DeSante, D. F., D. R. Kaschube y J. F. Saracco (2015). Vital rates of North American landbirds. The Institute for Bird Populations: [www.vitalratesofnorthamericanlandbirds.org](http://www.vitalratesofnorthamericanlandbirds.org)

- Dhondt, A. A. y F. Adriaensen (1994). Causes and effects of divorce in the Blue Tit *Parus caeruleus*. *Journal of Animal Ecology* 63:979–987.
- Dhondt, A. A., T. L. Kast y P. E. Allen (2002). Geographical differences in seasonal clutch size variation in multi-brooded bird species. *Ibis* 144:646–651.
- Di Giacomo, A. S. (2010). Ecología y conservación del Yetapá de collar (*Alectrurus risora*, Tyrannidae). Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Díaz, M., J. C. Illera y J. C. Atienza (1998). Food resource matching by foraging tits *Parus* spp. during spring-summer in a Mediterranean mixed forest; evidence for an ideal free distribution. *Ibis* 140:654–660.
- Dillon, K. G. y C. J. Conway (2018). Nest predation risk explains variation in avian clutch size. *Behavioral Ecology* 29:301–311.
- Dimitri, M. J., R. F. J. Leonardis y J. S. Biloni (1997). El nuevo libro del árbol (Tomo I): Especies forestales de la Argentina occidental. El Ateneo, Buenos Aires, Argentina.
- Diniz, P., D. M. Ramos y N. Chemin (2013). Breeding biology of Coal-crested Finches. *The Wilson Journal of Ornithology* 125:592–599.
- Dinsmore, S. J. y J. J. Dinsmore (2007). Modeling avian nest survival in program MARK. *Studies in Avian Biology* 34:73–83.
- Dinsmore, S. J., G. C. White y F. L. Knopf (2002). Advanced techniques for modeling avian nest survival. *Ecology* 83:3476–3488.
- Dodge, Y. (2003). *The Oxford Dictionary of Statistical Terms*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Dodonov, P., I. T. Paneczko y M. Telles (2017). Edge, height and visibility effects on nest predation by birds and mammals in the Brazilian cerrado. *Acta Oecologica* 83:56–64.
- Donoso, C. y J. Wendler (1985). Antecedentes fenológicos y genecológicos de *Maytenus boaria*. *Bosque* 6:93–99.
- Dreitz, V. J., R. Y. Conrey y S. K. Skagen (2012). Drought and cooler temperatures are associated with higher nest survival in Mountain Plovers. *Avian Conservation and Ecology* 7:6.
- Drent, R. H. y S. Daan (1980). The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68:225–252.
- Dubois, F. y F. Cézilly (2002). Breeding success and mate retention in birds: a meta-analysis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52:357–364.
- Duca, C., W. A. Brunelli y P. F. Doherty (2019). Predator search image and the dilution effect: When is the best time to nest? *Auk* 136:1–7.
- Dukas, R. (2002). Behavioural and ecological consequences of limited attention. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 357:1539–1547.
- Dunn, P. O. y D. W. Winkler (2010). Effects of climate change on timing of breeding and reproductive success in birds. En: *Effects of climate change on birds* (A. P. Moller, W. Fiedler y P. Berthold, Eds.). Pp 113–127. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Dzendoletas, M. A, M. Havrylenko y E. Crivelli (2003). Fenología de plantas en Puerto Blest, Parque Nacional Nahuel Huapi, Patagonia, Argentina. *Ecología* 17:87–98.
- Ens Choudhury, S. (1995). Divorce in birds: a review of the hypotheses. *Animal Behaviour* 50:413–429.
- Evans, K. L., D. I. Leech, Q. P. C. Humphrey, J. Greenwood y K. J. Gaston (2009). Latitudinal and seasonal patterns in clutch size of some single-brooded British birds. *Bird Study* 56:75–85.
- Ezcurra, C., A. C. Premoli, C. P. Souto, M. A. Aizen, M. Albertman, P. Mathiasen, M. C. Acosta y P. Quiroga (2014). La vegetación de la región andino-patagónica tiene su historia. En: *Ecología e historia natural de la Patagonia andina: un cuarto de siglo de investigación en biogeografía, ecología y conservación* (E. Raffaele, M. de Torres Curth, C. L. Morales & T. Kitzberger, Eds.). Pp 19–36. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.
- Faaborg, J. y W. J. Arendt (1995). Survival rates of Puerto Rican birds: are islands really that different? *The Auk* 112:503–507.
- Farnsworth, G. L. y T. R. Simons (2001). How many baskets? Clutch sizes that maximize annual fecundity of multiple-brooded birds. *The Auk* 118:973–982.
- Fecchio, A., J. A. Bell, M. Bosholn, J. A. Vaughan, V. V. Tkach, H. L. Lutz, V. R. Cueto, C. A. Gorosito, D. González-Acuña,

- C. Stromlund, D. Kvasager, et al. (2020). An inverse latitudinal gradient in infection probability and phylogenetic diversity for Leucocytozoon blood parasites in New World birds. *Journal of Animal Ecology* 89:423–435.
- Fecchio, A., J. A. Bell, R. B. P. Pinheiro, V. R. Cueto, C. A. Gorosito, H. L. Lutz, M. G. Gaiotti, L. V. Paiva, L. F. França, G. Toledo-Lima, M. Tolentino, et al. (2019). Avian host composition, local speciation and dispersal drive the regional assembly of avian malaria parasites in South American birds. *Molecular Ecology* 28:2681–2693.
- Fernández, G. J. y N. M. Duré Ruiz (2007). Éxito reproductivo y productividad del chingolo (*Zonotrichia capensis*) en un área de monte de la provincia de buenos aires (Argentina). *Ornitología Neotropical* 18:481–492.
- Filliater, T. S., R. Breitwisch y P. M. Nealen (1994). Predation on Northern Cardinal nests: Does choice of nest site matter? *The Condor* 96:761–768.
- Fitzpatrick, J. (2019). Tyrant-flycatchers (Tyrannidae). En: *Handbook of the Birds of the World Alive* (J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie & E. de Juana, Eds.). Lynx Edicions, Barcelona, España. Obtenido de <https://www.hbw.com/node/52297> el 08 de marzo de 2019.
- Fitzpatrick, J. W. (2004). Family Tyrannidae (tyrant-flycatchers). En: *Handbook of the Birds of the World* (volumen 9): Cotingas to Pipits and Wagtails (J. del Hoyo, A. Elliott & D. A. Christie, Eds.). Pp 170–462. Lynx Edicions, Barcelona, España.
- Fitzpatrick, W. (1980). Foraging behavior of neotropical tyrant flycatchers. *The Condor* 82:43–57.
- Fontaine, J. J. y T. E. Martin (2006). Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. *Ecology Letters* 9:428–434.
- França, L. F. y M. Â. Marini (2009). Low and variable reproductive success of a neotropical tyrant-flycatcher, Chapada Flycatcher (*Suiriri islerorum*). *Emu* 109:265–269.
- Freitas, M. S. y M. R. Francisco (2012). Reproductive life history traits of the Yellowish Pipit (*Anthus lutescens*). *The Wilson Journal of Ornithology* 124:119–126.
- Fu, Y., B. Chen, S. D. Dowell y Z. Zhang (2016). Nest predators, nest-site selection and nest success of the Emei Shan *Liocichla* (*Liocichla omeiensis*), a vulnerable babbler endemic to southwestern China. *Avian Research* 7:18.
- Ghalambor, C. K. y T. E. Martin (2001). Fecundity-survival trade-offs and parental risk-taking in birds. *Science* 292:494–497.
- Gill, F. y D. Donsker (Eds). 2020. IOC World Bird List (v10.1). Obtenido de <http://www.worldbirdnames.org> el 27 de abril de 2020.
- Gilsenan, C., M. Valcu y B. Kempenaers (2017). Difference in arrival date at the breeding site between former pair members predicts divorce in blue tits. *Animal Behaviour* 133:57–72.
- Gladbach, A., D. J. Gladbach y P. Quillfeldt (2010). Seasonal clutch size decline and individual variation in the timing of breeding are related to female body condition in a non-migratory species, the Upland Goose *Chloephaga picta leucoptera*. *Journal of Ornithology* 151:817–825.
