



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ecología, Genética y Evolución

Riesgo de depredación y comportamiento parental
en la Ratona Común, *Troglodytes aedon*

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires
en el área de Ciencias Biológicas

NATALIA MABEL DURÉ RUIZ

Director: Dr. Gustavo Javier Fernández

Consejero de estudios: Dr. Juan Carlos Reboreda

Buenos Aires, marzo 2023

RIESGO DE DEPREDACIÓN Y COMPORTAMIENTO PARENTAL EN LA RATONA COMÚN, *TROGLODYTES AEDON*

Resumen

La depredación es una de las principales causas que afecta la supervivencia y éxito reproductivo de los individuos. Diversos estudios sugieren que este proceso de selección natural moldea el comportamiento de cuidado parental de las aves en favor de maximizar la eficacia biológica de los individuos. Durante el ciclo reproductivo, entonces, los progenitores deben evaluar riesgos y costos para encarar el compromiso de asegurar el desarrollo y supervivencia de las crías y al mismo tiempo asegurar su propia supervivencia. El objetivo de este trabajo fue estudiar cambios en el comportamiento parental de la Ratona Común, *Troglodytes aedon*, ante diferentes riesgos de depredación, en distintas etapas reproductivas y contextos de la nidada. La Ratona Común es un ave paseriforme pequeña con cuidado biparental, capaz de nidificar en cajas nido, lo que facilita su estudio. Los experimentos se llevaron a cabo en una población de Ratonas en General Lavalle, provincia de Buenos Aires (Argentina), en el período de octubre-diciembre entre 2004 y 2010. Se trabajó con diversos estímulos de riesgo: un modelo plástico de depredador, un parásito de cría taxidermizado, diversos depredadores simpátricos taxidermizados y uno no simpátrico taxidermizado (nóvel). Al analizar el riesgo que afrontan los progenitores en distintas etapas reproductivas y frente a distintos grados de amenaza, los resultados indicaron que los progenitores responden al riesgo demorando el retorno al nido, y que varían la respuesta parental en cada etapa reproductiva, mostrando, además, variaciones entre sexos y en función del tipo de depredador. Durante la incubación, y acorde a lo esperado, el cuidado fue exclusivo de las hembras. Éstas ignoraron la presencia del parásito de cría (*Tordo Renegrido*, *Molothrus bonariensis*) cerca del nido y frente a un depredador de nidos (*Chimango*, *Milvago chimango*) respondieron únicamente en la incubación tardía. Durante la cría de pichones, ambos progenitores contribuyeron al cuidado, aunque las hembras afrontaron mayores riesgos que los machos. Frente a un depredador nóvel (*Gavilán Bidentado*, *Harpagus bidentatus*) ambos progenitores demoraron el retorno, pero la respuesta no se diferenció de la registrada usando un Chimango. Frente a un depredador de gran tamaño (*Taguató Común*, *Buteo magnirostris*) los machos siempre evitaron el nido, en cambio, las hembras sólo evitaron los nidos con pichones de edad avanzada. Estos resultados revelan la capacidad de la Ratona para reconocer y discriminar depredadores simpátricos, ajustando su respuesta al grado de amenaza de éstos. Además, evidencian la capacidad para reconocer depredadores no simpátricos, aunque no su grado de amenaza. Para analizar el riesgo que afrontan los progenitores frente a diferentes contextos de la nidada, se evaluaron dos hipótesis contrapuestas, la hipótesis de valor reproductivo y la hipótesis de daño a la descendencia. La primera predice que los progenitores afrontan mayores riesgos con el incremento del número, edad y/o mejor condición de los pichones en el nido. La hipótesis de daño predice que los progenitores afrontan mayores riesgos con nidadas jóvenes y/o en pobre condición. Para poner a prueba estas hipótesis de forma simultánea, el riesgo que afrontan los progenitores se analizó en nidadas experimentales que difirieron en el número de pichones y en la edad, y en nidadas experimentales que difirieron en la condición y la edad; donde la condición se manipuló al interrumpir el cuidado parental por un período prolongado. Los resultados indicaron que la respuesta antidepredatoria de las hembras ajusta a la hipótesis de daño, mientras que la respuesta de los machos ajusta a la hipótesis del valor reproductivo. Este trabajo revela un complejo entramado de decisiones y estrategias antidepredatorias de la Ratona Común. Mediante un abordaje experimental novedoso, se evidencian factores determinantes del riesgo parental que los individuos están dispuestos a afrontar, tales como características y necesidades de la prole, características de depredadores y sexo de los progenitores. Este estudio demuestra que la Ratona regula el riesgo a afrontar mediante un sistema de reconocimiento de amenazas y que el comportamiento depende del contexto de la nidada y la historia de vida de cada sexo. Los resultados obtenidos permitirán realizar contrastes con resultados obtenidos en otras especies de aves.

Palabras claves: Riesgo de depredación, riesgo afrontado, reconocimiento de depredadores, valor reproductivo, riesgo de daño a la nidada

PREDATION RISK AND PARENTAL BEHAVIOR IN HOUSE WRENS,
TROGLODYTES AEDON

Abstract

Depredation is one of the main causes affecting individual survival and reproductive success. Several studies suggest that this natural selection process shapes parental care behavior in birds, favoring behaviors that will maximize the biological fitness of individuals. During reproduction, avian parents must evaluate the trade-off between risks and costs to ensure the development and survival of offspring while ensuring their own survival. The aim of this work was to study behavioral changes in parental care in the House Wren, *Troglodytes aedon*, under varying levels of predation risk present at different reproductive stages and brood contexts. The House Wren is a small passerine bird that displays biparental care and is able to use artificial boxes as nests, which facilitates its use in experimental studies. The experiments were carried out in a population of House Wrens in General Lavalle, Buenos Aires, Argentina, during the months of October–December 2004–2010. We presented four different risk stimuli: a plastic predator model, a stuffed adult of a brood parasite, several stuffed sympatric predators, and a stuffed non-sympatric (novel) predator. Analyzing parental risk-taking at different reproductive stages and exposing different levels of threat, the results showed that parents responded to perceived predation risk by delaying return to the nest, and that the time-to-return varied with reproductive stage, sex, and type of predation risk. During incubation, nest care was exclusively done by the female. Females ignored the presence of a brood parasite (Shiny Cowbird, *Molothrus bonariensis*) near the nest, and only responded to the presence of a nest predator (Chimango Caracara, *Milvago chimango*) during late incubation. At nestling rearing stage, both parents contributed to care, although females took greater risks than males. When faced with a novel predator (double-toothed kite, *Harpagus bidentatus*) both parents delayed their return to the nest, but the time-to-return response did not differ from that recorded in the presence of a Chimango. When faced with a large predator (roadside hawk, *Buteo magnirostris*) males always avoided returning to the nest, while females only avoided nests with older nestling. These results suggest that House Wren can recognize and discriminate between sympatric predators and can adjust their response to the level of threat that each predator poses. In addition, House Wrens are also able to recognize non-sympatric predators, although are do not appear capable of evaluating their level of threat. To assess risk-taking under different brood contexts, we evaluated two opposing hypotheses: the reproductive value hypothesis and the harm-to-offspring hypothesis. The first hypothesis predicts that parents will take greater risks with increasing number, age and/or condition of the offspring in the nest. The harm-to-offspring hypothesis predicts that parents will take greater risks for younger offspring and/or offspring in poorer condition. To simultaneously contrast these hypotheses, parental risk-taking was assessed in experimental broods that differed in number and age of nestlings, and in experimental broods that differed in condition and age of nestlings, where poor nestling condition was achieved by interrupting parental care for a long period. The results indicated that females adjusted their return-to-nest response supporting the harm-to-offspring hypothesis, whereas males adjust to the reproductive value hypothesis. This study reveals a complex system of anti-predatory decisions and strategies in the House Wrens. Through a novel experimental approach, I was able to determine which factors influence the level of risk that parents are willing to take, such as offspring traits and needs, predator traits, and sex of the parent. This study demonstrates that House Wren adjust their risk-taking using a threat recognition system, and that parental behavior depends on brood context and life history of each sex. Results from this study can be contrasted with those obtained from other bird species.

Key words: Predation risk, risk-taking, predator recognition, reproductive value, harm-to-offspring risk

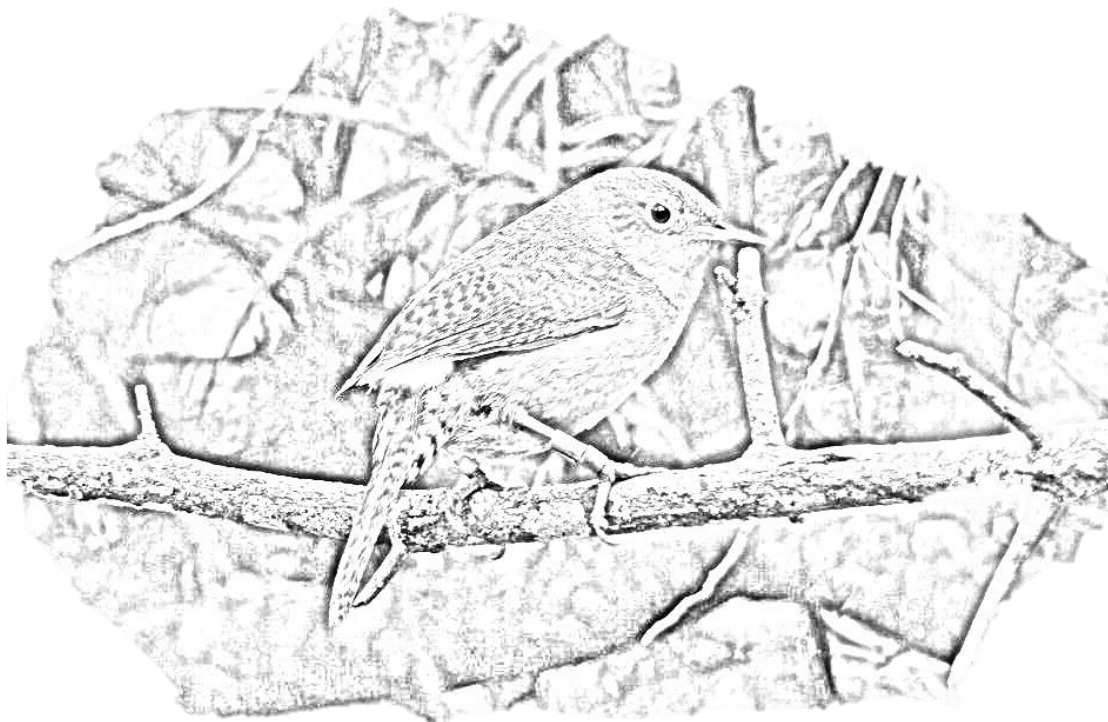
A mis pichones

Dai y Valen

INDICE

Capítulo 1. Introducción general	1
Introducción	2
Objetivos general y específicos de la tesis	7
Organización de la tesis	8
Bibliografía	9
Capítulo 2. Metodología general	12
Especie en estudio	13
Sitio de estudio	15
Monitoreo de nidos de Ratona Común	17
Diseño de los experimentos	20
Monitoreo de la actividad de cuidado parental de Ratona Común	22
Bibliografía	24
Capítulo 3. Riesgo de depredación y comportamiento parental durante la cría de pichones	26
Resumen	27
Introducción	28
Materiales y métodos	30
Resultados	35
Discusión	40
Bibliografía	45

Capítulo 4. Reconocimiento y discriminación de depredadores	49
Resumen	50
Introducción	51
Materiales y métodos	53
Resultados	60
Discusión	65
Bibliografía	70
Capítulo 5. Estrategias reproductivas ¿Valor reproductivo y/o condición de la nidada?	75
Resumen	76
Introducción	77
Materiales y métodos	79
Resultados	86
Discusión	93
Bibliografía	98
Capítulo 6. Discusión general y conclusión	101
Discusión general	103
Conclusión	106
Bibliografía	108



1

INTRODUCCIÓN GENERAL

SINOPSIS. En este capítulo se presenta la introducción general, los objetivos general y específicos de la tesis y finalmente la forma en la que fue organizada.

INTRODUCCIÓN

En la mayoría de las aves, la depredación de nidos representa entre 70%-90% de la mortalidad (Martin & Briskie, 2009) y es uno de los factores que más afecta la supervivencia y éxito reproductivo de los individuos (Martin, 1998; Martin & Briskie, 2009; Ricklefs, 1969). La depredación afecta especialmente a las aves altriciales ya que la supervivencia y desarrollo de sus crías depende del cuidado parental desde el inicio de la puesta de huevos hasta que los pichones alcancen la independencia (Ricklefs, 1969). Además, esta interacción ejerce una fuerte influencia sobre los organismos a escala individual, ecológica y evolutiva y es considerado como una fuerza selectiva que favorece el desarrollo de complejas estrategias antidepredatorias tanto morfológicas como comportamentales (Caro, 2005; Lima, 1998; Lima & Dill, 1990; Sih, 1992).

Ante la presencia de un intruso potencialmente peligroso, un individuo debe tomar la decisión de escapar o enfrentar la situación desplegando algún comportamiento antidepredatorio (Curio et al., 1978; Frankenberg, 1981; Griesser & Ekman, 2005). Si el intruso no representa un serio riesgo para el individuo, enfrentarse a éste no resulta una estrategia óptima porque implica una inversión innecesaria de tiempo y energía necesaria para otras actividades importantes, como por ejemplo, actividades de forrajeo y reproducción (Komdeur & Kats, 1999; Lima, 1998; Lima & Dill, 1990). Si el intruso es un depredador que se acerca para atacar, la presa deberá alterar sus actividades generales y requerirá de una rápida y efectiva reacción de escape, evitación o confrontación contra éste (Lima & Dill, 1990; McLean & Rhodes, 1991). Algunos autores relacionan la respuesta desplegada ante un depredador con un sistema simple, basado en una respuesta no graduada, del tipo “todo o nada” (Lima & Dill, 1990; Sih, 1987). Sin embargo, los beneficios de responder ante la amenaza pueden maximizarse a través de un mecanismo de reconocimiento y clasificación

de las especies intrusas (McLean & Rhodes, 1991; Patterson et al., 1980). En este caso, la respuesta ante un depredador debería basarse en un sistema que permita ajustar la intensidad de la respuesta antidepredatoria al grado de amenaza que representa el depredador (Chuard et al., 2020; Fuchs et al., 2019; Helfman, 1989; Komdeur & Kats, 1999; Soard & Ritchison, 2009). En base a esta idea, la hipótesis de respuesta dependiente del riesgo de depredación predice que las presas exhibirán una graduación en su respuesta dependiendo del grado de amenaza percibido (Helfman, 1989). Esta hipótesis ha sido apoyada por varias investigaciones realizadas con aves (Edelaar & Wright, 2006; Królikowska et al., 2016; Tvardíková & Fuchs, 2012). Si bien esta idea plantea un sistema que parece ser óptimo, tiene como pre-requisito que la presa debe ser capaz de reconocer al depredador como una amenaza. No obstante, a partir de un estudio en donde se evaluó la respuesta de peces de la familia Cyprinidae (Clase Osteichthyes, o peces óseos) ante un depredador no conocido (novel), Ferrari y colaboradores (2007) plantearon la existencia de un complejo sistema de reconocimiento que permitiría que los individuos respondan incluso ante intrusos no reconocidos como depredadores pero que constituyan una potencial amenaza para la especie, como por ejemplo depredadores no-simpátricos. Mediante un sistema de reconocimiento generalizado sensible al grado de riesgo que representa el intruso ("*threat-sensitive response*"), las presas amplían su respuesta antidepredatoria hacia depredadores "novel" que estén cercanamente emparentados o que al menos muestren similitudes morfológicas con los depredadores que las presas ya son capaces de reconocer (Ferrari et al., 2007; Fuchs et al., 2019; Griffin et al., 2001; Stankowich & Coss, 2007). En este caso, el sistema de reconocimiento generalizado requiere que los individuos reconozcan características morfológicas específicas de los depredadores ("rasgos claves") y las usen para clasificar a los depredadores noveles como una amenaza (Ferrari, 2009). Si bien este sistema fue probado en peces es posible que también sea aplicado por otros taxones, entre ellos las aves, ya que es un sistema de bajo costo y altamente adaptativo que permite a las presas ajustar la respuesta ante depredadores desconocidos, aun cuando no tuvieron una experiencia previa pero, esto requiere más estudio (Griffin et al., 2001).