- Gómez-Serrano, M. Á. y P. López-López (2017). Deceiving predators: linking distraction behavior with nest survival in a ground-nesting bird. *Behavioral Ecology* 28:260–269.
- Gönc, R. L. (2013). Estudio de la estructura de las comunidades de artrópodos asociados a Nírantales (*Nothofagus antarctica*) del Centro-Oeste de la provincia de Chubut, Patagonia Argentina, sometidos a diferentes tipos de impacto ambiental. Tesis doctoral, Universidad Nacional de la Plata, Argentina.
- Gonzalez, E. (2019). Efecto de las características físicas del hábitat sobre el éxito reproductivo de cuatro especies de aves que utilizan los talares bonaerenses como sitio de nidificación. Tesis doctoral, Universidad de la Plata, Argentina.
- Götmark, F., D. Blomqvist, O. C. Johansson y J. Bergkvist (1995). Nest site selection: a trade-off between concealment and view of the surroundings? *Journal of Avian Biology* 26:305–312.
- Graham, S. (2010). *Essential Ornithology*. Oxford University Press, Nueva York, Estados Unidos.
- Grande J. M., D. Serrano, G. Tavecchia, M. Carrete, O. Ceballos, R. Díaz-Delgado, J. L. Tella y J. A. Donázar (2009). Survival in a long-lived territorial migrant: effects of life-history traits and ecological conditions in wintering and breeding areas. *Oikos* 118:580–590.

- Grant, T. A. y T. L. Shaffer (2012). Time-specific patterns of nest survival for ducks and passerines breeding in North Dakota. *The Auk* 129:319–328.
- Grant, T. A., T. L. Shaffer, E. M. Madden y P. J. Pietz (2005). Time-specific variation in passerine nest survival: new insights into old questions. *The Auk* 122:661–672.
- Graveland, J. y T. Gijzen (1994). Arthropods and seeds are not sufficient as calcium sources for shell formation and skeletal growth in passerines. *Ardea* 55:299–314.
- Greeney, H. F. y K. S. Sheldon (2019). The nest, eggs, and nestling of Coopmans's Elaenia *Elaenia brachyptera* (Tyrannidae). *Revista Ecuatoriana de Ornitología* 5:40–51.
- Greenwood, P. J. y P. H. Harvey (1982). The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:1–21.
- Griffith, S. C., I. P. F. Owens y K. A. Thuman (2002). Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Molecular ecology* 11:2195–2212.
- Guerra Navarro, C. I. (2016). Comportamiento de alimentación de las aves insectívoras del desierto del Monte central: aspectos espaciales y temporales. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Guilherme, J. L., R. J. Burnside, N. J. Collar y P. M. Dolman (2018). Consistent nest-site selection across habitats increases fitness in Asian Houbara. *The Auk* 135:192–205.
- Gutzwiller, K. J. (1990). Minimizing dog-induced biases in game bird research. *Wildlife Society Bulletin* 18:351–356.
- Haff, T. M. y R. D. Magrath (2011). Calling at a cost: elevated nestling calling attracts predators to active nests. *Biology Letters* 7:493–495.
- Hahn, T. P. (1995). Integration of photoperiodic and food cues to time changes in reproductive physiology by an opportunistic breeder, the Red Crossbill, *Loxia curvirostra* (Aves: Carduelinae). *Journal of Experimental Zoology* 272:213–226.
- Hanssen, S. A., D. Hasselquist, I. Folstad y K. E. Erikstad (2005). Cost of reproduction in a long-lived bird: Incubation effort reduces immune function and future reproduction. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272:1039–1046.
- Harmáčková, L. y V. Remeš (2017). The evolution of clutch size in Australian songbirds in relation to climate, predation, and nestling development. *Emu – Austral Ornithology* 117:333–343.
- Harper, E. J. y N. D. Skinner (1998). Clinical nutrition of small psittacines and passerines. *Seminars in Avian and Exotic Pet Medicine* 7:116–127.
- Hartman, C. A. y L. W. Oring (2003). Orientation and microclimate of Horned Lark nests: the importance of shade. *The Condor* 105:158.
- Haskell, D. (1994). Experimental evidence that nestling begging behaviour incurs a cost due to nest predation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 257:161–164.
- Hau, M., M. Wikelski y J. C. Wingfield (2000). Visual and nutritional food cues fine-tune timing of reproduction in a neotropical rainforest bird. *Journal of Experimental Zoology* 286:494–504.
- Heenan, C. B. y R. S. Seymour (2012). The effect of wind on the rate of heat loss from avian cup-shaped nests. *PLoS ONE* 7: e32252.
- Herrera, L. G., K. A. Hobson, P. Hernández y M. Rodríguez (2005). Quantifying differential responses to fruit abundance by two rainforest birds using long-term isotopic monitoring. *The Auk* 122:783–792.
- Hinks, A. E., E. F. Cole, K. J. Daniels, T. A. Wilkin, S. Nakagawa y B. C. Sheldon (2015). Scale-dependent phenological synchrony between songbirds and their caterpillar food source. *American Naturalist* 186:84–97.
- Hodges, C. J., E. K. Bowers, C. F. Thompson y S. K. Sakaluk (2015). Cascading costs of reproduction in female house wrens induced to lay larger clutches. *Journal of Evolutionary Biology* 28:1383–1393.
- Hoffman, D. y M. M. Krügel (2007). Biología reproductiva de *Elaenia spectabilis* Pelzeln, 1868 (Aves, Tyrannidae) no município de Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Ornitologia* 15:453–456.
- Hoffman, D. y M. Rodrigues (2011). Breeding biology and reproductive success of *Polystictus superciliaris* (Aves: Tyrannidae), an uncommon tyrant-flycatcher endemic to the highlands of eastern Brazil. *Zoologia* 28:305–311.
- Hoffmann, D. y M. M. Krügel (2007). Biología reproductiva de *Elaenia spectabilis* Pelzeln, 1868 (Aves, Tyrannidae) no município de Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Ornitologia* 15:453–456.

- Hosner, P. (2019). White-crested Elaenia (*Elaenia albiceps*). En: Handbook of the Birds of the World Alive (J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie & E. de Juana, Eds.). Lynx Edicions, Barcelona, España. Obtenido de <https://www.hbw.com/node/57145> el 13 de marzo de 2019.
- Howlett, J. S. y B. J. Stutchbury (1996). Nest concealment and predation in Hooded Warblers: experimental removal of nest cover. *The Auk* 113:1–9.
- Hoyt, D. F. (1979). Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *The Auk* 96:73–77.
- Høyvik Hilde, C., C. Pélabon, L. Guéry, G. W. Gabrielsen y S. Descamps (2016). Mind the wind: microclimate effects on incubation effort of an arctic seabird. *Ecology and Evolution* 6:1914–1921.
- Husby, M. (2019). Nestling begging calls increase predation risk by corvids. *Animal Biology* 69:137–155.
- Ibáñez-Álamo, J. D., O. Sanllorente, L. Arco, y M. Soler (2013). Does nest predation risk induce parent birds to eat nestlings' fecal sacs? An experimental study. *Annales Zoologici Fennici* 50:71–78.
- Ibáñez-álamo, J. D., R. D. Magrath, J. C. Oteyza, A. D. Chalfoun, T. M. Haff, K. A. Schmidt, R. L. Thomson y T. E. Martin (2015). Nest predation research: recent findings and future perspectives. *Journal of Ornithology* 156:S247–S262.
- Iglesias, A., A. E. Artabe y E. M. Morel (2011). The evolution of Patagonian climate and vegetation from the Mesozoic to the present. *Biological Journal of the Linnean Society* 103:409–422.
- Ippi, S., C. B. Anderson, R. Rozzi y C. S. Elphick (2009). Annual variation of abundance and composition in forest bird assemblages on Navarino Island, Cape Horn Biosphere Reserve, Chile. *Ornitología Neotropical* 20:231–245.
- Jahn, A. E. y V. R. Cueto (2012). The potential for comparative research across New World bird migration systems. *Journal of Ornithology* 153:199–205.
- Jahn, A. E., D. T. Tuero, A. M. Mamani, V. Bejarano, D. A. Masson y E. Aguilar (2014). Drivers of clutch-size in Fork-tailed Flycatchers (*Tyrannus savana*) at temperate and tropical latitudes in South America. *Emu* 114:337–342.
- Jara, R. F., R. D. Crego, F. J. Arellano, T. A. Altamirano, J. T. Ibarra, R. Rozzi y J. E. Jiménez (2019). Breeding strategies of open-cup-nesting birds in sub-Antarctic forests of Navarino Island, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 92:2.
- Jedlikowski, J. y M. Brambilla (2017). The adaptive value of habitat preferences from a multi-scale spatial perspective: Insights from marsh-nesting avian species. *PeerJ* 5: e3164.
- Jedlikowski, J., P. Chibowski, T. Karasek y M. Brambilla (2016). Multi-scale habitat selection in highly territorial bird species: Exploring the contribution of nest, territory and landscape levels to site choice in breeding rallids (Aves: Rallidae). *Acta Oecologica* 73:10–20.
- Jeschke, J. M., M. Kopp y R. Tollrian (2002). Predator functional responses: Discriminating between handling and digesting prey. *Ecological Monographs* 72:95–112.
- Jetz, W., C. H. Sekercioglu y K. Böhning-Gaese (2008). The worldwide variation in avian clutch size across species and space. *Plos Biology* 6:e303.
- Jiménez, J. E. (2000). Effect of sample size, plot size, and counting time on estimates of avian diversity and abundance in a Chilean rainforest. *Journal of Field Ornithology* 71:66–87.
- Jimenez, N. y J. E. Oliver (2005) South America, Climate of. En: *Encyclopedia of World Climatology. Encyclopedia of Earth Sciences Series* (J. E. Oliver, Ed.). Pp 673–679. Springer, Dordrecht, Holanda.
- Jobbágy, E. G., J. M. Paruelo y R. J. C. León (1995). Estimación del régimen de precipitación a partir de la distancia a la cordillera en el noroeste de la Patagonia. *Ecología* 5:47–53.
- Jones, J. (2001). Habitat selection studies in avian ecology: a critical review. *The Auk* 118:557–562.
- Jones, T. y W. Cresswell (2010). The phenology mismatch hypothesis: are declines of migrant birds linked to uneven global climate change? *Journal of Animal Ecology* 79:98–108.
- Khoury, F., M. Janaydeh y A. R. Al-Hmoud (2009). Nest placement and nesting success in two finch species colonizing a recently established plantation in an arid region. *Journal of Ornithology* 150:29–37.
- Kilgo, J. C., R. A. Sargent, B. R. Chapman y K. V. Miller (1996). Nest-site selection by Hooded Warblers in bottomland hardwoods of South Carolina. *Wilson Bulletin* 108:53–60.

- Kingma, S. A., M. L. Hall, E. Arriero y A. Peters (2010). Multiple benefits of cooperative breeding in purplecrowned fairy-wrens: a consequence of fidelity? *Journal of Animal Ecology* 79:757–768.
- Kitzberger, T. (2012). Ecotones as complex arenas of disturbance, climate, and human impacts: the trans-Andean forest-steppe ecotone of northern Patagonia. En: *Ecotones between forest and grassland* (R. W. Myser, Ed.). Pp 59–88. Springer, Nueva York, Estados Unidos.
- Kitzberger, T. y T. T. Veblen (1999). Fire-induced changes in northern Patagonian landscapes. *Landscape Ecology* 14:1–15.
- Kitzberger, T. y T. T. Veblen (2003). Influences of climate on fire in Northern Patagonia, Argentina. En: *Fire and climatic change in temperate ecosystems of the Western Americas* (T. T. Veblen, W. L. Baker, G. Montenegro, T. W. Swetnam, Eds.). Pp 296–321. Springer, Nueva York, Estados Unidos.
- Kitzberger, T., A. Perez, G. Iglesias, A. C. Premoli y T. T. Veblen (2000). Distribución y estado de conservación del alerce (*Fitzroya cupressoides* (Mol.) Johnst.) en Argentina. *Bosque* 21:79–89.
- Klaassen, R. H. G., M. Hake, R. Strandberg, B. J. Koks, C. Trierweiler, K-M Exo, F. Bairlein y T. Alerstam (2014). When and where does mortality occur in migratory birds? Direct evidence from long-term satellite tracking of raptors. *Journal of Animal Ecology* 83:176–184.
- Koenig, W. D. (1982). Ecological and social factors affecting hatchability of eggs. *The Auk* 99:526–536.
- Koutsos, E. A. (2012). General principles of nutrition for the newly hatched chick. *Veterinary Clinics of North America - Exotic Animal Practice* 15:195–204.
- Kozma, J. M., L. M. Burkett, A. J. Kroll, J. Thornton y N. E. Mathews (2017). Factors associated with nest survival of Black-throated Sparrows, desert-breeding nest-site generalists. *Journal of Field Ornithology* 88:274–287.
- Krama, T. y I. Krams (2005). Cost of mobbing call to breeding pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Behavioral Ecology* 16:37–40.
- Kroll, A. J. y J. B. Haufler (2009). Age and clutch size variation in dusky flycatcher nest survival. *Journal of Ornithology* 150:409–417.
- Kurki, S., P. Helle, H. Lindén, A. Nikula y H. Linden (1997). Breeding success of black grouse and capercaillie in relation to mammalian predator densities on two spatial scales. *Oikos* 79:301–310.
- Lack, D. (1954). *The natural regulation of animal numbers*. Oxford University Press, Nueva York, Estados Unidos.
- Lambrechts, M. M. y M. E. Visser (1999). Proximate aspects of the timing of reproduction. En: *Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress* (N. J. Adams & R. H. Slotow, Eds.). Pp 231–233. BirdLife South Africa, Johannesburgo, Sudáfrica.
- Latif, Q. S., S. K. Heath y J. T. Rotenberry (2012). How avian nest site selection responds to predation risk: Testing an “adaptive peak hypothesis”. *Journal of Animal Ecology* 81:127–138.
- Lautenbach, J. M., D. A. Haukos, D. S. Sullins, C. A. Hagen, J. D. Lautenbach, J. C. Pitman, R. T. Plumb, S. G. Robinson y J. D. Kraft (2019). Factors influencing nesting ecology of lesser prairie-chickens. *Journal of Wildlife Management* 83:205–215.
- Lazo, I., y J. Anabalón (1991). Nesting of the common diuca finch in the central Chilean scrub. *The Wilson bulletin* 103:143–146.
- Lediuk, K. D., M. A. Damascos, J. G. Puntieri y M. Svriz (2014). Differences in phenology and fruit characteristic between invasive and native woody species favor exotic species invasiveness. *Plant Ecology* 215:1455–1467.
- Lepage, D. y P. Lloyd (2004). Avian clutch size in relation to rainfall seasonality and stochasticity along an aridity gradient across South Africa. *Ostrich* 75:259–268.
- Liebezeit, J. R. y T. L. George (2002). Nest predators, nest-site selection, and nesting success of the Dusky Flycatcher in a managed ponderosa pine forest. *The Condor* 104:507–517.
- Lima, S. L. (2009). Predators and the breeding bird: Behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological Reviews* 84:485–513.
- Llambías, P. E., M. E. Carro y G. J. Fernández (2015). Latitudinal differences in life-history traits and parental care in northern and southern temperate zone House Wrens. *Journal of Ornithology* 156:933–942.
- Llambías, P. E., P. S. Garrido, M. M. Jefferies y G. J. Fernández (2018). Social mating system, male parental care contribution and life history traits of a southern Sedge Wren (*Cistothorus platensis platensis*) population: a comparison with northern

- Sedge Wrens (*Cistothorus platensis stellaris*). *Journal of Ornithology* 159:221–231.
- Lloyd, J. D. y T. E. Martin (2004). Nest-site preference and maternal effects on offspring growth. *Behavioral Ecology* 15:816–823.
- Lombardo, M. P., R. M. Bosman, C. A. Faro, S. G. Houtteman y T. S. Kluisza (1995). Effect of feathers as nest insulation on incubation behavior and reproductive performance of Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *The Auk* 112:973–981.
- Lopes, L. E., H. J. Cardoso Peixoto y D. Hoffmann (2013). Notas sobre a biologia reprodutiva de aves brasileiras. *Atualidades Ornitológicas On-line* 171:33–49.