Riesgo de depredación durante la nidificación

La actividad de cuidado parental puede atraer la atención de los depredadores, incrementando así el riesgo de depredación (Martin et al., 2000). De allí que, una vez que un intruso es reconocido como una amenaza, los progenitores en ocasiones optan por detener el cuidado parental para evitar que el nido sea detectado. No obstante, en el caso de las aves altriciales tal decisión implica un costo reproductivo ya que el desarrollo y supervivencia de las crías altriciales depende del cuidado parental (Clutton-Brock, 2019). Optar por continuar el cuidado parental beneficia la supervivencia de las crías, pero también conlleva a un posible

enfrentamiento con el depredador cuyo resultado puede ser la muerte del propio progenitor o una lesión seria que disminuya la probabilidad de reproducciones futuras (Sordahl, 1990). Entonces, cuando un depredador es detectado, los progenitores deben encarar el compromiso de asegurar el crecimiento y supervivencia de las crías, reduciendo al mismo tiempo su propio riesgo de depredación para asegurar su propia supervivencia y las reproducciones futuras (Caro, 2005; Dale et al., 1996; Montgomerie & Weatherhead, 1988). De acuerdo a la teoría de inversión parental (Trivers, 1972), todo incremento en la inversión durante el intento reproductivo actual, implicará un costo en términos de alguno o varios componentes del éxito reproductivo futuro, como por ejemplo la probabilidad de volver a reproducirse en la misma temporada, la probabilidad de supervivencia hasta la próxima estación reproductiva, o incluso el número de crías que puedan desarrollarse y sobrevivir en esos intentos subsecuentes (Gross, 2005; Trivers, 1972). En este sentido y como parte de una estrategia de optimización biológica, los progenitores deberán invertir en decisiones que se relacionen con máximos beneficios y mínimos costos (Montgomerie & Weatherhead, 1988; Trivers, 1972).

Varios trabajos se han enfocado en estudiar las decisiones de comportamiento antidepredatorio durante el cuidado parental, evaluando el riesgo que afrontan los progenitores en presencia de un depredador que resulte una amenaza para la progenie y/o para los progenitores. No obstante, en los últimos años no hubo avances significativos. La mayoría de estos trabajos evaluaron el riesgo que afrontan los progenitores desde la perspectiva de la defensa de nido, mientras que otros evaluaron cambios ocurridos en la actividad parental por efecto del riesgo de depredación percibido (Caro, 2005; Lima, 2009; Montgomerie & Weatherhead, 1988; Mutzel et al., 2019). Los resultados de estos trabajos revelaron que los progenitores compensan el riesgo de depredación ajustando la respuesta antidepredatoria al grado de amenaza percibido (Lima, 2009; Mahr et al., 2015; Martin & Briskie, 2009; Mutzel et al., 2019), o a las características de la nidada (Caro, 2005; Dale et al., 1996; Lima, 2009; Montgomerie & Weatherhead, 1988).

Varios trabajos evidenciaron que la respuesta antidepredatoria observada dependía de si el depredador era percibido como una amenaza para el contenido del nido o una amenaza para los adultos reproductores (Caro, 2005; Lima, 2009). En presencia de un depredador de adultos, por lo general los progenitores optaron por afrontar menores riesgos de depredación evitando retornar al nido o disminuyendo su actividad parental ya sea retrasando la reanudación de las actividades, alterando el tiempo de incubación de huevos o empolle de pichones e incluso disminuyendo la frecuencia de visitas de provisión de alimentos (Caro, 2005; Lima, 2009; Martin & Briskie, 2009). En presencia de una especie que representase un riesgo para la progenie, en general los progenitores optaron por afrontar

mayores riesgos (Caro, 2005). Por ejemplo en presencia de especies parásitos de cría, algunos estudios revelaron que los progenitores no variaron la actividad parental, aunque aumentaron su nivel de defensa (Honza et al., 2004; Požgayová et al., 2009).

Las características y condición de la nidada también pueden influir en las decisiones de comportamiento antidepredatorio (Dale et al., 1996; Lima, 2009; Montgomerie & Weatherhead, 1988). Existen estudios que han demostrado que el riesgo que deciden afrontar los progenitores está directamente relacionado con el tamaño de la nidada y/o la probabilidad de supervivencia de la progenie, apoyando la hipótesis del valor reproductivo de la nidada (Lima, 2009; Montgomerie & Weatherhead, 1988). Esta hipótesis predice que los progenitores deciden incrementar el riesgo con el incremento de la edad y/o el tamaño de nidada y/o ante una buena condición de los pichones (Andersson et al., 1980; Clutton-Brock, 2019). No obstante, Dale y colaboradores (1996) presentaron una hipótesis alternativa, la hipótesis de daño a la descendencia que plantea que el riesgo que deciden afrontar los progenitores se relaciona con el daño que las crías sufren a causa de una suspensión prolongada de la atención parental (Dale et al., 1996). De esta manera, se espera que los progenitores respondan a cambios en la vulnerabilidad fisiológica de la progenie, afrontando mayores riesgos en presencia de nidadas de menor edad y/o en mala condición. Esta hipótesis también ha sido aceptada, aunque son pocos los trabajos que la han puesto a prueba (Bureš & Pavel, 1997; Dale et al., 1996; Fernández & Llambías, 2013; Listøen, 2000; Michl et al., 2000). Si bien las predicciones de ambas hipótesis a priori resultan contrapuestas entre sí, éstas no necesariamente son mutuamente excluyentes por lo que pueden ocurrir en simultáneo y entonces la validez de una hipótesis no implica la invalidez de la otra. En tal sentido, Dale y colaboradores (1996) han planteado que las evidencias aparentemente contradictorias pueden relacionarse con diferencias en el enfoque de la investigación y fallas en el diseño experimental planteado. Los trabajos en favor de la hipótesis del valor reproductivo mayormente evalúan el riesgo que afrontan los progenitores desde la perspectiva de la defensa de nido, mientras que los trabajos en favor de la hipótesis de daño a la descendencia lo evalúan desde la perspectiva de la atención parental al nido (Caro, 2005; Lima, 2009). Plantear un correcto diseño experimental es determinante para contrastar hipótesis, de allí que se requieren experimentos especialmente diseñados para evaluar cada una de las hipótesis (Dale et al., 1996; Knight & Temple, 1986; Montgomerie & Weatherhead, 1988; Nur, 1983). Habitualmente los trabajos plantean un diseño experimental que sólo puede validar o invalidar una de las hipótesis, pero no ambas. Son pocos los trabajos que han intentado evaluar ambas hipótesis simultáneamente, pero son cuestionables porque plantean un único diseño experimental para poner a prueba ambas hipótesis (Dale et al., 1996; Fernández & Llambías, 2013; Michl et al., 2000). En este sentido y dado que en los últimos años no hubo

avances en este tópico, se requieren nuevos estudios que evalúen ambas hipótesis en simultáneo y a través de diseños experimentales apropiados para tal fin.

Diferencias entre sexos en la respuesta antidepredatoria

Las diferencias sexuales en la relación costo/beneficio asociadas a la inversión parental, pueden influir en las decisiones de comportamiento antidepredatorio (Montgomerie & Weatherhead, 1988; Redondo, 1989). En diversos estudios se ha observado que el riesgo que afrontan los machos difiere del observado en las hembras, aunque el patrón puede variar entre especies y a lo largo del ciclo reproductivo (Buitron, 1983; Michl et al., 2000; Regelman & Curio, 1983; Sproat & Ritchison, 1993; Tryjanowski et al., 2004). Por ejemplo, en las especies donde la actividad de incubación de huevos y empolle de pichones es exclusivamente maternal, se ha visto que las hembras reanudan sus actividades más pronto que los machos durante el período de incubación y/o empolle (Caro, 2005; Montgomerie & Weatherhead, 1988). Esto sería explicado por los costos asociados al cese de la actividad maternal durante períodos clave del desarrollo y/o supervivencia de la progenie (Clutton-Brock, 2019). Estas diferencias sexuales en el riesgo que afrontan ambos progenitores, también pueden ser explicadas por diferencias en rasgos ecológicos y/o de historia de vida de los progenitores, tales como, la certeza de paternidad, la probabilidad de supervivencia, el potencial de reapareamiento y renidificación, etc. (Caro, 2005; Lima, 2009; Montgomerie & Weatherhead, 1988). En estos casos, es de esperar que el sexo con mayor certeza de paternidad, menor potencial de renidificación o menor probabilidad de supervivencia, adopte un mayor riesgo de depredación debido al mayor valor de percepción de la nidada (Caro, 2005; Montgomerie & Weatherhead, 1988). Si bien se ha visto que las aves altriciales presentan una marcada diferencia sexual en la inversión parental y que además el patrón de inversión puede variar entre especies (Clutton-Brock, 2019; Trivers, 1972), son escasos los trabajos que evalúan posibles diferencias sexuales en la respuesta antidepredatoria desde la perspectiva del riesgo de depredación (Krenhardt et al., 2021; van den Bemt et al., 2021) haciendo necesario ampliar las investigaciones en este campo.

Considerando la facilidad de seguimiento de los individuos de las especies altriciales a lo largo de un ciclo reproductivo y la importancia del impacto de la depredación sobre diversos aspectos de la inversión parental, este grupo de aves proveen una oportunidad para estudiar la influencia del riesgo de depredación sobre las decisiones comportamentales de machos y hembras durante un intento reproductivo. Dentro de las altriciales, la Ratona Común, *Troglodytes aedon*, representa un excelente modelo de estudio para este trabajo ya que se trata de un ave paseriforme que se caracteriza por poseer cuidado biparental y diferencias sexuales en las tareas de cuidado, entre ellas la incubación a cargo

exclusivamente de las hembras. Es de fácil seguimiento y monitoreo porque nidifica exitosamente en cajas nido provistas por los investigadores, por lo que se cuenta con vasta información acerca de rasgos de su historia de vida (Ver capítulo de metodología general).

OBJETIVOS GENERAL Y ESPECÍFICOS DE LA TESIS

El objetivo general de esta tesis fue estudiar cambios en el comportamiento parental de la Ratona Común sudamericana ante diferentes riesgos de depredación, en distintas etapas reproductivas y distintos contextos de la nidada. Específicamente se planteó estudiar reglas de decisión adoptadas por la Ratona Común frente a diferentes escenarios de riesgo de depredación. A partir de este objetivo se desprendieron las siguientes preguntas: 1- ¿El riesgo que afrontan los progenitores, varía a lo largo del ciclo reproductivo? ¿El riesgo que afrontan los progenitores varía entre sexos?, 2- ¿El riesgo que afrontan los progenitores depende de las características y tipo de depredador? 3- ¿La Ratona Común tiene la capacidad de reconocer y clasificar a un depredador en función del grado de amenaza que éste posee para la especie? 4- ¿El riesgo que afrontan los progenitores, se ajusta al valor reproductivo de la nidada y/o al grado de daño que las crías sufren por la falta de cuidado parental?

En función de estas preguntas se desprendieron los siguientes objetivos específicos:

- a) Describir el comportamiento parental de la Ratona Común en presencia de un potencial riesgo de depredación y evaluar posibles diferencias sexuales en el riesgo que deciden afrontar los progenitores.
- b) Estudiar variaciones en el riesgo que decide afrontar la Ratona Común cuando se la expone a diversos modelos de depredadores que difieren en el grado potencial de amenaza.
- c) Evaluar la capacidad de la Ratona Común para reconocer y discriminar depredadores, y ajustar la respuesta parental al grado de amenaza percibido por los progenitores.
- d) Evaluar si a mayor edad y/o número de pichones en el nido los progenitores deciden afrontar un mayor riesgo de depredación (Hipótesis del valor reproductivo de la nidada).

- e) Evaluar si a menor edad y/o peor condición de las crías los progenitores deciden afrontar un mayor riesgo de depredación (Hipótesis de daño a la descendencia).
- f) Evaluar si el riesgo de depredación de los progenitores ajusta simultáneamente a la hipótesis de valor reproductivo de la nidada y a la hipótesis de daño a la descendencia.

ORGANIZACIÓN DE LA TESIS

En este capítulo se presenta una introducción general de los principales temas tratados en la tesis mediante el desarrollo de un marco teórico que da fundamento a la realización de este trabajo. También se presentan los objetivos e hipótesis de trabajo. En el capítulo 2 se describe la metodología general utilizada para el desarrollo de la tesis. En el capítulo 3 se describen variaciones en el riesgo de depredación que afrontan progenitores de la Ratona Común, cuando se los expone ante un modelo de depredador durante la cría de pichones. Además, se evalúan posibles diferencias sexuales en el riesgo que deciden afrontar los progenitores. En el capítulo 4 se estudian variaciones en el riesgo que decide afrontar la Ratona, durante los períodos de incubación y cría de pichones, en respuesta a la presencia de diferentes modelos de depredadores que difieren en el grado de amenaza que representan para la Ratona. Además, se evalúa la capacidad de la Ratona para reconocer y discriminar depredadores y ajustar la respuesta antidepredatoria al grado de amenaza asociado a los depredadores. En el capítulo 5 se evalúa si las características (número y edad) y/o la condición de la nidada influyen en el riesgo que deciden afrontar los progenitores y se analiza si el riesgo se ajusta a la hipótesis de valor reproductivo de la nidada y/o a la hipótesis de daño a la descendencia. Finalmente, el capítulo 6 representa el cierre de todo el trabajo. En este capítulo se busca integrar todos los resultados obtenidos y explicar las decisiones y estrategias antidepredatorias adoptadas por la Ratona Común cuando se expone a un potencial riesgo de depredación durante el período de cuidado parental.

Bibliografía

- Andersson, M., Wiklund, C. G., & Rundgren, H. (1980). Parental defence of offspring: A model and an example. *Animal Behaviour*, 28(2), 536-542. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(80\)80062-5](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(80)80062-5)
- Barash, D. P. (1975). Aspects of parental behavior: behavior of the Alpine Accentor. *The Wilson Bulletin*, 87(3), 367-373.
- Buitron, D. (1983). Variability in the responses of Black-Billed Magpies to natural predators. *Behaviour*, 87(3-4), 209-235. <https://doi.org/10.1163/156853983X00435>
- Bureš, S., & Pavel, V. (1997). The effect of nestling condition on risk-taking in meadow pipits. *Animal Behaviour*, 54(6), 1531-1534. <https://doi.org/10.1006/anbe.1997.9999>
- Caro, T. M. (2005). *Antipredator defenses in birds and mammals*. University of Chicago Press.
- Chuard, P. J. C., Grant, J. W. A., Ramnarine, I. W., & Brown, G. E. (2020). Exploring the threat-sensitive predator avoidance hypothesis on mate competition in two wild populations of Trinidadian guppies. *Behavioural Processes*, 180, 104225. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2020.104225>
- Clutton-Brock, T. H. (2019). *The evolution of parental care*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9780691206981>
- Curio, E., Ernst, U., & Vieth, W. (1978). Cultural transmission of enemy recognition: One function of mobbing. *Science*, 202(4370), 899-901. <https://doi.org/10.1126/science.202.4370.899>
- Dale, S., Gustavsen, R., & Slagsvold, T. (1996). Risk taking during parental care: A test of three hypotheses applied to the pied flycatcher. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 39(1), 31-42. <https://doi.org/10.1007/s002650050264>
- Edelaar, P., & Wright, J. (2006). Potential prey make excellent ornithologists: adaptive, flexible responses towards avian predation threat by Arabian Babblers *Turdoides squamiceps* living at a migratory hotspot. *Ibis*, 148(4), 664-671. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2006.00567.x>
- Fernández, G. J., & Llambías, P. E. (2013). Parental risk-taking behaviour and nest defence during the nestling rearing stage in northern House Wrens *Troglodytes aedon*. *Acta Ornithologica*, 48(1), 55-63. <https://doi.org/10.3161/000164513X670016>
- Ferrari, M. C. O. (2009). Threat-sensitive learning and generalization of predator recognition by aquatic vertebrates. *PhD Thesis, University of Saskatchewan, Canada*.
- Ferrari, M. C. O., Gonzalo, A., Messier, F., & Chivers, D. P. (2007). Generalization of learned predator recognition: an experimental test and framework for future studies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1620), 1853-1859. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0297>
- Frankenberg, E. (1981). The adaptive significance of avian mobbing: IV. "Alerting others" and "perception advertisement" in Blackbirds facing an owl. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 55(2), 97-118. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1981.tb01262.x>
- Fuchs, R., Veselý, P., & Nácarová, J. (2019). *Predator recognition in birds: the use of key features*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-12404-5>
- Griesser, M., & Ekman, J. (2005). Nepotistic mobbing behaviour in the Siberian jay, *Perisoreus infaustus*. *Animal Behaviour*, 69(2), 345-352. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.05.013>
- Griffin, A. S., Evans, C. S., & Blumstein, D. T. (2001). Learning specificity in acquired predator recognition. *Animal Behaviour*, 62(3), 577-589. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1781>
- Gross, M. R. (2005). The evolution of parental care. *The Quarterly Review of Biology*, 80(1), 37-45. <https://doi.org/10.1086/431023>
- Helfman, G. S. (1989). Threat-sensitive predator avoidance in damselfish-trumpetfish interactions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24(1), 47-58. <https://doi.org/10.1007/BF00300117>
- Honza, M., Grim, T., Capek, M., Moksnes, A., & Røskft, E. (2004). Nest defence, enemy recognition