- Lozada, M., N. Guthmann y N. Baccala (2000). Microhabitat selection of five sigmodontine rodents in a forest-steppe transition zone in northwestern Patagonia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 35:85–90.
- Ludvig, E., L. Vanicsek, J. Torok y T. Csorgo (1995). The effect of nest-height on the seasonal pattern of breeding success in blackbirds *Turdus merula*. *Ardea* 83:411–418.
- MacDonald, E. C., A. F. Camfield, M. Martin, S. Wilson y K. Martin (2015). Nest-site selection and consequences for nest survival among three sympatric songbirds in an alpine environment. *Journal of Ornithology* 157:393–405.
- Magaña, M., J. C. Alonso, C. A. Martín, L. M. Bautista y B. Martín (2010). Nest-site selection by Great Bustards *Otis tarda* suggests a trade-off between concealment and visibility. *Ibis* 152:77–89.
- Mainwaring, M. C., D. C. Deeming, C. I. Jones y I. R. Hartley (2014). Adaptive latitudinal variation in Common Blackbird *Turdus merula* nest characteristics. *Ecology and Evolution* 4:851–861.
- Mainwaring, M. C., I. R. Hartley, S. Bearhop, K. Brulez, C. R. du Feu, G. Murphy, K. E. Plummer, S. L. Webber, S. James Reynolds y D. C. Deeming (2012). Latitudinal variation in blue tit and great tit nest characteristics indicates environmental adjustment. *Journal of Biogeography* 39:1669–1677.
- Marín, M. (2015). Biología reproductiva e historia natural del Zorzal (*Turdus falcklandii*) en Chile central. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 64:81–89.
- Marini, M. A. (1997). Predation-mediated bird nest diversity: an experimental test. *Canadian Journal of Zoology* 75:317–323.
- Marini, M. Â. y M. E. Weale (1997). Density- and frequency-dependent predation of artificial bird nests. *Biological Journal of the Linnean Society* 62:195–208.
- Marini, M. Â., N. Sousa, F. Borges y M. Silveira (2009). Biología reproductiva de *Elaenia cristata* (Aves: Tyrannidae) em cerrado do Brasil central. *Neotropical Biology and Conservation* 4:3–12.
- Marini, M. Â., S. S. Rodrigues, M. B. Silveira y H. F. Greeney (2012). Reproductive biology of *Synallaxis albescens* (Aves: Furnariidae) in the cerrado of central Brazil. *Biota Neotropica* 12:266–269.
- Marques-Santos, F., T. V. Braga, U. Wischhoff y J. J. Roper (2015). Breeding biology of passerines in the subtropical brazilian atlantic forest. *Ornitología Neotropical* 26:363–374.
- Martin, G. M. y D. E. U. Sauthier (2011). Observations on the captive behavior of the rare Patagonian opossum *Lestodelphys halli* (Thomas, 1921) (Marsupialia, Didelphimorphia, Didelphidae). *Mammalia* 75:281–286.
- Martin, J. M., L. C. Branch, R. N. Raid y S. C. Becheler (2010). Temporal instability of agricultural habitat reduces reproductive success of Barn Owls (*Tyto alba*). *The Auk* 127:909–916.
- Martin, T. E. (1987). Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual review of ecology and systematics* 18:453–487.
- Martin, T. E. (1992). Interaction of Nest Predation and Food Limitation in Reproductive Strategies. En: *Current Ornithology* 9 (D. M. Power, Ed.). Pp 163–197. Springer, Nueva York, Estados Unidos.
- Martin, T. E. (1993). Nest predation and nest sites: new perspectives on old patterns. *BioScience* 43:523–532.
- Martin, T. E. (1996). Life history evolution in tropical and south temperate birds: what do we really know? *Journal of Avian Biology* 27:263–272.
- Martin, T. E. (2004). Avian life-history evolution has an eminent past: does it have a bright future? *The Auk* 121:289–301.
- Martin, T. E. (2015). Age-related mortality explains life history strategies of tropical and temperate songbirds. *Science* 28:966–970.

- Martin, T. E. y G. R. Geupel (1993). Nest-monitoring plots: methods for locating nests and monitoring success. *Journal of Field Ornithology* 64:507–519.
- Martin, T. E., P. R. Martin, C. R. Olson, B. J. Heidinger y J. J. Fontaine (2000a). Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science* 287:1482–1485.
- Martin, T. E., J. Scott y C. Menge (2000b). Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 267:2287–2293.
- Marzal, A., F. De Lope, C. Navarro y A. P. Møller (2005). Malarial parasites decrease reproductive success: an experimental study in a passerine bird. *Oecologia* 142:541–545.
- Massoni, V., F. Bulit y J. C. Reboreda (2007). Breeding biology of the White-rumped Swallow *Tachycineta leucorrhoa* in Buenos Aires Province, Argentina. *Ibis* 149:10–17.
- Matteucci, S. D. (2012). Ecorregión Bosques Patagónicos. En: *Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos* (J. Morello, S. D. Matteucci, A. F. Rodríguez & M. Silva, Eds.). Pp 489–547. Orientación Gráfica Editora, Buenos Aires, Argentina.
- Mazia, C. N., E. J. Chaneton, T. Kitzberger y L. A. Garibaldi (2009). Variable strength of top-down effects in *Nothofagus* forests: Bird predation and insect herbivory during an ENSO event. *Austral Ecology* 34:359–367.
- Mazzuca, M., S. Miscoria, E. Rost y V. Balzaretto (2005). Fatty acids and sterols in seeds from wild species of *Berberis* in Argentine Patagonia. *Anales de la Asociación Química Argentina* 93:241–246.
- McGarigal, K., H. Y. Wan, K. A. Zeller, B. C. Timm y S. A. Cushman (2016). Multi-scale habitat selection modeling: a review and outlook. *Landscape Ecology* 31:1161–1175.
- McKellar, A. E., P. P. Marra y L. M. Ratcliffe (2013). Starting over: experimental effects of breeding delay on reproductive success in early-arriving male American redstarts. *Journal of Avian Biology* 44:495–503.
- Medeiros, R. de C. S. de y M. Â. Marini (2007). Biología reproductiva de *Elaenia chiriquensis* (Lawrence) (Aves, Tyrannidae) em Cerrado do Brasil Central. *Revista Brasileira de Zoologia* 24:12–20.
- Medlin, E. C. y T. S. Risch (2006). An experimental test of snake skin use to deter nest predation. *The Condor* 108:963–965.
- Meijer, T. y R. Drent (2008). Re-examination of the capital and income dichotomy in breeding birds. *Ibis* 141:399–414.
- Melo, T. N. y H. F. Greeney (2019). Notes on the breeding biology of birds in riverine floodplains of western Amazonia. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 139:56–64.
- Menezes, J. C. T. y M. Â. Marini (2017). Predators of bird nests in the Neotropics: a review. *Journal of Field Ornithology* 88:99–114.
- Mermoz, M., T. Kitzberger y T. T. Veblen (2005). Landscape influences on occurrence and spread of wildfires in Patagonian forests and shrublands. *Ecology* 86:2705–2715.
- Mezquida, E. T. (2000). Ecología reproductiva de un ensamble de aves del desierto del Monte central, Argentina. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid, España.
- Mezquida, E. T. (2004a). Patrones de orientación de los nidos de passeriformes en una zona árida del centro-oeste de Argentina. *Ornitología Neotropical* 15:145–154.
- Mezquida, E. T. (2004b). Nest site selection and nesting success of five species of passerines in a South American open *Prosopis* woodland. *Journal of Ornithology* 145:16–22.
- Mezquida, E. T. y L. Marone (2001). Factors affecting nesting success of a bird assembly in the central Monte Desert, Argentina. *Journal of Avian Biology* 32:287–296.
- Mihailova, M., M. L. Berg, K. L. Buchanan y A. T. D. Bennett (2018). Olfactory eavesdropping: the odor of feathers is detectable to mammalian predators and competitors. *Ethology* 124:14–24.
- Milesi, F. A. (2006). Selección de sitios de alimentación por aves granívoras en el desierto del Monte. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Miller, D. A., J. B. Grand, T. F. Fondell y R. M. Anthony (2007). Optimizing nest survival and female survival: consequences of nest site selection for Canada Geese. *The Condor* 109:769–780.