- and nest inspection behaviour of experimentally parasitized Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus*. *Bird Study*, 51(3), 256-263. <https://doi.org/10.1080/00063650409461361>
- Knight, R. L., & Temple, S. A. (1986). Nest defence in the American goldfinch. *Animal Behaviour*, 34(3), 887-897. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(86\)80075-6](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(86)80075-6)
- Komdeur, J., & Kats, R. K. H. (1999). Predation risk affects trade-off between nest guarding and foraging in *Seychelles warblers*. *Behavioral Ecology*, 10(6), 648-658. <https://doi.org/10.1093/BEHECO/10.6.648>
- Krenhardt, K., Markó, G., Jablonszky, M., Török, J., & Garamszegi, L. Z. (2021). Sex-dependent risk-taking behaviour towards different predatory stimuli in the collared flycatcher. *Behavioural Processes*, 186(February). <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2021.104360>
- Królikowska, N., Szymkowiak, J., Laidlaw, R. A., & Kuczyński, L. (2016). Threat-sensitive anti-predator defence in precocial wader, the northern lapwing *Vanellus vanellus*. *Acta Ethologica*, 19(3), 163-171. <https://doi.org/10.1007/s10211-016-0236-1>
- Lima, S. L. (1998). Stress and decision making under the risk of predation: recent developments from behavioral, reproductive, and ecological perspectives. *Advances in the Study of Behavior*, 27, 215-290. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)60366-6](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60366-6)
- Lima, S. L. (2009). Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological Reviews*, 84(3), 485-513. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00085.x>
- Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68(4), 619-640. <https://doi.org/10.1139/z90-092>
- Listøen, C. (2000). Risk taking during parental care: a test of the harm-to-offspring hypothesis. *Behavioral Ecology*, 11(1), 40-43. <https://doi.org/10.1093/beheco/11.1.40>
- Mahr, K., Riegler, G., & Hoi, H. (2015). Parental risk management in relation to offspring defence: bad news for kids. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1798), 20141670. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1670>
- Martin, T. E. (1998). Are microhabitat preferences of coexisting species under selection and adaptive? *Ecology*, 79(2), 656. <https://doi.org/10.2307/176961>
- Martin, T. E., & Briskie, J. V. (2009). Predation on dependent offspring: a review of the consequences for mean expression and phenotypic plasticity in avian life history traits. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1168(1), 201-217. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2009.04577.x>
- Martin, T. E., Scott, J., & Menge, C. (2000). Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1459), 2287-2293. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1281>
- McLean, I. G., & Rhodes, G. (1991). Enemy recognition and response in birds. *Current ornithology*, 8, 173-211.
- Michl, G., Török, J., Garamszegi, L. Z., & Tóth, L. (2000). Sex-dependent risk taking in the collared flycatcher, *Ficedula albicollis*, when exposed to a predator at the nestling stage. *Animal Behaviour*, 59(3), 623-628. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1352>
- Montgomerie, R. D., & Weatherhead, P. (1988). Risks and rewards of nest defence by parent birds. *Review Literature And Arts Of The Americas*, 63(2), 167-187.
- Mutzel, A., Olsen, A. L., Mathot, K. J., Araya-Ajoy, Y. G., Nicolaus, M., Wijmenga, J. J., Wright, J., Kempenaers, B., & Dingemanse, N. J. (2019). Effects of manipulated levels of predation threat on parental provisioning and nestling begging. *Behavioral Ecology*, 30(4), 1123-1135. <https://doi.org/10.1093/beheco/arz060>
- Nur, N. (1983). On parental investment during the breeding season. *Animal Behaviour*, 31(1), 309-311. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(83\)80205-X](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(83)80205-X)
- Patterson, T. L., Petrinovich, L., & James, D. K. (1980). Reproductive value and appropriateness of

- response to predators by White-Crowned Sparrows. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 7(3), 227-231. <https://doi.org/10.1007/BF00299368>
- Požgayová, M., Procházka, P., & Honza, M. (2009). Adjustment of incubation according to the threat posed: A further signal of enemy recognition in the Blackcap *Sylvia atricapilla*? *Journal of Ornithology*, 150(3), 569-576. <https://doi.org/10.1007/s10336-009-0384-4>
- Redondo, T. (1989). Avian nest defence: theoretical models and evidence. *Behaviour*, 111(1-4), 161-195. <https://doi.org/10.1163/156853989X00646>
- Regelmann, K., & Curio, E. (1983). Determinants of brood defence in the great tit *Parus major* L. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 13(2), 131-145. <https://doi.org/10.1007/BF00293803>
- Ricklefs, R. E. (1969). An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 9, 1-48. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.9>
- Rytönen, S., Orell, M., & Koivula, K. (1993). Sex-role reversal in willow tit nest defence. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33(4), 275-282. <https://doi.org/10.1007/BF02027125>
- Sih, A. (1987). Prey refuges and predator-prey stability. *Theoretical Population Biology*, 31(1), 1-12. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(87\)90019-0](https://doi.org/10.1016/0040-5809(87)90019-0)
- Sih, A. (1992). Integrative approaches to the study of predation: general thoughts and a case study on sunfish and salamander larvae. *Annales Zoologici Fennici*, 29(4), 183-198. <https://www.jstor.org/stable/23735620>
- Soard, C. M., & Ritchison, G. (2009). 'Chick-a-dee' calls of Carolina chickadees convey information about degree of threat posed by avian predators. *Animal Behaviour*, 78(6), 1447-1453. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.09.026>
- Sordahl, T. A. (1990). The risks of avian mobbing and distraction behavior: an anecdotal review. *The Wilson Bulletin*, 102(2), 349-352.
- Sproat, T. M., & Ritchison, G. (1993). The nest defense behavior of Eastern Screech-Owls: effects of nest stage, sex, nest type and predator location. *The Condor*, 95(2), 288. <https://doi.org/10.2307/1369351>
- Stankowich, T., & Coss, R. G. (2007). The re-emergence of felid camouflage with the decay of predator recognition in deer under relaxed selection. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1607), 175-182. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3716>
- Trivers, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. En B. Campbell (Ed.), *Sexual selection and the descent of man* (pp. 136-179). Aldline. <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rstb.2001.0932>
- Tryjanowski, P., Goławski, A., & Goławski, A. (2004). Sex differences in nest defence by the red-backed shrike *Lanius collurio*: effects of offspring age, brood size, and stage of breeding season. *Journal of Ethology*, 22(1), 13-16. <https://doi.org/10.1007/s10164-003-0096-9>
- Tvardíková, K., & Fuchs, R. (2012). Tits recognize the potential dangers of predators and harmless birds in feeder experiments. *Journal of Ethology*, 30(1), 157-165. <https://doi.org/10.1007/s10164-011-0310-0>
- van den Bemt, T. A. M., Lopes, L. E., & Ribeiro Cunha, F. C. (2021). Sex differences in anti-predatory behaviour in lined seedeaters *Sporophila lineola*. *Ardea*, 109(1), 27-32. <https://doi.org/10.5253/arde.v109i1.a3>



2

METODOLOGÍA GENERAL

SINOPSIS. En este capítulo se describen las principales características del área de estudio, la especie utilizada como modelo de estudio y la metodología general utilizada para la obtención y procesamiento de datos.

ESPECIE EN ESTUDIO

La Ratona Común, *Troglodytes aedon*, es una pequeña ave perteneciente a la familia Troglodytidae que forma parte del orden Passeriformes. Presenta una amplia distribución latitudinal en América, abarcando desde el sur de Canadá hasta el sur Argentina (Johnson, 2020). Según un estudio genético, existen patrones de diferenciación isoenzimática entre las poblaciones de Ratona que habitan Sudamérica y las que habitan América del Norte, por lo que se ha sugerido considerarlas como especies diferentes (Brumfield & Capparella, 1996). Sin embargo, hasta la fecha el Comité de clasificación de Sudamérica (SACC) no ha adoptado este criterio, motivo por el cual en este estudio se optó por conservar el nombre *T. aedon*.

La Ratona Común se caracteriza por ser un passeriforme insectívoro de 10-12 gr. (Fig. 1) de color marrón que habita áreas forestadas. Ambos sexos presentan características similares en cuanto a coloración de plumaje, tamaño y morfología que hacen difícil su diferenciación a simple vista. No obstante, durante la época reproductiva, algunos caracteres físicos y comportamentales pueden diferenciarlas. Durante esta época, la incubación queda estrictamente a cargo de la hembra por lo que se las puede distinguir por la presencia del parche incubatriz, mientras que el macho presenta la protuberancia cloacal mucho más definida debido al almacenamiento de esperma en los glomérulos seminales (Gill, 2006). Los machos son territoriales y desarrollan un canto elaborado y complejo (dos Santos et al., 2016) que utilizan para defender el territorio (Freed, 1987; Skutch, 1953). Las hembras no poseen un canto desarrollado, aunque producen algunas vocalizaciones (GJF, observación personal).



Fig. 1. Adulto de Ratona Común, *T. aedon*. Foto: Fernández G.

El hábitat de la Ratona abarca desde zonas boscosas hasta zonas muy antrópicas como los jardines de las casas (Johnson, 2020; Skutch, 1953). Los sitios de nidificación son cavidades que pueden ser naturales (huecos en árboles) o artificiales (estructuras edilicias u otros elementos antrópicos). Además, esta especie tiene la particularidad de que se adapta exitosamente al uso de cajas nido (nidos artificiales de madera) teniendo una fuerte preferencia hacia las cajas nidos por sobre los nidos naturales haciendo que esto facilite su estudio (Llambías & Fernández, 2009).

En el sitio de estudio, la época reproductiva es relativamente prolongada, extendiéndose desde octubre a comienzos de enero. Las parejas pueden realizar un segundo intento de nidificación luego de un primer intento exitoso en la misma temporada reproductiva, lo que muchas veces sucede en los mismos territorios (Carro et al., 2014; Llambías & Fernández, 2009). Tanto machos como hembras de ratonas pueden reproducirse a partir del año de vida (Llambías & Fernández, 2009), y en general no viven más de 2-3 años siendo la supervivencia de los machos mayor a la de las hembras (Carro, 2012; Llambías et al., 2015).

La construcción del nido y la alimentación de los pichones están a cargo de ambos progenitores por lo que poseen cuidado biparental, en tanto que la incubación de los huevos y el empolle de pichones es realizada íntegramente por la hembra. Durante la incubación el macho es responsable de la defensa del territorio y durante la cría de pichones acompaña a la hembra en la alimentación de los pichones (LaBarbera et al., 2012; Llambías et al., 2012, 2015). Si bien el tamaño de puesta es típicamente de 5 huevos (media $\pm$ desvío estándar: 4.85 ± 0.79 huevos), puede variar entre 2 y más de 8 huevos. El período de incubación varía entre 13 y 14 días, teniendo los pichones una eclosión asincrónica. Desde su nacimiento, y

durante aproximadamente 16-17 días, ambos padres los alimentan y luego de este período las crías abandonan el nido (Alvarez López et al., 1984; LaBarbera et al., 2012; Llambías et al., 2012; Llambías & Fernández, 2009; Skutch, 1953).

En cuanto al sistema de apareamiento, se ha visto que en el área de estudio predominan las parejas monogámicas. Sólo alrededor del 1% de los intentos reproductivos son de carácter poligínico (Llambías, 2012). Raramente un macho de Ratona puede atraer y reproducirse con una segunda hembra simultáneamente (Llambías, 2009; Llambías & Fernández, 2009; Young, 1994); pues es un evento que ocurre generalmente cuando el macho monógamo desaloja al propietario de un territorio vecino o lo reemplaza después de su muerte, apropiándose del territorio y de la hembra residente (Llambías et al., 2012). De esta manera, el sistema reproductivo en el área de estudio puede definirse como monogamia social territorial con cuidado biparental.

SITIO DE ESTUDIO

El área de estudio está ubicada en el sector oriental de la Pampa deprimida, perteneciente a la Provincia Fitogeográfica Pampeana (Oyarzabal et al., 2018), y se caracteriza por ser una región de escasa pendiente, con bajo potencial morfogenético y drenaje endorreico o arreico (Vervoorst, 1967). El área se caracteriza por un mosaico de pajonales húmedos, pastizales de lomadas, cuerpos de agua (bañados, cañadones, lagunas) y bosques xerófilos en las zonas más elevadas. En estos bosques xerófilos predominan el tala (*Celtis ehrenbergiana*) y el coronillo (*Scutia buxifolia*) como especies arbóreas dominantes, y la sombra de toro (*Jodina rhombifolia*), el molle (*Schinus longifolius*) junto con el ombú (*Phytolacca dioica*) como especies acompañantes (Oyarzabal et al., 2018).

Los experimentos se realizaron en campos pertenecientes a dos estancias privadas, separadas una de la otra por una corta distancia de 3 km, “La Esperanza” y “Los Zorzales”. Ambas estancias se encuentran ubicadas dentro de los límites del Partido de General Lavalle (36° 20' S, 56° 54 O) Provincia de Buenos Aires (Fig.2a y b). Estos sitios se caracterizan por poseer parches de bosques rodeados por pasturas y áreas inundables. Estos parches de bosque están conformados principalmente por tala y coronillo y dentro de ellos se encuentran asentadas las poblaciones de Ratona Común estudiadas. En los Zorzales, la población de Ratona se encuentra distribuida a lo largo de 8 (ocho) parches de bosque que ocupan un área total de 9.1 ha. En la Esperanza la población estudiada reside en un único parche, de aproximadamente 8 ha., rodeado de pastura. Ambos sitios son destinados exclusivamente a la actividad ganadera, de manera que conservan características ambientales similares. El clima de la región se caracteriza por ser templado a subhúmedo con temperaturas medias

mensuales de 23°C en enero y 13°C en julio, con precipitaciones que alcanzan los 1500mm anuales.

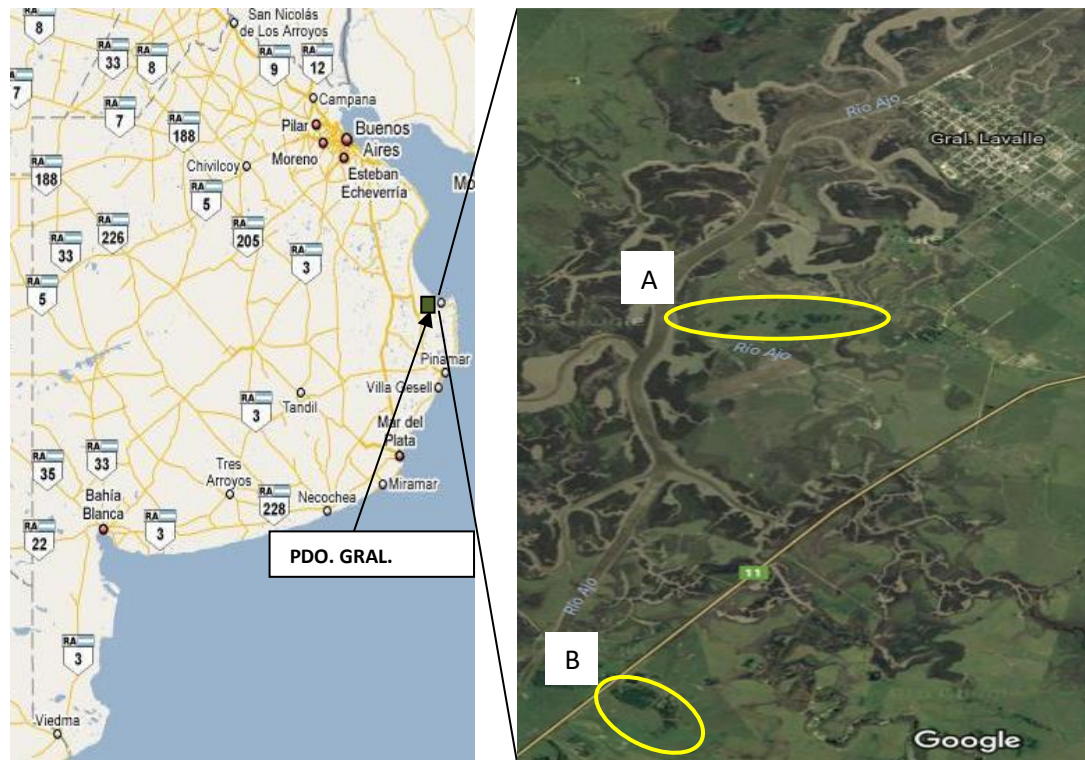


Fig. 2a. Mapa satelital del sitio de estudio. A la izquierda, mapa de la prov. Buenos Aires. Se indica con un cuadrado verde la ubicación del Pdo. de Gral. Lavalle. A la derecha, ampliación del mapa. Se indica la ubicación de la Estancia Los Zorzales (A) y la Estancia La Esperanza (B).



Fig. 2b. Bosque de Tala (*Celtis ehrenbergiana*) característico del sitio de estudio.

MONITOREO DE NIDOS DE RATONA COMÚN

Durante el estudio, para favorecer el seguimiento y monitoreo de los nidos, se utilizaron cajas nido. Estas nidos artificiales constituyen una útil herramienta para estudios de biología reproductiva en aves, ya que permite un buen seguimiento del ciclo reproductivo y además permite regular la tasa de depredación de nidos (Llambías & Fernández, 2009; Møller, 1989; Purcell et al., 1997). Las cajas nido utilizadas en este trabajo consistieron en construcciones de madera de pino (*Pinus* sp.) y *Eucalyptus*, de 30.5 x 16.5 x 12.7 cm y con una entrada frontal de 38 mm de diámetro ubicada en posición frontal. En algunos casos, para evitar eventos de depredación o parasitismo de nido, el hoyo de entrada se ha reducido a un orificio de aproximadamente 27 mm de diámetro. Las cajas nido fueron sujetadas al tronco principal de un árbol a una altura aproximada de 1.5 a 2 m de altura, utilizando alambres (Fig. 3 a-c).