- Morais, R., L. C. de Araújo, G. R. da Silva y C. Duca (2019). Multiple nesting attempts and long breeding seasons of *Mimus gilvus*

- (Aves: Mimidae) in southeastern Brazil. *Zoologia* 36: e25717.
- Moreno, J. y J. J. Sanz (1994). The relationship between the energy expenditure during incubation and clutch size in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Journal of Avian Biology* 25:125–130.
- Moreno, J., S. Merino, R. A. Vásquez y J. J. Armesto (2005). Breeding biology of the Thorn-Tailed Rayadito (Furnariidae) in south-temperate rainforests of Chile. *The Condor* 107:69–77.
- Morrison, C. A., J. A. Alves, T. G. Gunnarsson, B. Þórisson y J. A. Gill (2019). Why do earlier-arriving migratory birds have better breeding success? *Ecology and Evolution*, 9:8856–8864.
- Morrison, S. A. y D. T. Bolger (2002). Variation in a sparrow's reproductive success with rainfall: food and predator-mediated processes. *Oecologia* 133:315–324.
- Morrone, J. J. (2001). Biogeografía de América Latina y el Caribe. Manuales & Tesis de la Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, España.
- Morton, E. S. (1989). The impact of male parental care on female Eastern Kingbird reproductive success. *The Wilson Bulletin* 101:462–467.
- Mott, C. L. (2010). Environmental constraints to the geographic expansion of plant and animal species. *Nature Education Knowledge* 3:72.
- Mourocq, E., P. Bize, S. Bouwhuis, R. Bradley, A. Charmantier, C. de la Cruz, S. M. Drobniak, R. H. M. Espie, M. Herényi, H. Hötker, O. Krüger, et al. (2016). Life span and reproductive cost explain interspecific variation in the optimal onset of reproduction. *Evolution* 70:296–313.
- Muñoz, A. P., M. Kéry, P. V. Martins y G. Ferraz (2018). Age effects on survival of Amazon forest birds and the latitudinal gradient in bird survival. *The Auk* 135:299–313.
- Muñoz, C. E., S. Ippi, J. L. Celis-Diez, D. Salinas y J. J. Armesto (2017). Arthropods in the diet of the bird assemblage from a forested rural landscape in northern Chiloé island, Chile: a quantitative study. *Ornitología Neotropical* 28:191–199.
- Mwangi, J., H. K. Ndithia, R. Kentie, M. Muchai y B. I. Tieleman (2018). Nest survival in year-round breeding tropical red-capped larks *Calandrella cinerea* increases with higher nest abundance but decreases with higher invertebrate availability and rainfall. *Journal of Avian Biology* 49: e01645.
- Myhrvold, N. P., E. Baldrige, B. Chan, D. Sivam, D. L. Freeman y S. K. Morgan Ernest (2015). An amniote life-history database to perform comparative analyses with birds, mammals, and reptiles. *Ecology* 96:3109.
- Naef-Daenzer, B. y L. F. Keller (1999). The foraging performance of Great and Blue tits (*Parus major* and *P. caeruleus*) in relation to caterpillar development, and its consequences for nestling growth and fledging weight. *Journal of Animal Ecology* 68:708–718.
- Narosky, T. y M. Ruda Vega (2014). Aves argentinas, un vuelo por el mundo silvestre. Albatros, Buenos Aires, Argentina.
- Nelson, K. J. y K. Martin (1999). Thermal aspects of nest-site location for Vesper Sparrows and Horned Larks in British Columbia. *Studies in Avian Biology* 19:137–143.
- Neudorf, D. L. H. (2004). Extrapair paternity in birds: understanding variation among species. *The Auk* 121:302–307.
- Newton, I. (2008). Population limitation in birds. Academic Press, Londres, Reino Unido.
- Newton, I. (2008). The migration ecology of birds. Elsevier Press, Londres, Reino Unido.
- Nilsson, C., R. H. G. Klaassen y T. Alerstam (2013). Differences in speed and duration of bird migration between spring and autumn. *American Naturalist* 181:837–845.
- Nord, A. y J. B. Williams (2015). The energetic costs of incubation. En: *Nests, eggs, and incubation: new ideas about avian reproduction* (D. C. Deeming & S. J. Reynolds). Pp 152–170. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Norment, C. J. (1993). Nest-site characteristics and nest predation in Harris' Sparrows and White-Crowned Sparrows in the Northwest Territories, Canada. *The Auk* 110:769–777.
- Norris, D. R., P. P. Marra, T. K. Kyser, T. W. Sherry y L. M. Ratcliffe (2004). Tropical winter Kiabitat limits reproductive success on the temperate breeding grounds in a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271:59–64.
- Ohlson, J., J. Fjeldså y P. G. P. Ericson (2008). Tyrant flycatchers coming out in the open: phylogeny and ecological radiation of Tyrannidae (Aves, Passeriformes). *Zoologica Scripta* 37:315–335.

- Olendorf, R. y S. K. Robinson (2000). Effectiveness of nest defence in the Acadian Flycatcher *Empidonax Virescens*. *Ibis* 142:365–371.
- Orellana, J. I., C. Smith-Ramírez, J. R. Rau, S. Sade, A. Gantz y C. E. Valdivia (2014). Phenological synchrony between the austral thrush *Turdus falcklandii* (Passeriformes: Turdidae) and its food resources within forests and prairies in southern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 87:11.
- Orłowski, G., A. Wuczyński y J. Karg (2015). Effect of brood age on nestling diet and prey composition in a hedgerow specialist bird, the Barred Warbler *Sylvia nisoria*. *PLoS ONE* 10: e0131100.
- de Paiva, L. V. (2008). Factores que determinam o período reprodutivo de *Elaenia chiriquensis* (Aves: Tyrannidae) no Cerrado do Brasil Central. Tesis doctoral, Universidade de Brasília, Brasil.
- de Paiva, L. V. y M. Â. Marini (2013). Timing of Migration and Breeding of the Lesser Elaenia (*Elaenia chiriquensis*) in a Neotropical Savanna. *The Wilson Journal of Ornithology* 125:116–120.
- Pampush, G. J. y R. G. Anthony (1993). Nest success, habitat utilization and nest-site selection of Long-Billed Curlews in the Columbia Basin, Oregon. *The Condor* 95:957–967.
- Paritsis, J., T. T. Veblen, J. M. Smith y A. Holz (2011). Spatial prediction of caterpillar (Ormiscodes) defoliation in Patagonian Nothofagus forests. *Landscape Ecology* 26:791–803.
- Paruelo, J. M., A. Beltran, E. Jobbagy, O. E. Sala y R. A. Golluscio (1998). The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral* 8:85–101.
- Paxton, E. H., S. L. Durst, M. K. Sogge, T. J. Koronkiewicz y K. L. Paxton (2017). Survivorship across the annual cycle of a migratory passerine, the Willow Flycatcher. *Journal of Avian Biology* 48:1126–1131.
- Payevsky, V. A. (2016). Sex-biased survival and philopatry in birds: Do they interact? *Biology Bulletin* 43:804–818.
- Penalba, O.C. y J. A. Rivera (2016). Precipitation response to El Niño/La Niña events in Southern South America - emphasis in regional drought occurrences. *Advances in Geosciences* 42:1–14.
- de la Peña, M. R. (2013). Nidos y reproducción de las Aves Argentinas. Ediciones Biológica. Serie Naturaleza, Conservación y Sociedad N° 8, Santa Fe, Argentina.
- Pérez, J. H., J. S. Krause, H. E. Chmura, S. Bowman, M. McGuigan, A. L. Asmus, S. L. Meddle, K. E. Hunt, L. Gough, N. T. Boelman y J. C. Wingfield (2016). Nestling growth rates in relation to food abundance and weather in the Arctic. *The Auk* 133:261–272.
- Perlut, N. G., L. M. Kelly, N. J. Zalik y A. M. Strong (2012). Male Savannah Sparrows provide less parental care with increasing paternity loss. *Northeastern Naturalist*, 19:335–344.