Desde el año 2003 en las estancias Los Zorzales y La Esperanza se han desarrollado diferentes estudios sobre aspectos ligados a la reproducción y cuidado parental en la Ratona Común. De este modo, al momento de iniciar el presente trabajo los sitios de estudios ya contaban con un considerable porcentaje de cajas nido instaladas respecto del total de cajas nido estudiadas al año 2009. Inicialmente en el año 2003, en la estancia Los Zorzales, se colocaron 72 cajas nido distribuidas en un parche de 4.1 ha (densidad de cajas= 23 cajas/ha) y finalmente al año 2009 el sitio ya contaba con un total de 136 cajas nido distribuidas en 9.1 ha (densidad de cajas= 14.94 cajas/ha). En La Esperanza, en el año 2004 se comenzó instalando 30 cajas distribuidas en las 8 ha de bosque (D= 3.75 cajas/ha), alcanzando un total de 130 cajas nido en el año 2009 (D= 16.25 cajas/ha).

El estudio se realizó durante las temporadas reproductivas de la Ratona Común (octubre-diciembre) de los años 2004 a 2010. Para el comienzo de este estudio, una alta proporción de los individuos adultos (aprox. 80%) de estas poblaciones se hallaban marcados con combinaciones únicas de tres anillos de colores y uno de aluminio numerado facilitando así la identificación de esos individuos (Fig. 4 c). No obstante, con el propósito de identificar los adultos de las siguientes temporadas, siempre que se pudo y en los casos donde al menos un individuo de la pareja no se hallaba marcado se procedió a capturarlo y anillarlo. Los machos fueron capturados al comienzo de la temporada y principalmente mediante el uso de redes de niebla; las hembras en cambio fueron capturadas usando trampas vaivén (trampas wig-wag http://golondrinas.cornell.edu/Data_and_Protocol/WigwagAdultTrap.html) durante la cría de pichones de aprox. 10 días de edad debido a que la captura antes de ese período puede causar el abandono del nido por la hembra (P. Llambías, obs. pers.) (Fig. 4 a-d).



Fig. 3. Cajas nido instaladas para la nidificación de Ratona Común. A) Caja nido protegida con un recuadro de madera. B) Caja nido protegida con un disquete de computadora, C) Caja nido con el lateral levantado para realizar el monitoreo del nido alojado en su interior. Foto: Fernández G.



Fig. 4. Captura y anillado de adultos de Ratona Común. A) Captura de machos adultos con red de niebla B) Captura de hembras adultas con trampa wig-wag C) Anillado de adulto capturado D) Adulto de Ratona anillado.

Al comienzo de cada una de las temporadas estudiadas, las cajas nido fueron revisadas regularmente cada 2 ó 3 días, con el propósito de detectar intentos de reproducción e identificar parejas reproductoras marcadas, los cuales fueron identificados mediante el uso de binoculares y/o fotografías digitales. Al detectar un intento reproductivo (aparición de material fino en el nido o "*lining*") la caja nido era inspeccionada día por medio, siempre que fue posible, para detectar el día de inicio de la puesta de huevos. Posteriormente, el nido se revisó cada 2 ó 3 días durante la incubación y cría de pichones hasta que los pichones abandonaron exitosamente el nido o hasta que se hallaron signos de depredación o abandono prematuro del nido por parte de los progenitores y/o pichones. Los registros fueron realizados tratando de minimizar el disturbio al nido, por lo que las visitas fueron breves e involucraron la menor manipulación posible de huevos y/o pichones. Para cada nido se registró la fecha de inicio y finalización de la puesta de huevos, como así también la fecha de inicio de la incubación y de la eclosión de los pichones. Además, se registró el número de huevos y/o pichones durante todo el período reproductivo y cuando los pichones tuvieron 10 días de edad se procedió a marcarlos con un anillo de aluminio numerado para favorecer su identificación posterior. Al final de un ciclo de nidificación, la caja fue vaciada para permitir que la pareja reproductora pudiera re-utilizarla en caso de realizar un segundo intento reproductivo en la misma temporada.

DISEÑO DE LOS EXPERIMENTOS

En este estudio, el ciclo de nidificación de un intento reproductivo se considera que está integrado por 3 períodos: 1) período de puesta, correspondiente al período de tiempo comprendido entre el día de la puesta del primer huevo hasta la puesta del último huevo; 2) período de incubación, correspondiente al período de tiempo comprendido entre el día posterior a la puesta del último huevo (día 1) y el día previo a la ocurrencia de la eclosión de los pichones; y 3) período de cría de pichones, correspondiente al período de tiempo comprendido entre el día de la eclosión del primer pichón (día 1) hasta el día en que los pichones abandonaron el nido. La incubación de los huevos típicamente dura alrededor de 14 días, mientras que la cría de los pichones dura entre 16-17 días (Llambías et al., 2015). Estos dos últimos períodos del ciclo de nidificación corresponden a los períodos en los que se realizaron los experimentos presentados en esta tesis (Fig. 5 a-c).

Durante la etapa de incubación, los experimentos fueron desarrollados entre los días 2 a 4 de iniciada la incubación (incubación temprana) y los días 9 a 11 luego de finalizada la puesta de huevos (incubación tardía). La etapa de incubación temprana refleja el período en

el cual los huevos todavía serían tolerantes a lapsos de desatención extensos por parte de los progenitores, dado que recién empezaría el desarrollo embrionario. En contraste, la etapa de incubación tardía refleja el período en el que la atención al nido puede ser mucho más importante ya que una interrupción prolongada en la incubación puede inducir la muerte embrionaria (Conway & Martin, 2000; Ricklefs, 1969; Sinervo, 1991). El período de cría de pichones fue igualmente dividido en dos etapas: la cría temprana, correspondiendo al período donde los pichones tenían de 3 a 4 días de edad; y cría tardía cuando los pichones tuvieron de 9 a 11 días de vida. La etapa de cría temprana es la más vulnerable, dado que los pichones durante los primeros días de vida no termorregulan eficientemente y dependen fuertemente de la actividad de empolle que realiza la madre para sobrevivir (Dunn, 1976; Finke et al., 1987).



Fig. 5. Ciclo de nidificación de la Ratona Común. A) Período de incubación (Foto: D. Tuero) B) Período de cría, pichones de 3 días C) Período de cría, pichón de 10 días.

MONITOREO DE LA ACTIVIDAD PARENTAL DE RATONA COMÚN

La actividad parental de la Ratona Común fue monitoreada en diferentes estadios del ciclo de nidificación, en ausencia y presencia de un modelo depredador o de un modelo control. El modelo depredador fue un ave depredadora embalsamada o un Búho de plástico y el modelo control un ave embalsamada que no representa riesgo alguno para la Ratona Común. El monitoreo, además, fue realizado bajo diferentes escenarios que dependieron del objetivo y del diseño experimental planteado en cada estudio, los cuales serán descritos en los capítulos correspondientes. Si bien cada objetivo requirió de un diseño experimental diferente, en todos ellos las sesiones experimentales consistieron en monitorear la actividad parental de la Ratona luego de que el modelo depredador o control fuera colocado sobre un poste metálico de 1.5-1.7 m de altura, a una distancia aproximada de 3-4 m de la caja nido y con la mirada del ejemplar dirigida hacia la entrada del nido (Fig. 6).

El monitoreo de la actividad parental, en presencia y ausencia de un estímulo, fue registrado mediante el uso de videocámaras SONY Hi8 o Digital Dcr-Sr85 (Sony Corp., Tokio, Japón) que fueron ubicadas a una distancia de entre 5-10 m de la caja nido. Para minimizar cualquier efecto de la presencia de la videocámara sobre la actividad parental, éstas fueron cubiertas con un camuflaje y ubicadas frente al nido una hora antes de iniciar la filmación. Posteriormente, estas filmaciones fueron reproducidas en el laboratorio y a continuación se analizaron los datos obtenidos. La reproducción de los videocassettes Hi8 se realizó mediante un reproductor de video SONY Hi8 y la reproducción de las filmaciones digitales se hizo mediante el programa para computadoras VLC media player.Ink versión 4.4.2 (VideoLAN Project, GNU GLP v2).

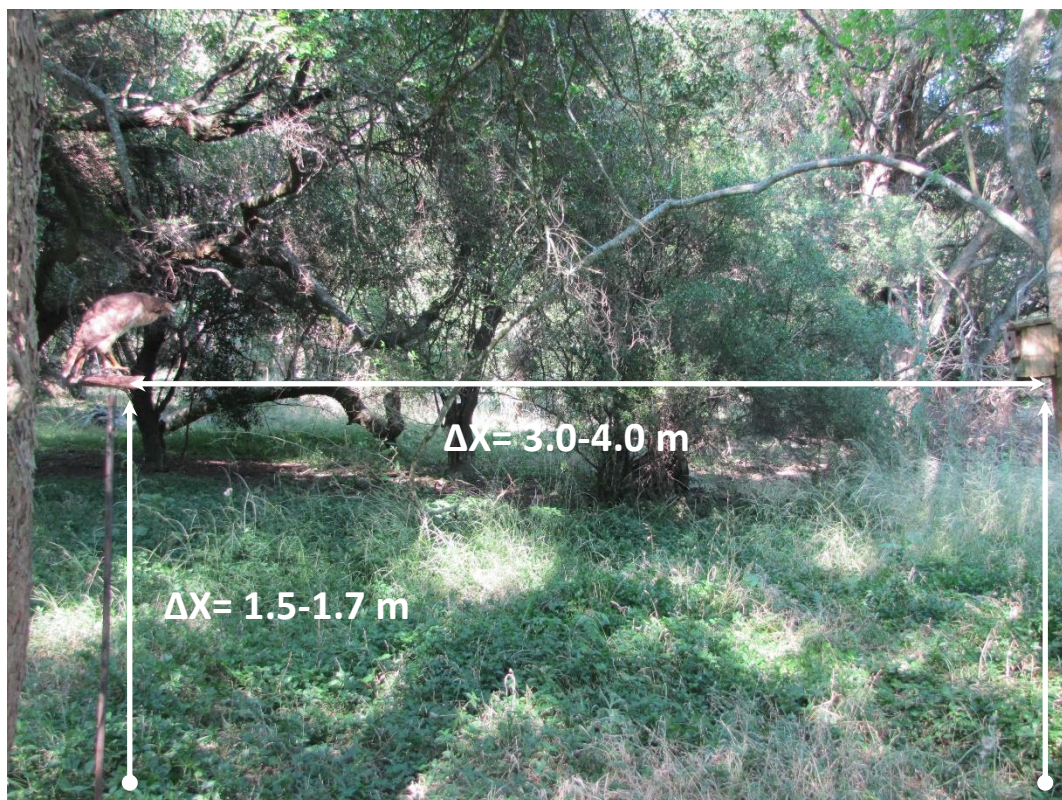


Fig. 6. Sesión de exposición del nido a un estímulo de riesgo. Arriba: Estímulo de riesgo (Tagatú Común, *Rupornis magnirostris*) frente a una caja nido. Flechas verticales: altura desde el suelo, flecha horizontal: distancia del ejemplar a la caja nido. Abajo: imagen videocámara camuflada.

Bibliografía

- Alvarez López, H., Heredia Flores, M. D., & Hernández Pizarro, M. C. (1984). Reproducción del cucarachero común (*troglodytes aedon*), Aves, Troglodytidae en el Valle del Cauca. *Caldasia*, 14(66), 85-124.
- Brumfield, R. T., & Capparella, A. P. (1996). Genetic differentiation and taxonomy in the House Wren species group. *The Condor*, 98(3), 547-556. <https://doi.org/10.2307/1369567>
- Carro. (2012). Dispersión natal y reproductiva de la Ratona Común, *Troglodytes musculus*. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Carro, M. E., Mermoz, M. E., & Fernández, G. J. (2014). Factors affecting the probability of double brooding by Southern House Wrens. *Journal of Field Ornithology*, 85(3), 227-236. <https://doi.org/10.1111/jfo.12064>
- Conway, C. J., & Martin, T. E. (2000). Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature, and nest depredation. *Evolution*, 54(2), 670-685. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb00068.x>
- dos Santos, E. B., Llambías, P. E., & Rendall, D. (2016). The structure and organization of song in Southern House Wrens (*Troglodytes aedon chilensis*). *Journal of Ornithology*, 157(1), 289-301. <https://doi.org/10.1007/s10336-015-1277-3>
- Dunn, E. H. (1976). The relationship between brood size and age of effective homeothermy in nestling House Wrens. *The Wilson Bulletin*, 88(3), 478-482.
- Finke, M. A., Milinkovich, D. J., & Thompson, C. F. (1987). Evolution of clutch size: an experimental test in the House Wren (*Troglodytes aedon*). *The Journal of Animal Ecology*, 56(1), 99. <https://doi.org/10.2307/4802>
- Freed, L. A. (1987). The long-term pair bond of tropical house wrens: advantage or constraint? *American Naturalist*, 130(4), 507-525. <https://doi.org/10.1086/284728>
- Gill, F. B. (2006). Physiology. En W. H. Freeman (Ed.), *Ornithology. 3rd edition* (p. 758 pp).
- Johnson, L. S. (2020). House Wren (*Troglodytes aedon*). En A. F. Poole (Ed.), *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology. <https://doi.org/10.2173/bow.houwre.01>
- LaBarbera, K., Lovette, I. J., & Llambías, P. E. (2012). Mating opportunities, paternity, and sexual conflict: paternal care in northern and southern temperate house wrens. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(2), 253-260. <https://doi.org/10.1007/s00265-011-1273-4>
- Llambías, P. E. (2009). Why monogamy? Comparing House Wren social mating systems in two hemispheres. *PhD Thesis, Cornell University, USA*.
- Llambías, P. E. (2012). How do Southern House Wrens *Troglodytes aedon musculus* achieve polygyny? An experimental approach. *Journal of Ornithology*, 153(2), 571-578. <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0778-y>
- Llambías, P. E., Carro, M. E., & Fernández, G. J. (2015). Latitudinal differences in life-history traits and parental care in northern and southern temperate zone House Wrens. *Journal of Ornithology*, 156(4), 933-942. <https://doi.org/10.1007/s10336-015-1217-2>
- Llambías, P. E., & Fernández, G. J. (2009). Effects of nestboxes on the breeding biology of Southern House Wrens *Troglodytes aedon bonariae* in the southern temperate zone. *Ibis*, 151(1), 113-121.
- Llambías, P. E., Labarbera, K., & Astié, A. A. (2012). Similar patterns of parental provisioning in a monogamous and a polygynous population of the House Wren. *The Condor*, 114(3), 629-638. <https://doi.org/10.1525/cond.2012.110066>
- Møller, A. P. (1989). Parasites, predators and nest boxes: facts and artefacts in nest box studies of birds? *Oikos*, 56(3), 421. <https://doi.org/10.2307/3565628>
- Oyarzabal, M., Clavijo, J., Oakley, L., Biganzoli, F., Tognetti, P., Barberis, I., Maturo, H. M., Aragón, R.,

- Campanello, P. I., Prado, D., Oesterheld, M., & León, R. J. C. (2018). Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral*, 28(1), 040-063. <https://doi.org/10.25260/EA.18.28.1.0.399>
- Purcell, K. L., Verner, J., & Oring, L. W. (1997). A Comparison of the Breeding Ecology of Birds Nesting in Boxes and Tree Cavities. *The Auk*, 114(4), 646-656. <https://doi.org/10.2307/4089284>
- Ricklefs, R. E. (1969). An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 9, 1-48. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.9>
- Sinervo, B. (1991). Egg Incubation. En D. C. Deeming & M. W. J. Ferguson (Eds.), *Choice Reviews Online* (Vol. 30, Número 02). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511585739>
- Skutch, A. F. (1953). Life History of the Southern House Wren. *The Condor*, 55(3), 121-149. <https://doi.org/10.2307/1364829>
- Vervoorst, F. (1967). Las comunidades vegetales de la depresión del Salado: Provincia de Buenos Aires. En: La vegetación de la República Argentina. *Serie fitogeografica7*. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Buenos Aires.
- Young, B. E. (1994). The effects of food, nest predation and weather on the timing of breeding in tropical house wrens. *The Condor*, 96(2), 341-353. <https://doi.org/10.2307/1369319>



3

RIESGO DE DEPREDACIÓN Y COMPORTAMIENTO PARENTAL DURANTE LA CRÍA DE PICHONES

SINOPSIS. En este capítulo se describe el comportamiento parental de la Ratona Común ante un potencial riesgo de depredación durante la cría de pichones y se evalúa si el riesgo que afrontan los progenitores durante el cuidado parental varía entre sexos.