- Piacentini, V. de Q., A. Aleixo, C. E. Agne, G. N. Maurício, J. F. Pacheco, G. A. Bravo, G. R. Brito, L. N. Naka, F. Olmos, S. Posso, L. F. Silveira, et al. (2015). Annotated checklist of the birds of Brazil by the Brazilian Ornithological Records Committee. *Revista Brasileira de Ornitologia* 23:91–298.
- Pierce, A. K., S. J. Dinsmore y M. B. Wunder (2019). Decreased nest survival associated with low temperatures in a high-elevation population of Mountain Plover (*Charadrius montanus*). *The Wilson Journal of Ornithology* 131:502–513.
- Pietz, P. J. y D. A. Granfors (2000). Identifying predators and fates of grassland passerine nests using miniature video cameras. *The Journal of Wildlife Management* 64:71–87.
- Poiani, A. (2006). Effects of floods on distribution and reproduction of aquatic birds. *Advances in Ecological Research* 39:63–83.
- Polop, F., L. Sepúlveda, A. P. Sbriller, J. Polop y M. Cecilia Provencal (2015). Estructura de la dieta de roedores sigmodontinos en arbustales del ecotono bosque-estepa del suroeste de Argentina. *Mastozoología Neotropical* 22:85–95.
- Povedano, H. E. y M. V. Bisheimer (2016). Aves terrestres de la Patagonia. Edición María Victoria Bisheimer y Hernán Emilio Povedano, Neuquén, Argentina.
- Presti, P. M. (2019). Demografía y selección de hábitat del Fío-Fío Silbón (*Elaenia albiceps chilensis*), un ave migratoria en la Patagonia. Tesis doctoral, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina.
- Presti, P. M., G. C. Amico, S. P. Bravo y V. R. Cueto (2018). Demography of the Neotropical austral migrant *Elaenia albiceps chilensis* (Tyrannidae) on its breeding grounds: climate and food offer

- effects. *Revista Brasileira de Ornitologia* 26:240–250.
- Pretelli, M. G. y J. P. Isacch (2013). Breeding biology of Spectacled Tyrant (*Hymenops perspicillatus*) in the Southeastern Pampas Region, Argentina. *The Wilson Journal of Ornithology* 125:275–279.
- Pretelli, M. G., D. A. Cardoni y J. P. Isacch (2014). Diet of nestling Spectacled Tyrants (*Hymenops perspicillatus*) in the Southeast Pampas Region, Argentina. *The Wilson Journal of Ornithology* 126:754–759.
- Pulliam, H. R. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3:349–361.
- Pyle, P., A. Engilis Jr. y D. A. Kelt (2015). Manual for ageing and sexing landbirds of Bosque Fray Jorge National Park and North-Central Chile, with notes on occurrence and breeding seasonality. Special publication of the Occasional Papers of the Museum of Natural Science. Louisiana State University, Baton Rouge, Estados Unidos.
- Queller, D. C. (1997). Why do females care more than males? *Proceedings of the Royal Society of London B* 264:1555–1557.
- R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Ralph, C. J, G. R. Geupel, P. Pyle, T. E. Martin, D. F. DeSante y B. Milá (1996). Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-159. Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, Albany (CA), Estados Unidos.
- Rappole, J. H. (2013). The avian migrant: the biology of migration. Columbia University Press, Nueva York, Estados Unidos.
- Rastogi, A. D., L. Zanette y M. Clinchy (2006). Food availability affects diurnal nest predation and adult antipredator behaviour in song sparrows, *Melospiza melodia*. *Animal Behaviour* 72:933–940.
- Redmond, L. J., M. T. Murphy, A. C. Dolan y K. Sexton (2009). Parental investment theory and nest defense by Eastern Kingbirds. *The Wilson Journal of Ornithology* 121:1–11.
- Reid, J. M., P. Monaghan y G. D. Ruxton (2000). Resource allocation between reproductive phases: The importance of thermal conditions in determining the cost of incubation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 267:37–41.
- Remeš, V. (2004). Birds and rodents destroy different nests: a study of Blackcap *Sylvia atricapilla* using the removal of nest concealment. *Ibis* 147: 213–216.
- Remeš, V. (2005). Nest concealment and parental behaviour interact in affecting nest survival in the blackcap (*Sylvia atricapilla*): an experimental evaluation of the parental compensation hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58:326–332.
- Remeš, V., B. Matysioková y A. Cockburn (2012). Long-term and large-scale analyses of nest predation patterns in Australian songbirds and a global comparison of nest predation rates. *Journal of Avian Biology* 43:435–444.
- Remsen, J. V. Jr., J. I. Areta, C. D. Cadena, S. Claramunt, A. Jaramillo, J. F. Pacheco, M. B. Robbins, F. G. Stiles, D. F. Stotz y K. J. Zimmer (2020). A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. Obtenido de <https://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.htm> el 05 de enero de 2020.
- Reneerkens, J., K. Grond, H. Schekkerman, I. Tulp y T. Piersma (2011). Do uniparental sanderlings *Calidris alba* increase egg heat input to compensate for low nest attentiveness? *PLoS ONE* 6:e16834.
- Reynolds S. J. y C. M. Perrins (2010). Dietary calcium availability and reproduction in birds. En: *Current Ornithology Volume 17* (C. F. Thomson, Ed.). Pp 31–74. Springer-Verlag, Nueva York, Estados Unidos.
- Rheindt, F. E., L. Christidis y J. A. Norman (2008). Habitat shifts in the evolutionary history of a Neotropical flycatcher lineage from forest and open landscapes. *BMC Evolutionary Biology* 8:1193.
- Rheindt, F. E., L. Christidis y J. A. Norman (2009). Genetic introgression, incomplete lineage sorting and faulty taxonomy create multiple cases of polyphyly in a montane clade of tyrant-flycatchers (Elaenia, Tyrannidae). *Zoologica Scripta* 38:143–153.
- Riveros, M. y C. Smith-Ramirez (1996). Patrones de floración y fructificación en bosques del sur de Chile. En: *Ecología de los bosques nativos de Chile* (J. J. Armesto, C. Villagrán y M. T. K. Arroyo,

- Eds.). Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- Robbins, C. T. (1981). Estimation of the relative protein cost of reproduction in birds. *The Condor* 83:177–179.
- Roberts, S. D. y W. F. Porter (1998). Relation between weather and survival of Wild Turkey nests. *The Journal of Wildlife Management* 62:1492–1498.
- Rockwell, S. M., C. I. Bocetti y P. P. Marra (2012). Carry-over effects of winter climate on spring arrival date and reproductive success in an endangered migratory bird, Kirtland's warbler (*Setophaga kirtlandii*). *Auk* 129:744–752.
- Rockwell, S. M., J. M. Wunderle, T. S. Sillett, C. I. Bocetti, D. N. Ewert, D. Currie, J. D. White y P. P. Marra (2017). Seasonal survival estimation for a long-distance migratory bird and the influence of winter precipitation. *Oecologia* 183:715–726.
- Roig, F. A. (1998). La Vegetación de la Patagonia. En: *Flora Patagónica*, INTA Colección Científica 8 (M. N. Correa, Ed.). Pp 48-166.
- Roos, S. (2002). Functional response, seasonal decline and landscape differences in nest predation risk. *Oecologia* 133:608–615.
- Rotella, J. (2019). Nest survival models. En: *Program MARK: A gentle introduction* (E. G. Cooch & G. C. White, Eds.). Pp 17.1–17.19.
- Rozas Sia, M. G., E. Gonzalez y L. N. Segura (2020). High levels of natal philopatry and no difference in reproductive success between philopatric and non-philopatric songbirds breeding in a native forests of east-central Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*: en prensa. DOI: 10.1080/01650521.2020.1829888
- Rozzi, R. y J. E. Jiménez (2013). Magallanic Sub-Antarctic ornithology: first decade of long-term bird studies at the Omara Ethnobotanical Park, Cape Horn Biosphere Reserve, Chile. University of North Texas Press y Ediciones Universidad de Magallanes, Santiago de Chile.
- Ruiz, A., I. Hermosín-Gutiérrez, C. Mardones, C. Vergara, E. Herlitz, M. Vega, C. Dorau, P. Winterhalter y D. Von Baer (2010). Polyphenols and antioxidant activity of calafate (*Berberis microphylla*) fruits and other native berries from Southern Chile. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 58:6081–6089.