RESUMEN

La depredación es el principal factor de mortalidad que afecta la supervivencia de las aves y puede alterar el comportamiento de los individuos durante la época reproductiva. Durante el período reproductivo y ante un posible riesgo de depredación, los progenitores se enfrentan al dilema de protegerse ellos mismos o sostener la atención de las crías, asumiendo el costo de ser depredados. El presente capítulo tiene como objetivos describir el comportamiento parental de progenitores de Ratona Común, *Troglodytes aedon*, durante la cría de pichones por efecto de la presencia de un potencial depredador de progenitores; evaluando, además, si el riesgo de depredación que los progenitores deciden afrontar varía entre sexos. El escenario de riesgo fue simulado al exponer un modelo plástico de Búho en cercanías al nido. Como control se utilizó un ejemplar taxidermizado de Varillero Congo (*Chrysomus ruficapillus*). Se trabajó con parejas reproductoras que tuvieran al cuidado nidadas con 4 a 6 pichones de entre 3 y 4 días de edad o entre 9 y 11 días de edad. Un total de 24 parejas fueron expuestas a la potencial amenaza, mientras que otras 23 fueron expuestas al control. Los resultados revelaron que, durante la exposición al riesgo, los progenitores optaron por una respuesta evasiva ya que reanudaron tardíamente las actividades de atención al nido o las evitaron. No obstante, los progenitores no alteraron el número de visitas de alimentación durante la exposición al riesgo una vez que retomaron la actividad. El riesgo que afrontaron durante el cuidado parental varió entre sexos, las hembras retornaron más pronto al nido afrontando mayores riesgos que los machos. Además, el riesgo que las hembras estaban dispuestas a afrontar se incrementó con el avance del ciclo reproductivo. Los resultados obtenidos en este capítulo proveen evidencias sobre cómo la Ratona Común adopta una estrategia antidepredatoria que minimiza los costos asociados al riesgo de depredación. Asimismo, revela que el riesgo que afronta la Ratona varía entre sexos y que el riesgo que afrontan las hembras estaría relacionado al valor reproductivo y/o condición de la nidada.

INTRODUCCIÓN

La depredación de nidos es uno de los eventos que más afecta el éxito reproductivo de la mayoría de las aves (Martin & Briskie, 2009). De allí que se la considera como un evento capaz de moldear y/o favorecer el desarrollo de estrategias antidepredatorias (Ibáñez-Álamo et al., 2015; Lima, 2009). Durante la etapa reproductiva, la presencia de un depredador en cercanías al nido expone a los progenitores a un compromiso entre la reproducción actual y la futura, es decir, invertir en la protección y atención del nido pero al mismo tiempo asegurar su supervivencia (Trivers, 1972). De allí que, desde un punto de vista adaptativo, en cada intento reproductivo, los progenitores deberán invertir en estrategias que maximicen la supervivencia de las crías pero que al mismo tiempo minimicen el riesgo de que ellos mismos sean depredados (Ibáñez-Álamo et al., 2015; Lima, 2009; Martin & Briskie, 2009).

En varias especies con cuidado biparental se ha visto que las estrategias antidepredatorias difieren entre sexos, dado que durante la inversión la relación costo-beneficio no necesariamente es la misma para machos y hembras (Kokko & Jennions, 2008; Krenhardt et al., 2021; Montgomerie & Weatherhead, 1988; van den Bemt et al., 2021). La probabilidad de renidificar, el riesgo de daño por enfrentar al depredador, la probabilidad de criar la nidada ante la ausencia de la pareja, la certeza de paternidad, etc. son todos factores que pueden influir en el valor reproductivo con que los progenitores perciben a la nidada y por lo tanto influir sobre las estrategias reproductivas adoptadas por cada progenitor (Samelius & Alisauskas, 2006; Sproat & Ritchison, 1993; Tryjanowski et al., 2004). Por ejemplo, en las especies donde la actividad de incubación y/o empole es tarea exclusiva de uno de los miembros de la pareja, se ha evidenciado que el progenitor a cargo de estas tareas afronta mayores riesgos (Caro, 2005; Dale et al., 1996).

Son varios los trabajos que han estudiado las estrategias antidepredatorias adoptadas por los progenitores durante el ciclo reproductivo (Lima, 2009; Lima & Dill, 1990; Martin & Briskie, 2009). Estos en general, evidencian que el incremento del riesgo de depredación promueve cambios en el patrón de incubación (Chalfoun & Martin, 2010; Ghalambor & Martin, 2002; Ibáñez-Álamo & Soler, 2012) o en el tiempo de retorno al nido y/o en la frecuencia de provisión de alimentos (Eggers et al., 2005; Schaef & Mumme, 2012; Tilgar et al., 2011; van den Bemt et al., 2021), donde tales cambios se relacionan con estrategias antidepredatorias basadas en la reducción de la actividad parental (Lima, 1998). No obstante, la mayoría de los autores se han

enfocado en estudiar el comportamiento de defensa de nido cuando los progenitores detectan la presencia de un depredador de nidos. Son pocos los estudios que se han enfocado en el riesgo de depredación ante un depredador de adultos, analizando si los progenitores deciden continuar o detener actividades de atención al nido, tales como la incubación, empolle y provisión de alimentos (Caro, 2005; Ibáñez-Álamo et al., 2015; Lima, 2009).

En este capítulo se plantea como objetivos: 1) describir el comportamiento de cuidado biparental de la Ratona Común (*Troglodytes aedon*) cuando se expone a un potencial riesgo de depredación; y 2) evaluar posibles diferencias sexuales en el riesgo que deciden afrontar los progenitores en presencia de un potencial depredador. Para los progenitores continuar con las actividades de atención al nido en presencia de una amenaza implica exponerse a un riesgo de muerte o de resultar seriamente heridos. Por lo tanto, se plantea que los progenitores “afrontan un riesgo”, cuando ellos optan por retornar al nido para continuar las actividades de atención del nido a pesar de la presencia del potencial riesgo de depredación. Considerando que la Ratona Común es un ave pequeña del grupo de los paseriformes altriciales que posee cuidado biparental y que la hembra es quien se encarga exclusivamente de la incubación de los huevos y del empolle de las crías de corta edad, entonces, se espera que en presencia de una potencial amenaza: 1) La Ratona Común decida afrontar el riesgo de continuar con las actividades de atención al nido adoptando estrategias que minimicen el riesgo de depredación, tales como retrasar el retorno al nido y/o disminuir la actividad en el nido; y 2) el riesgo que decida afrontar la Ratona Común varíe entre sexos. En particular, se espera que la hembra afronte mayores riesgos que el macho dado que los costos de renidificar, y por ende el valor de la nidada actual, son mayores para ella que para el macho.

MATERIALES Y MÉTODOS

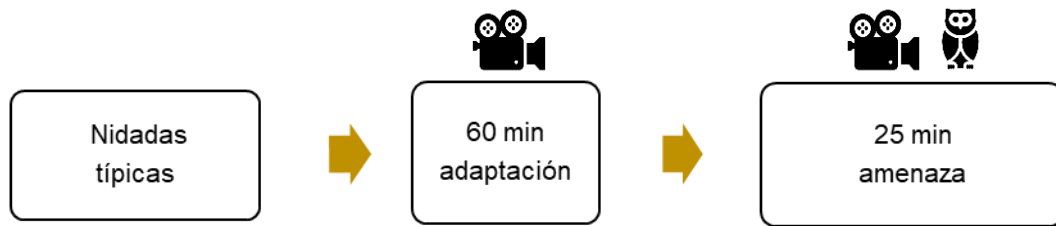
Sitio y período de estudio

El estudio fue realizado durante el período de cría de pichones de la Ratona Común (octubre-diciembre), correspondiente a los años 2004-2009. La población de Ratona estudiada habita bosques fragmentados de tala (*Celtis ehrenbergiana*) pertenecientes a las estancias La Esperanza y Los Zorzaes, Pdo. de Gral. Lavalle, Pcia. de Buenos Aires (ver capítulo 2 “Metodología general” para más detalles).

Diseño experimental

Un total de 24 parejas reproductoras de Ratona Común se expusieron a un modelo plástico de Búho para simular un escenario de riesgo, mientras que otras 23 se expusieron a un modelo experimental control (Fig. 1; Tabla 1). En cada sesión de exposición, el modelo fue designado al azar y colocado sobre un poste metálico de 1.50-1.70 m de altura, aproximadamente a 3 m de distancia del nido y con la mirada en dirección a la entrada al nido. El modelo Búho (*amenaza* en adelante) habitualmente es utilizado como herramienta para ahuyentar aves (modelo de Búho Dalen Gardeneer de 40 cm #OW&; Dalen Products Inc.; Fig. 2a), debido a su morfología similar a la de un Búho Ñacurutú (*Bubo virginianus*); un depredador que se alimenta principalmente de roedores pero también de reptiles, invertebrados y aves (Lavado Solis, 2015). Si bien la respuesta parental hacia este modelo plástico no necesariamente refleja la respuesta de la Ratona ante un depredador vivo, se ha demostrado que este modelo funciona como un eficiente estímulo de riesgo para los adultos (Fernández & Llambías, 2013; Rensel & Wilder, 2012). En esta tesis se considera, entonces, que para los progenitores de Ratona el modelo plástico de Búho representa un potencial riesgo de depredación. El modelo control fue representado por una especie inofensiva para la Ratona, un ejemplar taxidermizado de Varillero Congo (*Chrysomus ruficapillus*), que al igual que el modelo Búho se encontraba en posición de reposo (Fig. 2b). El Varillero Congo suele habitar los bañados, marismas y áreas húmedas abiertas de la zona por lo que tiene poco o nulo contacto con la Ratona Común.

A) SESIONES DE EXPOSICIÓN AL MODELO DEPREDAADOR



B) SESIONES DE EXPOSICIÓN AL MODELO CONTROL

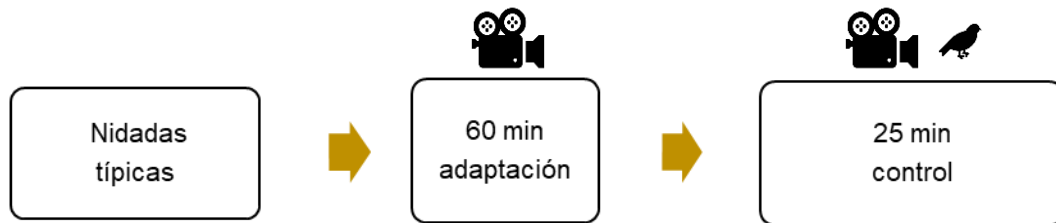


Fig. 1. Diseño experimental: A) Parejas reproductoras de nidos con 4-6 pichones expuestas al Búho de plástico, B) Parejas reproductoras de nidos con 4-6 pichones expuestas a un Varillero Congo embalsamado. Sesiones experimentales desarrolladas entre los 3 y 4 días o entre los 9 y 11 días de edad. Modelos experimentales asignados al azar.

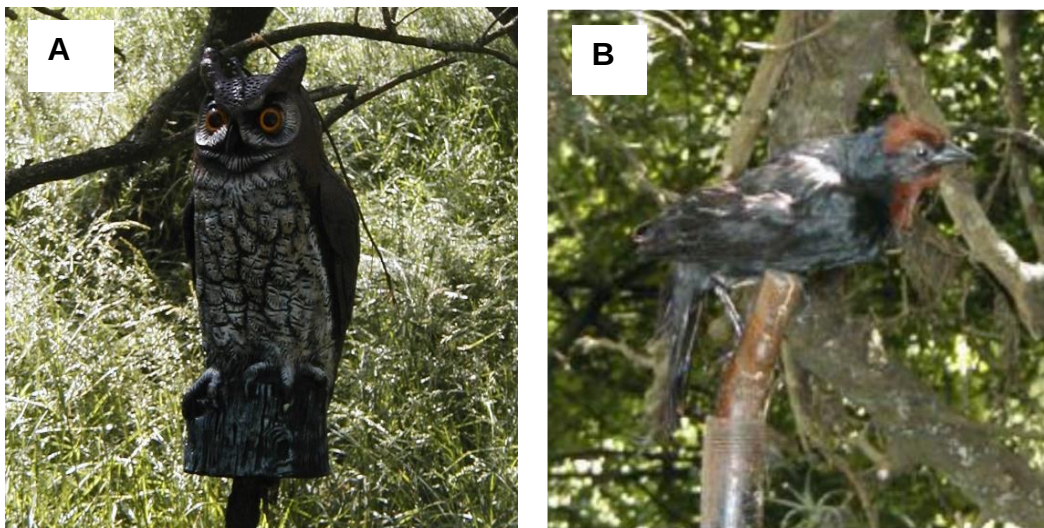


Fig. 2. Modelos experimentales utilizados: A) Búho plástico (potencial amenaza) y B) Varillero Congo taxidermizado (control).

En el estudio se incluyeron únicamente las nidadas pertenecientes al primer intento reproductivo (octubre-diciembre) y con tamaño de nidada típico (entre 4 y 6 pichones; Llambías et al., 2015) con el propósito de minimizar la variabilidad que pudiera existir entre nidos a causa de diferencias en el tamaño de nidada y/o el intento reproductivo (Llambías et al., 2015). Los experimentos fueron desarrollados luego de que eclosionaron todos los huevos del nido y cuando los pichones tuvieron entre los 3 y 4 días de edad (cría temprana, n=26), o entre los 9 y 11 días de edad (cría tardía, n=21) (Tabla1). El período de cría temprana refleja el período en el que los pichones poseen bajo desarrollo motriz, no poseen plumas y no termorregulan eficientemente por lo que necesitan de la actividad de empolle de la hembra (Dunn, 1976). El período de cría tardía, en cambio, representa el período en donde los pichones ya poseen mayor motricidad, plumaje y capacidad para termorregular, aunque aún requieren ser alimentados por los progenitores (Dunn, 1976; Finke et al., 1987; Llambías et al., 2012).

Debido al limitado número de nidos para realizar los experimentos, en una misma temporada reproductiva, las parejas fueron expuestas a los dos modelos, pero en diferentes períodos reproductivos del nido y designando los modelos al azar. Para evitar la habituación a los modelos, nunca una misma pareja fue expuesta dos veces al mismo modelo en el mismo año de estudio.

Tabla1. Sesiones de exposición realizadas durante la cría temprana y tardía de pichones

<i>Modelo experimental</i>	<i>Período de cría</i>		Total
	Temprana	Tardía	
Amenaza ¹	13	11	24
Control ²	13	10	23
Totales	26	21	47

¹Búho ²Varillero

Todos los experimentos fueron realizados entre el alba y el mediodía (0600 y 1300 hs) y fueron registrados usando una videocámara Sony-Hi8 o digital (Sony Dcr-Sr85; Sony Corp., Tokio, Japón). Posteriormente, en el laboratorio se analizaron las filmaciones obtenidas. Las cámaras fueron ubicadas aprox. entre 5-10 m de distancia al nido, focalizándolas hacia la entrada de los nidos para registrar la actividad parental. Con el propósito de habituar las aves a su presencia, las cámaras fueron ubicadas 60 min antes del inicio del experimento, ocultas entre la vegetación circundante y

cubiertas con una tela camuflada para minimizar su detección. Una vez finalizado el período de acostumbramiento a la cámara y con el propósito de registrar la actividad parental basal, se filmó durante 60 minutos la actividad parental al nido en ausencia de modelo (sesión de pre-exposición). Posteriormente, se procedió a realizar las sesiones de exposición, las cuales iniciaron cuando se colocó el modelo correspondiente sobre el poste metálico. Una vez colocado el modelo, se filmó la actividad parental de los progenitores al nido durante 25 minutos (sesión de exposición). Previo al inicio de las sesiones se chequeó que ninguno de los miembros de la pareja de Ratona se alojara en el interior de las cajas nido. Ningún investigador permaneció en cercanías al nido durante el registro de la actividad parental (sesiones pre-exposición y exposición).

Variables analizadas

La respuesta parental a ambos modelos fue evaluada a partir de los registros fílmicos. Por un lado, el riesgo que afrontaron las parejas de Ratona se analizó cuantificando el tiempo que cada miembro de la pareja demoró en reanudar la actividad parental (latencia) (Dale et al., 1996), es decir, que se analizó el tiempo transcurrido desde que inició una sesión de exposición hasta que el progenitor retornó al nido para alimentar o empollar a los pichones. Como parte del control experimental, además, se registró el tiempo de retorno de los progenitores al nido durante la pre-exposición (tiempo de inicio de la pre-exposición hasta que se observa el retorno del macho o la hembra al nido). La latencia se midió en segundos y se asignó un valor de latencia máximo equivalente a los 1500 seg. cuando no se registró retorno a la actividad durante el transcurso de los 25 minutos de duración de una sesión. Se midió la latencia del macho, de la hembra y una latencia de la pareja o latencia general que corresponde al menor tiempo que le tomó a algún miembro de la pareja en retornar a la actividad.

Por otro lado, en aquellos nidos en donde al menos uno de los progenitores retomó la actividad parental, además, se analizó el cambio relativo en las visitas de alimentación (CR) provocado por la presencia de la amenaza, que fue estimado como:

$$CR = \frac{tv_{pre-exposición} - tv_{exposición}}{tv_{pre-exposición}}$$

siendo tv_i la tasa de visita estimada a partir del número de visitas que un macho o hembra realizó durante una sesión de pre-exposición y exposición a un modelo. Esta variable estandarizada permite cuantificar cambios en el número de visitas basales en respuesta al modelo presentado, controlando la variabilidad de respuesta entre progenitores de diferentes nidos. La tasa de visitas fue calculada considerando el

número de visitas registradas durante el período que va desde que los progenitores retornaron al nido hasta que finalizó la sesión (tiempo de sesión - latencia), con el fin de independizar la tasa de visitas de la latencia al retorno de la actividad.

Análisis estadístico

Todos los análisis se realizaron bajo el entorno R (v 3.6.2, R Core Team 2019). Para validar el uso de experimentos realizados durante diferentes períodos reproductivos, se compararon registros de diferentes años de parejas reproductoras que fueron expuestas a la presencia del Búho, como modelo depredador (2004-2006 y 2009). La prueba de Kaplan Meier no detectó un efecto del año sobre la latencia durante la cría temprana ($X^2=1.41$, $p=0.45$ y $X^2=1.07$, $p=0.59$; para hembras y machos, respectivamente) ni durante la cría tardía ($X^2=0.25$, $p=0.88$; $X^2=4.35$, $p=0.11$; para hembras y machos, respectivamente). Un análisis de varianza tampoco detectó efecto del año sobre el número de visitas/sesión durante la cría temprana ($F=0.19$, $GL=3$, $p=0.83$ y $F=0.13$, $GL=3$, $p=0.88$; para hembras y machos, respectivamente) ni durante la cría tardía ($F=0.33$, $GL=3$, $p=0.73$; $F=1.89$, $GL=3$, $p=0.21$; para hembras y machos, respectivamente). En consecuencia, la variable año no fue incluida como un factor en los análisis posteriores.

El uso del ejemplar Varillero como control se validó al comparar la actividad parental en presencia (exposición) y ausencia (pre-exposición) de este ejemplar. La prueba de rangos de Wilcoxon no detectó cambios en la latencia a causa de la presencia del Varillero durante la cría temprana (pareja: $z=1.57$, $p=0.12$; hembra: $z=0.47$, $p=0.64$ y macho: $z=1.01$, $p=0.31$) ni durante la cría tardía de pichones (pareja: $z=-1.07$, $p=0.28$; hembra: $z=-0.73$, $p=0.46$, y macho: $z=-1.21$, $p=0.22$). La prueba de T para muestras pareadas tampoco detectó cambios en el número de visitas/sesión con la exposición al Varillero, durante la cría temprana (pareja: $T=-0.97$, $p=0.35$; hembra: $T=-1.00$, $p=0.33$ y macho: $T=-0.82$, $p=0.43$) ni durante la cría tardía de pichones (pareja: $T=0.18$, $p=0.86$; hembra: $T=1.13$, $p=0.32$ y macho: $T=-0.36$, $p=0.74$).

Para examinar el riesgo de depredación que las parejas de Ratona deciden afrontar durante la cría de pichones, se evaluaron variaciones en la latencia debido a la presencia de la amenaza mediante modelos mixtos de riesgos proporcionales de Cox (MMRPC; paquete COXME, v2.7.2, Therneau 2015). En cada modelo se introdujo la variable dependiente latencia y la variable binaria estado (1=entra, 0=no entra) para indicar si la Ratona retornó o no al nido dentro de los 25 minutos de sesión y en qué tiempo lo hizo. Así, un valor de latencia <1500 seg. y estado=1 indicó retorno al nido y latencia máxima=1500 seg y estado=0 indicó no retorno. Como variables predictoras

fijas se introdujeron el tipo de modelo experimental presentado (amenaza/control), el período de cría (temprana/tardía) y la interacción entre estos factores. La identidad del nido fue incluida como factor aleatorio, para controlar la variabilidad de respuesta entre progenitores de diferentes nidos. Se construyeron diferentes modelos estadísticos para estudiar el riesgo que decide afrontar la pareja, el macho y la hembra.

Las posibles diferencias sexuales en la latencia se evaluaron para cada período de cría comparando, entre miembros de una misma pareja (macho-hembra), la latencia registrada bajo la presencia de la amenaza. El análisis se realizó mediante la función *wilcoxsign_test* para muestras pareadas del paquete *coin* de R.

El cambio relativo en las visitas de alimentación (CR) se evaluó mediante la construcción de modelos lineales mixtos (MLM) utilizando la función *lme* del paquete *nlme* de R. La variable CR se introdujo como variable dependiente, el tipo de modelo experimental presentado (amenaza/control), el período de cría (temprana/tardía), el sexo (hembra/macho) y la interacción entre los factores se incorporaron como factores fijos y la identidad del nido como factor aleatorio.

En todos los análisis realizados se chequeó el cumplimiento de los supuestos de riesgos proporcionales y normalidad de los residuos. Los modelos matemáticos finales fueron seleccionados mediante el método de reducción, removiendo los términos que no resultaron significativos para así obtener el modelo más parsimonioso. La contribución global de los modelos se evaluó mediante un análisis de devianza a través de la función *anova* de R. Esta función realiza una prueba de verosimilitud entre dos modelos anidados para evaluar qué modelo se ajusta mejor a los datos de la muestra. En todos los análisis se trabajó con hipótesis a dos colas y con un nivel de significancia de $\alpha < 0.05$.

RESULTADOS

En presencia de la amenaza, todos los nidos ($n=24$) fueron atendidos por al menos un miembro de la pareja durante la cría temprana ($n=13$) y la cría tardía ($n=11$; Fig. 3). Todas las hembras retornaron al nido, mientras que sólo el 66.60 % de los machos decidió hacerlo (16/24). Un 38.50% (5/13) de los machos se rehusó a retornar al nido durante la cría temprana y un 27.30% (3/11) durante la tardía cuando estaba presente la amenaza. En presencia del control el 100% de los nidos ($n=23$) fue atendido prontamente por ambos progenitores, tanto durante la cría temprana de pichones ($n=13$) como durante la cría tardía ($n=10$; Fig. 3).

Los MMRPC indicaron que el patrón de respuesta de la pareja se correspondió con el patrón de respuesta de las hembras y difirió del patrón de respuesta de los machos. Las variaciones de latencia de las hembras fueron explicadas tanto por el tipo de modelo experimental presentado como por el período de cría, mientras que las variaciones de la latencia de los machos fueron explicadas solo por efecto del tipo del modelo experimental. En ningún caso se detectó un efecto de interacción (Tabla 2). Ante la presencia de la amenaza tanto hembras como machos demoraron el retorno al nido, mostrando un aumento significativo de la latencia ($e^{\beta} < 1$; Tabla 2, Fig. 3). Las hembras, además, mostraron latencias significativamente más bajas durante la cría tardía de pichones ($e^{\beta} > 1$; Tabla 2, Fig. 3).

Al comparar la latencia entre hembras y machos de una misma pareja se detectaron diferencias significativas. Independientemente del período de cría, ante la amenaza los machos respondieron con latencias significativamente mayores a las registradas para las hembras (cría temprana: $\chi^2 = 4.50$, $GL = 1$, $p = 0.03$; cría tardía: $\chi^2 = 9.70$, $GL = 1$, $p < 0.01$).

Los MLM revelaron que ni el tipo de modelo experimental presentado ($F = 11.50$, $p = 0.08$), ni el período de cría ($F = 1.06$, $p = 0.41$), como tampoco el sexo de los progenitores ($F = 4.31$, $p = 0.17$) tuvieron un efecto significativo sobre el cambio relativo en las visitas de alimentación. El efecto interacción tampoco resultó significativo ($F = 2.72$, $p = 0.11$; Fig. 4).

Tabla2. Variables predictoras que explican la latencia de retorno al nido de la Ratona Común

		β	e^{β}	z
PAREJA				
Período de cría	Temprana†	-----	-----	
	Tardía	0.85	2.33	2.64**
Tipo de modelo	Control†	-----	-----	
	Amenaza	-1.56	0.21	-4.18**
Período*modelo	Cría temprana: control†	-----	-----	
	Cría tardía: amenaza	0.06	1.06	0.09NS
HEMBRA				
Período de cría	Temprana†	-----	-----	
	Tardía	0.97	2.63	2.73**
Tipo de modelo	Control†	-----	-----	
	Amenaza	-1.13	0.32	-3.28**
Período*modelo	Cría temprana: control†	-----	-----	
	Cría tardía: amenaza	0.13	1.14	0.19NS
MACHO				
Período de cría	Temprana†	-----	-----	
	Tardía	0.41	0.66	0.98NS
Tipo de modelo	Control†	-----	-----	
	Amenaza	-2.38	0.09	-4.81**
Período*modelo	Cría temprana: control†	-----	-----	
	Cría tardía: amenaza	-0.19	0.82	-0.24NS

Valores del exponente (β) y estadístico (z) correspondientes a las variables predictoras con los que se construyeron los modelos de riesgos proporcionales de Cox (MMRC). Cría temprana de pichones: 3-4 días de edad; cría tardía de pichones: 9-11 días de edad. ** $p < 0.01$, (NS) $p > 0.05$, † Categoría de referencia.

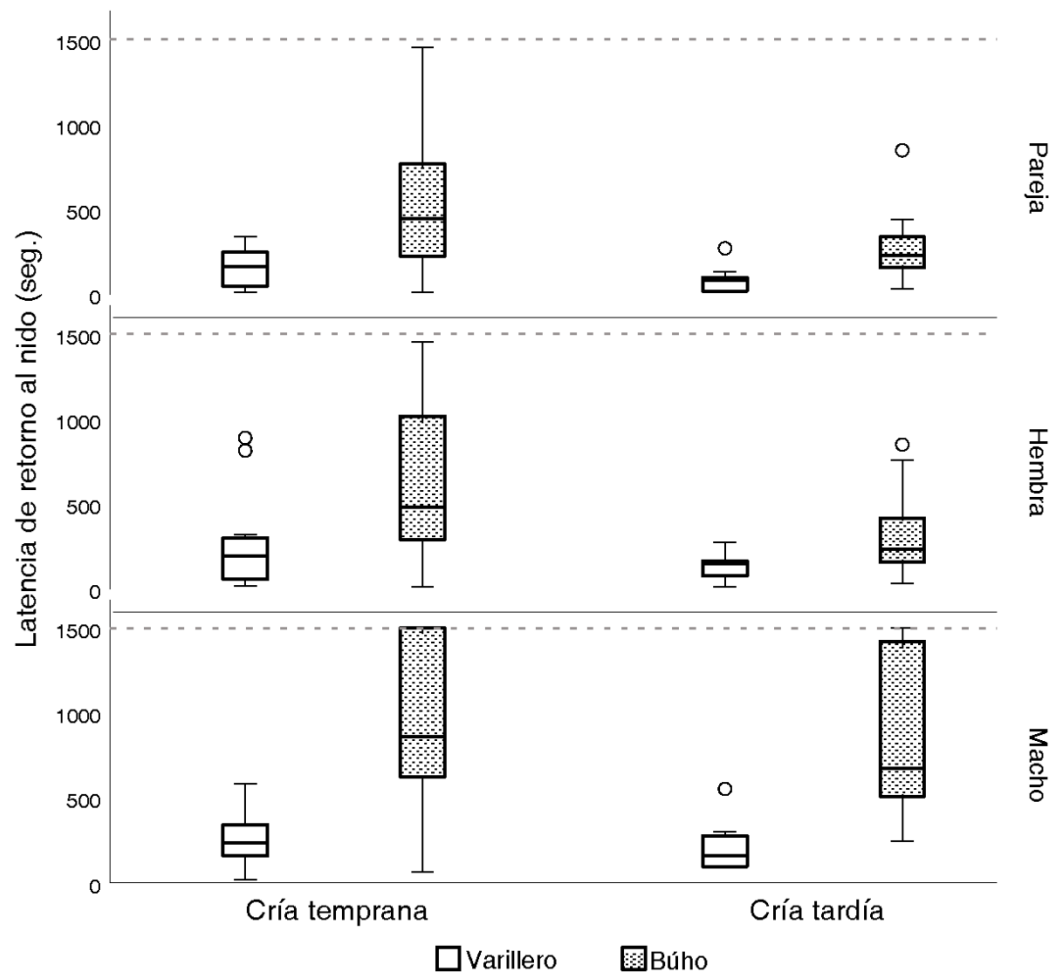


Fig. 3. Latencia de retorno al nido de la Ratona Común en presencia del control (caja blanca) o la amenaza (caja moteada) durante la cría temprana (3-4 días de edad) y cría tardía (9-11 días de edad) de pichones. Las cajas representan el rango intercuartil (25%- 75%), las líneas horizontales de las cajas representan las medianas, las líneas verticales indican los valores mínimo y máximo dentro de 1.5 veces el rango intercuartílico por debajo y por encima de los extremos de la caja. Los círculos indican valores atípicos. La línea horizontal punteada a lo largo del gráfico representa la latencia de retorno máxima registrable para 25 minutos de sesión (1500 seg.).

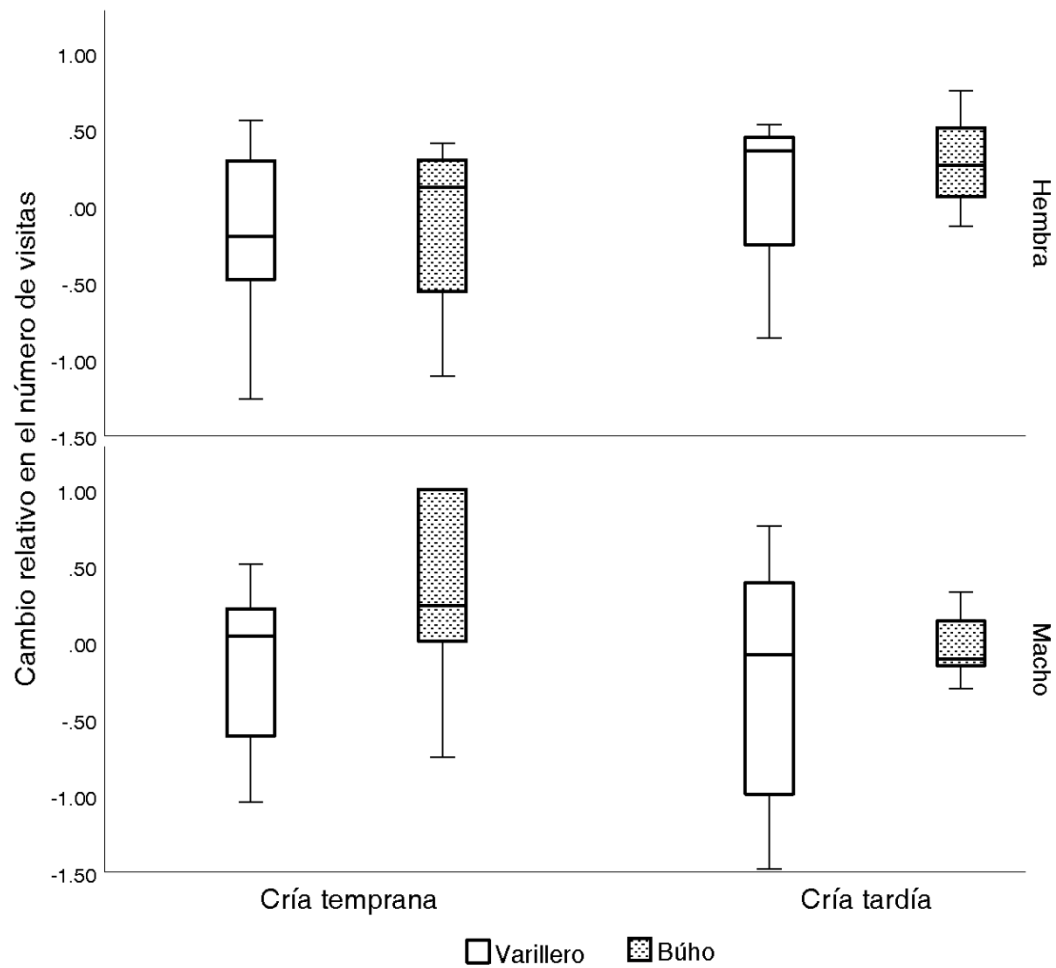


Fig. 4. Cambio relativo en las visitas de alimentación. Parejas expuestas al control (caja blanca) o a la amenaza (caja moteada) durante la cría temprana (3-4 días de edad) y cría tardía (9-11 días de edad) de pichones. Las cajas representan el rango intercuartil (25% - 75%), las líneas horizontales de las cajas indican las medianas y las líneas verticales indican los valores mínimo y máximo dentro de 1,5 veces el rango intercuartílico por debajo y por encima de los extremos de la caja.

DISCUSIÓN

El principal objetivo de este capítulo fue describir el comportamiento parental de la Ratona Común cuando se expone a una potencial amenaza, evaluando posibles diferencias sexuales en el riesgo que deciden afrontar los progenitores durante la asistencia al nido. Los resultados indicaron que el modelo plástico de Búho fue detectado por las parejas de Ratona como si fuera una amenaza, por lo que alteraron el comportamiento parental ante su presencia. Las parejas mostraron una respuesta evasiva, optando por reanudar más tarde las actividades de atención del nido y/o evitando el nido. Los resultados además indicaron que el riesgo que deciden afrontar los progenitores varía entre sexos, revelando que las hembras afrontaron mayores riesgos que los machos ya ellas optaron por retornar al nido más pronto que ellos, independientemente del período de cría. También se diferenciaron en que ellas mostraron variaciones en el riesgo que afrontaron a medida que avanzaba el período reproductivo, mientras que el riesgo que los machos afrontaron no cambió.