- Ruiz, A., I. Hermosín-Gutiérrez, C. Vergara, D. von Baer, M. Zapata, A. Hirschfeld, L. Obando y C. Mardones (2013). Anthocyanin profiles in south Patagonian wild berries by HPLC-DAD-ESI-MS/MS. *Food Research International* 51:706–713.
- Ruth, J. M. y S. K. Skagen (2018). Reproductive response of Arizona Grasshopper Sparrows to weather patterns and habitat structure. *The Condor* 120:596–616.
- Ruzicka, R. E. y M. R. Conover (2011). Influence of wind and humidity on foraging behavior of olfactory mesopredators. *Canadian Field-Naturalist* 125:132–139.
- Rytönen, S., K. Koivula y M. Orell (1996). Patterns of per-brood and per-offspring provisioning efforts in the Willow Tit *Parus montanus*. *Journal of Avian Biology* 27:21–30.
- Saino, N., T. Szép, M. Romano, D. Rubolini, F. Spina y A. P. Møller (2004). Ecological conditions during winter predict arrival date at the breeding quarters in a trans-Saharan migratory bird. *Ecology Letters* 7:21–25.
- Sainz-Borgo, C. (2014). Notes on the nest and breeding biology of the Spectacled Thrush *Turdus nudigenis*. *Revista Venezolana de Ornitología* 4:36–38.
- Salgado-Ortiz, J., P. P. Marra y R. J. Robertson (2009). Breeding seasonality of the Mangrove Warbler (*Dendroica petechia bryanti*) from Southern Mexico. *Ornitología Neotropical* 20:255–263.
- Salvador, S. (2016). Registro de depredadores de huevos, pichones volantes de aves de Argentina. *Acta zoológica lilloana* 60:136–147.
- Sanchez, G. (2013). *PLS Path Modeling with R*. Trowchez Editions, Berkeley (CA), Estados Unidos.
- Sánchez, R., P. G. Blendinger, E. M. Wagner y E. Martín (2013). Hierarchical habitat selection and reproductive success of the Ringed Warbling-Finch in Chaco woodlands. *The Condor* 115:893–901.
- Santoso, A., M. J. Mcphaden y W. Cai (2017). The defining characteristics of ENSO extremes and the strong 2015/2016 El Niño. *Reviews of Geophysics* 55:1079–1129.
- Saracco, J. F., J. A. Collazo y M. J. Groom (2004). How do frugivores track resources? Insights from spatial analyses of bird foraging in a tropical forest. *Oecologia* 139:235–245.
- Segura, L. N. y J. C. Reboreda (2012). Nest survival rates of Red-crested Cardinals

- increase with nest age in south-temperate forests of Argentina. *Journal of Field Ornithology* 83:343–350.
- Segura, L. N., B. Mahler, I. Berkunsky y J. C. Reboreda (2015). Nesting biology of the Red-crested Cardinal (*Paroaria Coronata*) in south temperate forests of central Argentina. *The Wilson Journal of Ornithology* 127:249–258.
- Segura, L. N., D. A. Masson y M. G. Gantchoff (2012). Microhabitat nest cover effect on nest survival of the Red-crested Cardinal. *The Wilson Journal of Ornithology* 124:506–512.
- Sergio, F., J. Blas, G. Blanco, A. Tanferna, L. López, J. A. Lemus y F. Hiraldo (2011). Raptor nest decorations are a reliable threat against conspecifics. *Science* 331:327–330.
- Sherry, T. W., S. Wilson, S. Hunter y R. T. Holmes (2015). Impacts of nest predators and weather on reproductive success and population limitation in a long-distance migratory songbird. *Journal of Avian Biology* 46:559–569.
- Siepielski, A. M., A. D. Rodewald y R. H. Yahner (2001). Nest site selection and nesting success of the Red-eyed Vireo in central Pennsylvania. *Wilson Bulletin* 113:302–307.
- Sillet, T. S. y R. T. Holmes (2002). Variation in survivorship of a migratory songbird throughout its annual cycle. *Journal of Animal Ecology* 71:296–308.
- Silver, R., H. Andrews y G. F. Ball (1985). Parental care in an ecological perspective: a quantitative analysis of avian subfamilies. *American Zoologist* 25:823–840.
- Skagen, S. K. y A. A. Y. Adams (2012). Weather effects on avian breeding performance and implications of climate change. *Ecological Applications* 22:1131–1145.
- Smith, P. A. y S. Wilson (2010). Intraseasonal patterns in shorebird nest survival are related to nest age and defence behaviour. *Oecologia* 163:613–624.
- Smith, P. A., I. Tulp, H. Schekkerman, H. G. Gilchrist y M. R. Forbes (2012). Shorebird incubation behaviour and its influence on the risk of nest predation. *Animal Behaviour* 84:835–842.
- Smith-Hicks, K. N., T. J. Conkling, M. L. Morrison, J. W. Cain y R. N. Wilkins (2017). Nest height and vertical vegetation associated with Black-capped Vireo breeding success in Southwest Texas. *Southeastern Naturalist* 16:567–583.
- Smith-Ramirez & Armesto 1998). Nectarivoría y polinización por aves en *Embothrium coccineum* (Proteaceae) en el bosque templado del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 71:51–63.
- Smith-Ramírez C. y J. J. Armesto (1994). Flowering and fruiting patterns in the temperate rainforest of Chiloe, Chile – ecologies and climatic constraints. *Journal of Ecology* 82:353–365.
- Soriano-Redondo A., J. S. Gutiérrez, D. Hodgson y S. Bearhop (2020). Migrant birds and mammals live faster than residents. *Nature Communications* 11:5719.
- Sousa, N. O. M. y M. Â. Marini (2013). A negative trade-off between current reproductive effort and reproductive success: an experiment with clutch-size in a tropical bird. *Emu* 113:8–18.
- Sperry, J. H., D. G. Barron y P. J. Weatherhead (2012). Snake behavior and seasonal variation in nest survival of northern cardinals *Cardinalis cardinalis*. *Journal of Avian Biology* 43:496–502.
- Stearns, S. C. (1992). *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Londres, Reino Unido.
- Stoddard, M. C., K. L. A. Marshall y R. M. Kilner (2011). Imperfectly camouflaged avian eggs: artefact or adaptation? *Avian Biology Research* 4:196–213.
- Streby, H. M., J. M. Refsnider y D. E. Andersen (2014). Redefining reproductive success in songbirds: moving beyond the nest success paradigm. *The Auk* 131:718–726.
- Stutchbury, B. J. M., E. S. Morton y B. Woolfenden (2007). Comparison of the mating systems and breeding behavior of a resident and a migratory tropical flycatcher. *Journal of Field Ornithology* 78:40–49.
- Stutchbury, B. J. M., K. C. Fraser, C. Silverio, P. Kramer, B. Aeppli, N. Mickle, M. Pearman, A. Savage y J. Mejeur (2016). Tracking mated pairs in a long-distance migratory songbird: Migration schedules are not synchronized within pairs. *Animal Behaviour* 114:63–68.
- Stutchbury, B. J. y E. S. Morton (1995). The effect of breeding synchrony on extra-pair mating systems in songbirds. *Behaviour* 132:9–10.
- Szulkin, M. y B. C. Sheldon (2008). Dispersal as a means of inbreeding avoidance in a wild bird population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275:703–711.

- Tang, Q., S. V. Edwards y F. E. Rheindt (2018). Rapid diversification and hybridization have shaped the dynamic history of the genus *Elaenia*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 127:522–533.
- Tapia, L. y I. Zuberogoitia (2018). Breeding and nesting biology in raptors. En: *Birds of Prey* (J. Sarasola, J. Grande, J. Negro, Eds.). Pp 63–94. Springer, Cham, Suiza.
- Thomas, D. W., J. Blondel, P. Perret, M. M. Lambrechts y J. R. Speakman (2001). Energetic and fitness costs of mismatching resource supply and demand in seasonally breeding birds. *Science* 291:2598–2600.
- Thomas, D. W., P. Bourgault, B. Shipley, P. Perret y J. Blondel (2010). Context-dependent changes in the weighting of environmental cues that initiate breeding in a temperate passerine, the Corsican Blue Tit (*Cyanistes caeruleus*). *The Auk* 127:129–139.