Considerando los resultados de trabajos anteriores (Fernández & Llambías, 2013; Rensel & Wilder, 2012) y los obtenidos en este capítulo, se refuerza la evidencia de que el modelo plástico de Búho es un eficiente estímulo de riesgo. Esto puede ser explicado a partir de las evidencias presentadas en otros trabajos que indican que la presencia de ciertos rasgos morfológicos de los depredadores, tales como el tamaño del cuerpo, la presencia de grandes ojos amarillos, la forma de garras y pico, propios de aves depredadoras, parecen ser considerados por los passeriformes como rasgos claves útiles para clasificar un intruso como una potencial amenaza y también para ajustar la respuesta antidepredatoria (Antonová et al., 2021; Beránková et al., 2014, 2015; Fuchs et al., 2019). Incluso se ha evidenciado que, ante la ausencia de estos rasgos claves, el riesgo percibido por la presa disminuye (Curio, 1975; Fuchs et al., 2019; Němec et al., 2021). En este sentido, es posible que la respuesta antidepredatoria de la Ratona al modelo Búho se vincule con la presencia de ciertos rasgos claves; ya que el modelo de depredador utilizado posee rasgos morfológicos que lo asemejan a un Búho Ñacurutú (*Bubo virginianus*), un conocido depredador de adultos de la Ratona Común (Faúndez et al., 2016; Lavado Solis, 2015; Trejo & Grigera, 1998). No obstante, si se considera que en algunas especies el riesgo que afrontan los progenitores incrementa con el tamaño del intruso (Beránková et al., 2015) y que la talla del modelo plástico de Búho es de 40 cm, una altura significativa para la pequeña Ratona, entonces también es posible relacionar la respuesta de la Ratona con el tamaño del modelo. No obstante, se requieren experimentos específicos para demostrarlo.

Una vez que el intruso es clasificado como una amenaza los progenitores deben decidir por una respuesta que maximice los beneficios de la inversión parental pero que, además, minimice los costos asociados a la respuesta antidepredatoria adoptada (Lima, 2009; Montgomerie & Weatherhead, 1988). De acuerdo con la literatura existen varias estrategias adoptadas por los progenitores, por ejemplo, algunas especies deciden reducir el tiempo invertido en el nido (Chalfoun & Martin, 2010; Harris, 1980; Morosinotto et al., 2013). Otras especies, al igual que lo registrado aquí con la Ratona, deciden retrasar el retorno a la actividad parental (Michl et al., 2000; Salazar et al., 2021; Thomson et al., 2011), e incluso algunas especies reducen la tasa de visitas de alimentación (Eggers et al., 2005; Fontaine & Martin, 2006; Hua et al., 2014; Tilgar et al., 2011; van den Bemt et al., 2021). Todas estas estrategias probablemente tengan como objetivo disminuir la actividad parental para evitar que la atención del depredador se dirija hacia al nido (Eggers et al., 2005; Martin et al., 2000; Skutch, 1949). Entonces es de esperar que las parejas de Ratona respondan evasivamente, retornando más tarde al nido, con el mismo propósito. No obstante, una vez que hembras y machos decidieron reanudar las actividades, se observó que las visitas de alimentación no disminuyeron. Una posibilidad es que esto se relacione con un proceso de acostumbamiento, ya que según algunos autores, una vez que los progenitores tienen una experiencia directa con el potencial depredador la percepción de riesgo comienza a devaluarse y por lo tanto los progenitores pierden el interés en la amenaza (Caro, 2005). Por otro lado, la tasa de visitas fue calculada considerando el período de tiempo que va desde que los progenitores retornaron al nido hasta que finalizó la sesión (tiempo de exposición – latencia). De ahí, que otra posibilidad es que el período de tiempo en el que se contabilizaron las visitas resultó insuficiente para detectar variaciones significativas en la tasa de visitas a causa de la presencia del modelo depredador. Esto indicaría que para este estudio la tasa de visitas de alimentación no resulta una variable informativa para estudiar el riesgo que los progenitores deciden afrontar en presencia de una amenaza, y que la latencia de retorno al nido no está sesgada por la habituación y por lo tanto la hace una mejor variable de estudio.

Las diferencias sexuales en el riesgo que afrontan los progenitores también han sido observadas en otras aves con cuidado biparental y han recibido diferentes explicaciones (Caro, 2005; Krenhardt et al., 2021; Montgomerie & Weatherhead, 1988; Salazar et al., 2021). Algunas de estas diferencias fueron relacionadas con diferencias en el potencial para renidificar o diferencias en la certeza de parentesco. Se plantea que el sexo que tenga menores probabilidades de volver a nidificar o menor certeza de

parentesco afronta menores riesgos por la nidada (Caro, 2005; Montgomerie & Weatherhead, 1988). No obstante, es probable que este no sea el caso para la población de Ratona estudiada, ya que en la zona de estudio Carro (2012) detectó que el potencial de renidificación es similar para ambos sexos y cercano al 80%. Además, LaBarbera y colaboradores (2010; 2012) observaron para esta misma población, que si bien un 33% de los nidos estudiados tuvieron al menos un pichón extra-pareja, la probabilidad de que los machos asistan sus nidos no fue afectada por la tasa de paternidad. Algunos autores relacionan el riesgo que afrontan los progenitores con la probabilidad de supervivencia (Ghalambor & Martin, 2000, 2001), de ahí que una posibilidad es que las diferencias halladas entre machos y hembras sean explicadas por diferencias en la probabilidad de supervivencia. Entre 2005 y 2011, en poblaciones de Ratona estudiadas en esta misma tesis, se detectó una menor probabilidad de supervivencia de las hembras respecto a los machos (0.34 vs 0.51 respectivamente; Carro, 2012; Llambías et al., 2015). Entonces, es de esperar que el valor reproductivo de la nidada para las hembras sea mayor que para los machos (su éxito reproductivo residual sería más bajo) y en consecuencia ellas tiendan a afrontar mayores riesgos que los machos (Dale et al., 1996; Montgomerie & Weatherhead, 1988; Redondo, 1989). En el presente estudio, además, se detectó que las hembras se mostraron propensas a afrontar riesgos mayores por las crías de mayor edad y por lo tanto de mayor valor reproductivo (entre 9 y 11 días de edad). Una posibilidad es que las diferencias sexuales registradas guarden relación con la mayor capacidad de las hembras para hacer frente a las necesidades de los pichones y la menor expectativa de vida que éstas poseen respecto de los machos. No obstante, para confirmarlo, es necesario plantear diseños experimentales específicos.

La variación del riesgo afrontado con el avance del ciclo reproductivo en las hembras, pero no en los machos, no necesariamente implica una falta de respuesta por parte de ellos. Esto puede relacionarse con una limitación del abordaje que se le dio al presente estudio para evaluar el riesgo de depredación, ya que aquí no se evalúan otras actividades que están a cargo de los machos. Cuando en esta misma población se estudió el riesgo afrontado por los progenitores pero desde la perspectiva de defensa de nido, al igual que en otros estudios (van den Bemt et al., 2021) se observó que ante una amenaza los machos responden evocando llamados de alarma. Incluso se ha evidenciado un incremento de los llamadas de alarma con el avance del ciclo reproductivo (Duré Ruiz et al., 2018; Fasanella & Fernández, 2009; Llambías et al., 2015).

Principalmente dos hipótesis están relacionadas con la variación del riesgo a lo largo del ciclo reproductivo: 1) la hipótesis del valor de la nidada; y 2) la hipótesis de daño a la descendencia (Caro, 2005). De acuerdo con la hipótesis de valor reproductivo de la nidada se espera que los progenitores respondan afrontando mayores riesgos a medida que incrementa el valor de la nidada, esto es, cuando las nidadas tienen mayor número de crías y/o mayor edad y/o están en muy buena condición; en los dos últimos casos representaría a crías con mayor grado desarrollo y/o probabilidad de supervivencia. Son varios los trabajos que apoyan esta hipótesis (Fasanella & Fernández, 2009; Redondo & Carranza, 1989; Rytönen, 2002; Tryjanowski et al., 2004). En cambio, de acuerdo con la hipótesis de daño a la descendencia se espera que los progenitores afronten mayores riesgos cuando los pichones tienen menor grado de desarrollo y/o peor condición debido a que éstos son más vulnerables a la interrupción prolongada del cuidado parental (Bureš & Pavel, 1997; Dale et al., 1996; Listøen, 2000; Michl et al., 2000). En este capítulo, se detectó que las hembras afrontaron mayores riesgos cuando los pichones estuvieron más desarrollados, entre los 9 y 11 días de edad, por lo que estos resultados parecen apoyar la hipótesis de valor reproductivo de la nidada (Caro, 2005). Fernández y Llambías (2013) reportaron resultados opuestos para la Ratona Común del hemisferio norte (*T.a. aedon*). Los autores hallaron que las hembras afrontaron mayores riesgos cuando los pichones tenían entre 3 y 4 días de edad proponiendo que sus resultados apoyan la hipótesis de daño a la descendencia y no la hipótesis de valor reproductivo de la nidada. Posiblemente, las diferencias en la estrategia antidepredatoria estén relacionados con las diferentes estrategias reproductivas adoptadas por cada población. De acuerdo a Llambías y colaboradores (2015) las poblaciones del hemisferio sur responden a una estrategia cualitativa; invierten en nidadas de menor tamaño (pocos pichones) pero de mayor peso y tamaño. En contraste, las poblaciones del norte tienen una estrategia cuantitativa, invierten en nidadas con mayor cantidad de pichones y con más baja condición. Por otro lado, es importante considerar que los experimentos realizados para este capítulo puede que no hayan comprometido seriamente la condición de los pichones, al grado de poder detectar una respuesta de los progenitores al daño a las crías. Además, debe tenerse en cuenta que tanto el estudio de Fernández y Llambías (2013) como el presente capítulo constituyen estudios correlacionales donde no se ha puesto a prueba específicamente las hipótesis arriba mencionadas. Asimismo, es importante destacar, que estas hipótesis no son mutuamente excluyentes, es decir que la validez de una no afecta la validez de la otra, y entonces se sugiere que pueden ocurrir en simultáneo (Dale et al., 1996). Por lo tanto, se requieren experimentos especialmente diseñados para determinar si el

riesgo que afrontan las parejas, de cada una de las poblaciones de Ratona Común, apoya una u otra hipótesis o incluso ambas dependiendo de las condiciones ambientales y la vulnerabilidad fisiológica de las crías (Caro 2005, Dale 1996, Listøen 2000).

En resumen, en este capítulo se presentan evidencias que indican que la Ratona Común altera el comportamiento parental en respuesta al riesgo percibido. Minimiza este riesgo retrasando asistir el nido, pero no altera las visitas de alimentación. Las hembras afrontan mayor riesgo que los machos y varían el riesgo durante el período de cría presumiblemente en respuesta a la edad o necesidad de las crías. Se requieren más estudios para evaluar si el riesgo que ellas afrontan responde a las características y/o necesidades de las crías, ajustando a la hipótesis de valor reproductivo y/o hipótesis de daño y si la respuesta varía en función del depredador detectado. Dado que la frecuencia de visitas de alimentación no resultó informativa, para estudiar el riesgo que decide afrontar la Ratona en presencia de una amenaza, en los siguientes capítulos no será analizada.

Bibliografía

- Antonová, K., Veselý, P., & Fuchs, R. (2021). Untrained birds' ability to recognise predators with changed body size and colouration in a field experiment. *BMC Ecology and Evolution*, 21(1), 74. <https://doi.org/10.1186/s12862-021-01807-8>
- Beránková, J., Veselý, P., & Fuchs, R. (2015). The role of body size in predator recognition by untrained birds. *Behavioural Processes*, 120(4), 128-134. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2015.09.015>
- Beránková, J., Veselý, P., Sýkorová, J., & Fuchs, R. (2014). The role of key features in predator recognition by untrained birds. *Animal Cognition*, 17(4), 963-971. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0728-1>
- Bureš, S., & Pavel, V. (1997). The effect of nestling condition on risk-taking in meadow pipits. *Animal Behaviour*, 54(6), 1531-1534. <https://doi.org/10.1006/anbe.1997.9999>
- Caro, T. M. (2005). *Antipredator defenses in birds and mammals*. University of Chicago Press.
- Carro. (2012). Dispersión natal y reproductiva de la Ratona Común , *Troglodytes musculus*. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Chalfoun, A. D., & Martin, T. E. (2010). Parental investment decisions in response to ambient nest-predation risk versus actual predation on the prior nest. *The Condor*, 112(4), 701-710. <https://doi.org/10.1525/cond.2010.090242>
- Curio, E. (1975). The functional organization of anti-predator behaviour in the pied flycatcher: A study of avian visual perception. *Animal Behaviour*, 23, 1-115. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(75\)90056-1](https://doi.org/10.1016/0003-3472(75)90056-1)
- Dale, S., Gustavsen, R., & Slagsvold, T. (1996). Risk taking during parental care: A test of three hypotheses applied to the pied flycatcher. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 39(1), 31-42. <https://doi.org/10.1007/s002650050264>
- Dunn, E. H. (1976). The relationship between brood size and age of effective homeothermy in nestling House Wrens. *The Wilson Bulletin*, 88(3), 478-482.
- Duré Ruiz, N. M., Fasanella, M., & Fernández, G. J. (2018). Breeding southern house wrens exhibit a threat-sensitive response when exposed to different predator models. *Journal of Ethology*, 36(1), 43-53. <https://doi.org/10.1007/s10164-017-0528-6>
- Eggers, S., Griesser, M., & Ekman, J. (2005). Predator-induced plasticity in nest visitation rates in the Siberian jay (*Perisoreus infaustus*). *Behavioral Ecology*, 16(1), 309-315. <https://doi.org/10.1093/beheco/arh163>
- Fasanella, M., & Fernández, G. J. (2009). Alarm calls of the Southern House Wren *Troglodytes musculus*: variation with nesting stage and predator model. *Journal of Ornithology*, 150(4), 853-863. <https://doi.org/10.1007/s10336-009-0406-2>
- Faúndez, P. V., Osorio, N. U., Henríquez, N. Á., Orozco, O. O., & Orellana, S. A. (2016). Diet of the Barn Owl (*Tyto alba*, Scopoli 1769) from the Copiapó Valley, Atacama Desert, Chile. *Interciencia*, 41(2), 114-118.
- Fernández, G. J., & Llambías, P. E. (2013). Parental risk-taking behaviour and nest defence during the nestling rearing stage in northern House Wrens *Troglodytes aedon*. *Acta Ornithologica*, 48(1), 55-63. <https://doi.org/10.3161/000164513X670016>
- Finke, M. A., Milinkovich, D. J., & Thompson, C. F. (1987). Evolution of clutch size: an experimental test in the House Wren (*Troglodytes aedon*). *The Journal of Animal Ecology*, 56(1), 99. <https://doi.org/10.2307/4802>
- Fontaine, J. J., & Martin, T. E. (2006). Parent birds assess nest predation risk and adjust their

reproductive strategies. *Ecology Letters*, 9(4), 428-434. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00892.x>

Fuchs, R., Veselý, P., & Nácarová, J. (2019). *Predator recognition in birds: the use of key features*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-12404-5>

Ghalambor, C. K., & Martin, T. E. (2000). Parental investment strategies in two species of nuthatch vary with stage-specific predation risk and reproductive effort. *Animal Behaviour*, 60(2), 263-267. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1472>

Ghalambor, C. K., & Martin, T. E. (2001). Fecundity-Survival Trade-Offs and Parental Risk-Taking in Birds. *Science*, 292(5516), 494-497. <https://doi.org/10.1126/science.1059379>

Ghalambor, C. K., & Martin, T. E. (2002). Comparative manipulation of predation risk in incubating birds reveals variability in the plasticity of responses. *Behavioral Ecology*, 13(1), 101-108. <https://doi.org/10.1093/beheco/13.1.101>

Harris, M. P. (1980). Breeding Performance of Puffins (*Fratercula Arctica*) in Relation To Nest Density, Laying Date and Year. *Ibis*, 122(2), 193-209. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1980.tb02659.x>

Hua, F., Sieving, K. E., Fletcher, R. J., & Wright, C. A. (2014). Increased perception of predation risk to adults and offspring alters avian reproductive strategy and performance. *Behavioral Ecology*, 25(3), 509-519. <https://academic.oup.com/beheco/article-lookup/doi/10.1093/beheco/aru017>

Ibáñez-Álamo, J. D., Magrath, R. D., Oteyza, J. C., Chalfoun, A. D., Haff, T. M., Schmidt, K. A., Thomson, R. L., & Martin, T. E. (2015). Nest predation research: recent findings and future perspectives. *Journal of Ornithology*, 156(S1), 247-262. <https://doi.org/10.1007/s10336-015-1207-4>

Ibáñez-Álamo, J. D., & Soler, M. (2012). Predator-induced female behavior in the absence of male incubation feeding: an experimental study. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(7), 1067-1073. <https://doi.org/10.1007/s00265-012-1357-9>

Kokko, H., & Jennions, M. D. (2008). Parental investment, sexual selection and sex ratios. En *Journal of Evolutionary Biology* (Vol. 21, Número 4, pp. 919-948). <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01540.x>

Krenhardt, K., Markó, G., Jablonszky, M., Török, J., & Garamszegi, L. Z. (2021). Sex-dependent risk-taking behaviour towards different predatory stimuli in the collared flycatcher. *Behavioural Processes*, 186(February). <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2021.104360>

LaBarbera, K., Llambías, P. E., Cramer, E. R. A., Schaming, T. D., & Lovette, I. J. (2010). Synchrony does not explain extrapair paternity rate variation in northern or southern house wrens. *Behavioral Ecology*, 21(4), 773-780. <https://doi.org/10.1093/beheco/arq052>

Lavado Solis, K. N. L. (2015). Ecología alimentaria del Buho Americano *Bubo Virginianus* (Strigiformes: Strigidae) en La zona de amortiguamiento de la Reserva nacional de Junín, Perú. *Tesis de licenciatura, Universidad nacional mayor de San Marcos, Perú*.