- Thomson, D. L., P. Monaghan y R. W. Furness (1998). The demands of incubation and avian clutch size. *Biological Reviews* 73:293–304.
- Tomás, G. (2015). Hatching date vs laying date: What should we look at to study avian optimal timing of reproduction? *Journal of Avian Biology* 46:107–112.
- Travaini, A., J. A. Donazar, O. Ceballos y F. Hiraldo (2001). Food habits of the Crested Caracara (*Caracara plancus*) in the Andean Patagonia: the role of breeding constraints. *Journal of Arid Environments* 48:211–219.
- Valdez-Juarez, S. O. y G. A. Londoño (2016). Nesting biology of Carmiol's Tanager (*Chlorothraupis carmioli frenata*) in Southeastern Peru. *The Wilson Journal of Ornithology* 128:794–803.
- van Asch, M. y M. E. Visser (2007). Phenology of forest caterpillars and their host trees: the importance of synchrony. *Annual Review of Entomology* 52:37–55.
- Vazquez, M. S., M. A. Rodríguez-Cabal, D. V. Gonzalez, G. S. Pacheco y G. C. Amico (2018). Different nest predator guild associated with egg size in the Patagonian temperate forest. *Bird Study* 65:478–483.
- Veblen, T. T., C. Donoso, T. Kitzberger y A. J. Rebertus (1996). Ecology of Southern Chilean and Argentinean Nothofagus Forests. En: *Ecology and biogeography of Nothofagus forests* (T. T. Veblen, R. S. Hill & J. Read, Eds.). Yale University Press, New Haven (CT), Estados Unidos.
- Veblen, T. T., T. Kitzberger, E. Raffaele y D. C. Lorenz (2003). Fire history and vegetation changes in northern Patagonia, Argentina. En: *Fire and climatic change in temperate ecosystems of the Western Americas* (T. T. Veblen, W. L. Baker, G. Montenegro, T. W. Swetnam, Eds.). Pp 265–295. Springer, Nueva York, Estados Unidos.
- Velmala, W., S. Helle, M. P. Ahola, M. Klaassen, E. Lehikoinen, K. Rainio, P. M. Sirkkiä y T. Laaksonen (2015). Natural selection for earlier male arrival to breeding grounds through direct and indirect effects in a migratory songbird. *Ecology and Evolution* 5:1205–1213.
- Verboven N., J. M. Tinbergen y S. Verhulst (2001). Food, reproductive success and multiple breeding in the Great Tit *Parus major*. *Ardea* 89:387–406.
- Verboven, N. y J. M. Tinbergen (2002). Nest desertion: a trade-off between current and future reproduction. *Animal Behaviour* 63:951–958.
- Viale, M., E. Bianchi, L. Cara, L. E. Ruiz, R. Villalba, P. Pitte, M. Masiokas, J. Rivera y L. Zalazar (2019). Contrasting climates at both sides of the Andes in Argentina and Chile. *Frontiers in Environmental Science* 7:69.
- Wachob, D. G. (1996). A microclimate analysis of nest-site selection by Mountain Chickadees. *Journal of Field Ornithology* 67:525–533.
- Ward, S. y D. M. Bryant (2006). Barn swallows *Hirundo rustica* form eggs mainly from current food intake. *Journal of Avian Biology* 37:179–186.
- Weatherhead, P. J. y M. R. L. Forbes (1994). Natal philopatry in passerine birds: genetic or ecological influences? *Behavioral Ecology* 5:426–433.
- Weathers, W. W., P. J. Hodum y J. A. Blakesley (2001). Thermal ecology and ecological energetics of California Spotted Owls. *The Condor* 103:678–690.
- Webb, S. L., C. V. Olson, M. R. Dzialak, S. M. Harju, J. B. Winstead y D. Lockman (2012). Landscape features and weather influence nest survival of a ground-nesting bird of conservation concern, the greater sage-grouse, in human-altered environments. *Ecological Processes* 1:4.
- Wellicome, T. I., L. D. Todd, R. G. Poulin, G. L. Holroyd y R. J. Fisher (2013). Comparing food limitation among three stages of nesting: Supplementation experiments with the burrowing owl. *Ecology and Evolution* 3:2684–2695.

- Wheelwright, N. T y R. A. Mauck (1998). Philopatry, natal dispersal, and inbreeding avoidance in an island population of Savannah Sparrows. *Ecology* 79:755–767.
- Whittingham, L. A., P. O. Dunn y R. J. Robertson (1994). Female response to reduced male parental care in birds: an experiment in Tree Swallows. *Ethology*, 96:260–269
- Wiebe, K. L., y K. Martin (1998). Costs and benefits of nest cover for ptarmigan: Changes within and between years. *Animal Behaviour* 56:1137–1144.
- Wikelski, M., M. Hau y J. C. Wingfield (2000). Seasonality of reproduction in a Neotropical rain forest bird. *Ecology* 81:2458–2472.
- Wiley, J. M. y J. M. Wunderle, Jr. (1993). The effects of hurricanes on birds, with special reference to Caribbean islands. *Bird Conservation International* 3:319–349.
- Willson, M. F., J. L. Morrison, K. E. Sieving, T. L. De Santo, L. Santisteban y I. Díaz (2001). Patterns of predation risk and survival of bird nests in a Chilean agricultural landscape. *Conservation Biology* 15:447–456.
- Willson, M. F., T. L. De Santo, K. E. Sieving y J. J. Armesto (2005). Nest success of open-cup nesting birds in Chilean rainforest. *Boletín Chileno de Ornitología* 11:11–17.
- Wilson, S., K. Martin y S. J. Hannon (2007). Nest survival patterns in Willow Ptarmigan: influence of time, nesting stage, and female characteristics. *The Condor* 109:377–388.
- Winkler, D. W., K. M. Ringelman, P. O. Dunn, L. Whittingham, D. J. T. Hussell, R. G. Clark, R. D. Dawson, L. S. Johnson, A. Rose, S. H. Austin, W. D. Robinson, et al. (2014). Latitudinal variation in clutch size-lay date regressions in Tachycineta swallows: effects of food supply or demography? *Ecography* 37:670–678.
- Witmer, M. C. y P. J. Van Soest (1998). Contrasting digestive strategies of fruit-eating birds. *Functional Ecology* 12:728–741.
- Xiao, H., Y. Hu, Z. Lang, B. Fang, W. Guo, Q. Zhang, X. Pan y X. Lu (2017). How much do we know about the breeding biology of bird species in the world? *Journal of Avian Biology* 48:513–518.
- Yang, W-K., J-F. Quiao, O. Combreau, X-Y. Gao y W-Q. Zhong (2003). Breeding Habitat Selection by the Houbara Bustard *Chlamydotis [undulata] macqueenii* in Mori, Xinjiang, China. *Zoological Studies* 42:470–475.
- Young, B. E. (1994). Geographic and seasonal patterns of clutch-size variation in house wrens. *The Auk* 111:545–555.
- Zanette, L., M. Clinchy y J. N. M. Smith (2006). Combined food and predator effects on songbird nest survival and annual reproductive success: results from a bifactorial experiment. *Oecologia* 147:632–640.
- Zar, J. H. (2010). *Biostatistical Analysis*. Pearson Prentice Hall, Upper Saddle River, Estados Unidos.
- Zarco, A. (2016). Influencia de la estructura de la vegetación y del alimento sobre el uso del espacio por las aves granívoras del desierto del Monte central. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Zhao, J.-M., C. Yang, Y.-Q. Lou, M. Shi, Y. Fang y Y.-H. Sun (2020). Nesting season, nest age, and disturbance, but not habitat characteristics, affect nest survival of Chinese grouse. *Current Zoology* 66:29–37.
- Zhao, L., L. Gao, W. Yang, X. Xu, W. Wang, W. Liang y S. Zhang (2017). Do migrant and resident species differ in the timing of increases in reproductive and thyroid hormone secretion and body mass? A case study in the comparison of pre-breeding physiological rhythms in the Eurasian Skylark and Asian Short-toed Lark. *Avian Research* 8:10.
- Zuur, A. F., E. N. Ieno, N. J. Walker, A. A. Saveliev y G. M. Smith (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, Nueva York, Estados Unidos.