Lima, S. L. (1998). Stress and decision making under the risk of predation: recent developments from behavioral, reproductive, and ecological perspectives. *Advances in the Study of Behavior*, 27, 215-290. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)60366-6](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60366-6)

Lima, S. L. (2009). Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological Reviews*, 84(3), 485-513. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00085.x>

Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68(4), 619-640. <https://doi.org/10.1139/z90-092>

- Listøen, C. (2000). Risk taking during parental care: a test of the harm-to-offspring hypothesis. *Behavioral Ecology*, 11(1), 40-43. <https://doi.org/10.1093/beheco/11.1.40>
- Llambías, P. E., Carro, M. E., & Fernández, G. J. (2015). Latitudinal differences in life-history traits and parental care in northern and southern temperate zone House Wrens. *Journal of Ornithology*, 156(4), 933-942. <https://doi.org/10.1007/s10336-015-1217-2>
- Llambías, P. E., Labarbera, K., & Astié, A. A. (2012). Similar patterns of parental provisioning in a monogamous and a polygynous population of the House Wren. *The Condor*, 114(3), 629-638. <https://doi.org/10.1525/cond.2012.110066>
- Martin, T. E., & Briskie, J. V. (2009). Predation on dependent offspring: a review of the consequences for mean expression and phenotypic plasticity in avian life history traits. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1168(1), 201-217. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2009.04577.x>
- Martin, T. E., Scott, J., & Menge, C. (2000). Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1459), 2287-2293. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1281>
- Michl, G., Török, J., Garamszegi, L. Z., & Tóth, L. (2000). Sex-dependent risk taking in the collared flycatcher, *Ficedula albicollis*, when exposed to a predator at the nestling stage. *Animal Behaviour*, 59(3), 623-628. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1352>
- Montgomerie, R. D., & Weatherhead, P. (1988). Risks and rewards of nest defence by parent birds. *Review Literature And Arts Of The Americas*, 63(2), 167-187.
- Morosinotto, C., Thomson, R. L., Korpimäki, E., Morosinotto, C., Thomson, R. L., & Korpimäki, E. (2013). Plasticity in incubation behaviour under experimentally prolonged vulnerability to nest predation. *Behaviour*, 150(14), 1767-1786. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003119>
- Némec, M., Kučerová, T., Veselý, P., & Fuchs, R. (2021). A kestrel without hooked beak and talons is not a kestrel for the red-backed shrike (*Lanius collurio*). *Animal Cognition*, 24(5), 957-968. <https://doi.org/10.1007/s10071-020-01450-8>
- Redondo, T. (1989). Avian nest defence: theoretical models and evidence. *Behaviour*, 111(1-4), 161-195. <https://doi.org/10.1163/156853989X00646>
- Redondo, T., & Carranza, J. (1989). Offspring reproductive value and nest defense in the magpie (*Pica pica*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 25(5), 369-378. <https://doi.org/10.1007/BF00302995>
- Rensel, L. J., & Wilder, J. D. (2012). The Effects of Owl Decoys and Non-threatening Objects on Bird Feeding Behavior. *Quercus: Linfield Journal of Undergraduate Research*, 1(1), 1-11.
- Rytönen, S. (2002). Nest defence in great tits *Parus major*: support for parental investment theory. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52(5), 379-384. <https://doi.org/10.1007/s00265-002-0530-y>
- Salazar, S. M., García, J. I. C., Kuspiel, M., Fokkema, R. W., Komdeur, J., & Korsten, P. (2021). Male aggressiveness and risk-taking during reproduction are repeatable but not correlated in a wild bird population. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 75(7), 108. <https://doi.org/10.1007/s00265-021-03044-x>
- Samelius, G., & Alisauskas, R. T. (2006). Sex-biased costs in nest defence behaviours by lesser snow geese (*Chen caerulescens*): consequences of parental roles? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59(6), 805-810. <https://doi.org/10.1007/s00265-005-0126-4>
- Schaefer, K. M., & Mumme, R. L. (2012). Predator Vocalizations Alter Parental Return Time at Nests of the Hooded Warbler. *The Condor*, 114(4), 840-845. <https://doi.org/10.1525/cond.2012.120007>

- Skutch, A. F. (1949). Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis*, 91(3), 430-455. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1949.tb02293.x>
- Sproat, T. M., & Ritchison, G. (1993). The nest defense behavior of Eastern Screech-Owls: effects of nest stage, sex, nest type and predator location. *The Condor*, 95(2), 288. <https://doi.org/10.2307/1369351>
- Thomson, R. L., Forsman, J. T., & Mönkkönen, M. (2011). Risk taking in natural predation risk gradients: support for risk allocation from breeding pied flycatchers. *Animal Behaviour*, 82(6), 1443-1447. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.09.029>
- Tilgar, V., Moks, K., & Saag, P. (2011). Predator-induced stress changes parental feeding behavior in pied flycatchers. *Behavioral Ecology*, 22(1), 23-28. <https://doi.org/10.1093/beheco/arq164>
- Trejo, A., & Grigera, D. (1998). Food habits of the Great Horned Owl (*Bubo virginianus*) in a patagonian steppe in Argentina. *Journal of Raptor Research*, 32(4), 306-311.
- Trivers, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. En B. Campbell (Ed.), *Sexual selection and the descent of man* (pp. 136-179). Aldline. <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rstb.2001.0932>
- Tryjanowski, P., Goławski, A., & Goławski, A. (2004). Sex differences in nest defence by the red-backed shrike *Lanius collurio*: effects of offspring age, brood size, and stage of breeding season. *Journal of Ethology*, 22(1), 13-16. <https://doi.org/10.1007/s10164-003-0096-9>
- van den Bemt, T. A. M., Lopes, L. E., & Ribeiro Cunha, F. C. (2021). Sex differences in anti-predatory behaviour in lined seedeaters *Sporophila lineola*. *Ardea*, 109(1), 27-32. <https://doi.org/10.5253/arde.v109i1.a3>



4

RECONOCIMIENTO Y DISCRIMINACIÓN DE DEPREDADORES

SINOPSIS. En este capítulo se estudia el comportamiento parental de la Ratona Común en presencia de diferentes especies de depredadores. Se evalúa su capacidad para reconocer y discriminar a los depredadores y su capacidad para ajustar la respuesta antidepredatoria al grado de amenaza que éstos representan.

RESUMEN

Como parte de una estrategia de optimización biológica, las presas requieren de un sistema efectivo y eficiente que permita reconocer depredadores y ajustar la intensidad de la respuesta antidepredatoria al grado de riesgo de que éstos representan. El objetivo de este capítulo fue evaluar esta capacidad en la Ratona. Para ello, 133 parejas reproductoras de Ratona Común se expusieron a la presencia de diferentes depredadores embalsamados, 59 parejas durante el período de incubación y 74 parejas durante el período de cría de pichones. Se trabajó con cuatro depredadores que difirieron en el grado de amenaza que éstos representan para la Ratona: tres depredadores simpátricos que fueron el Tordo renegrado (*Molothrus bonaeriensis*, depredador de huevos), el Chimango (*Milvago chimango*, depredador de huevos y pichones), y el Taguató común (*Buteo magnirostris*, depredador de adultos y pichones), y uno no simpátrico, el Gavilán bidentado (*Harpagus bidentatus*, depredador no simpátrico de aves adultas). Otras 48 parejas fueron expuestas a la presencia de un ejemplar embalsamado de Varillero Congo (*Chrysomus ruficapillus*) que fue utilizado como espécimen control, 25 de ellas fueron estudiadas durante el período de incubación y las 23 parejas restantes durante la cría de pichones. Se analizó el riesgo que afrontan las hembras y los machos en presencia de cada depredador. El estudio reveló que la Ratona posee la capacidad para reconocer y discriminar depredadores simpátricos, graduando la respuesta acorde al grado de amenaza de éstos. Además, el experimento reveló que la Ratona también es capaz de reconocer un depredador no simpátrico, pero falla en determinar el nivel de amenaza que éste representa.

INTRODUCCIÓN

La capacidad para reconocer un depredador entre otros individuos es un importante componente de la defensa antidepredatoria para las presas y constituye la base del desarrollo de otras estrategias antidepredatorias (Curio, 1976; McLean & Rhodes, 1991). Reconocer correctamente a un depredador y la amenaza que éste representa le permite a la presa reaccionar de manera rápida y específica reduciendo así su riesgo de depredación (McLean & Rhodes, 1991). No obstante, responder a la amenaza tiene costos para las presas como ser la pérdida de oportunidad para forrajear y aparearse (Epp, 2005; Lima & Dill, 1990).

Según algunos autores, el compromiso entre el beneficio por reducir el riesgo de depredación y el costo por responder puede optimizarse si las presas exhiben una respuesta sensible al grado de amenaza cuando un potencial depredador es detectado (“threat-sensitive response hypothesis” o “hipótesis de respuesta dependiente del riesgo de depredación”; Helfman, 1989). Esta respuesta es relativa al grado de riesgo que representa el depredador, por lo que está fuertemente relacionada a la habilidad de la presa para determinar el grado de amenaza del depredador e involucra una alteración del comportamiento de evitación de la presa dependiendo del daño potencial que ejerza el depredador (Helfman, 1989). Esta hipótesis ha sido apoyada por varios estudios, en un amplio rango de taxones, incluidas las aves (Edelaar & Wright, 2006; Królikowska et al., 2016; Tvardíková & Fuchs, 2012). Alternativamente, algunos autores han propuesto una respuesta no graduada del tipo “todo o nada” (Lima & Dill, 1990), donde habiendo reconocido al depredador las presas desencadenan su comportamiento de evitación o escape independientemente del riesgo que éstos representen. No obstante, tanto la hipótesis de respuesta dependiente del riesgo como la hipótesis de respuesta no graduada plantean que para que las presas puedan reconocer al depredador y generar una respuesta antidepredatoria se requiere de una experiencia previa con el depredador (Lima & Dill, 1990). En contraste, Ferrari y colaboradores (2007) plantearon un complejo sistema de reconocimiento generalizado que permite que las presas generen una respuesta antidepredatoria aun en presencia de depredadores con los que no tuvieron experiencia previa. Mediante este sistema se espera que la presa extienda la respuesta desplegada ante depredadores conocidos hacia otros depredadores morfológicamente similares, incluyendo a depredadores no simpátricos (“novel”) que están cercanamente emparentados con el depredador conocido o que muestran similitudes con él (Ferrari et al., 2007; Fuchs et al., 2019a; Griffin et al., 2001; Stankowich & Coss, 2007). Este sistema de reconocimiento de depredador generalizado se propone como un caso específico de la generalización de estímulos,

donde la respuesta a un estímulo condicionante se generaliza a otros estímulos similares (Ferrari et al., 2007). De este modo, el sistema de reconocimiento generalizado requiere que los individuos reconozcan características específicas de los depredadores y las usen para clasificar a los depredadores noveles como una amenaza. Este sistema es altamente adaptativo debido a que, mediante un bajo costo, los individuos consiguen reconocer depredadores desconocidos y entonces evitan una amenaza con la que no tuvieron experiencia previamente (Griffin et al., 2001).

En el capítulo anterior los resultados indicaron que las parejas reproductoras de Ratona retrasaron o evitaron el retorno al nido, a expensas de las necesidades de las crías, cuando detectaron la presencia de un modelo plástico con morfología similar a un Búho Ñacurutú; conocido depredador de aves (Lavado Solis, 2015). Estos resultados sugieren que durante la presentación del modelo la Ratona pudo inferir un riesgo asociando las características del modelo con las del depredador Búho Ñacurutú. No obstante, para evaluar la capacidad de la Ratona para reconocer potenciales depredadores y responder a ellos según su grado de amenaza se requiere de un estudio que involucre depredadores con diferente riesgo para la Ratona.

En el presente capítulo se plantea como objetivos: 1) evaluar la capacidad de la Ratona Común para reconocer y discriminar diferentes depredadores, respondiendo a éstos en función del grado de amenaza que representan; 2) evaluar la capacidad de la Ratona para reconocer un depredador no simpátrico, novel. Para ello, en la presente tesis se considerará como “reconocimiento” a la capacidad de los individuos para clasificar correctamente los objetos u otros animales basándose en algunos rasgos claves (Beránková et al., 2014; Fuchs et al., 2019a). Si la Ratona Común es capaz de reconocer diferentes depredadores y exhibir una respuesta relativa al grado de amenaza de éstos, entonces se espera que las parejas reproductoras de Ratona desplieguen la máxima respuesta evasiva al detectar un depredador de adultos, una respuesta débil cuando se enfrente a un depredador de huevos/pichones y una respuesta aún más débil cuando se enfrenta a una especie no depredadora. Asimismo, si la Ratona es capaz de generalizar el reconocimiento de un depredador conocido hacia uno desconocido, entonces, se espera que en presencia de un depredador novel los progenitores exhiban una respuesta similar a la observada en presencia de un depredador conocido.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio y período de estudio

La población de Ratona estudiada habita bosques fragmentados de tala (*Celtis ehrenbergiana*) pertenecientes a las estancias La Esperanza y Los Zorzales, Pdo. de Gral. Lavalle, Pcia. de Buenos Aires (ver capítulo 2 “Metodología general”). Esta población fue estudiada durante el período de nidificación de los años 2004 a 2007 y 2010, específicamente durante los meses octubre a diciembre.

Diseño experimental

Entre los períodos de incubación y cría de pichones, 133 parejas reproductoras de Ratona Común se expusieron a diferentes modelos de depredadores, representados por ejemplares de depredadores embalsamados que difirieron en el riesgo de depredación para la Ratona. Se trabajó con modelos de tres especies simpátricas: Chimango (*Milvago Chimango*), Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*) y Taguató Común (*Rupornis magnirostris*), y uno que correspondió a una especie no simpátrica, novel: Gavilán Bidentado (*Harpagus bidentatus*). Como especie control se utilizó un ejemplar embalsamado de Varillero Congo (*Chrysomus ruficapillus*) que fue presentado a otras veinticinco parejas de Ratona durante el período de incubación. A este último set de datos, se le adicionaron los veintitrés registros de Varillero correspondientes al período de cría de pichones presentados en el capítulo 3 (Fig. 1 y 2, Tabla 1).

El Chimango es un ave rapaz de tamaño mediano, que habita en el sitio de estudio; posee una dieta oportunista variada, basada en carroña, invertebrados, anfibios, reptiles, pequeños roedores (Yáñez et al., 1982; Zúñiga & Subercaseaux, 2020) y además es un conocido depredador de huevos y pichones (Biondi et al., 2005; Donazar et al., 1996; Mezquida & Marone, 2002; Salvador, 2016; Vergara, 2007), capaz de depredar nidos que se encuentran en cavidades (Ibarra et al., 2017). En un estudio realizado con cajas nido en Chile ha sido identificado como el depredador de nidos más importante para la Ratona Común y el Rayadito (*Aphrastura spinicauda*) (Vergara, 2007). No obstante, dada la diferencia de tamaño existente entre la Ratona y el Chimango, es de esperar que de ocurrir un enfrentamiento entre ambas aves la Ratona resulte seriamente herida o muera. En base a esto, en el presente capítulo, el Chimango se consideró como una amenaza para el nido (huevos/pichones) y un riesgo menor para los adultos de Ratona. El Tordo Renegrado es un ave sudamericana que se comporta como un parásito de cría obligado y generalista ya que pone huevos en nidos de otras especies, las hospedadoras, para que éstas provean el cuidado parental

(Ortega, 1998). Durante el proceso de parasitismo además, en ocasiones remueven, pican y/o perforan uno o más huevos del nido parasitado (De Mársico & Reboreda, 2008; Fiorini et al., 2019; Massoni & Reboreda, 1999; Reboreda et al., 2003), un comportamiento que se ha evidenciado que es realizado tanto por hembras como por machos de Tordo (Llambías et al., 2006). La Ratona Común es un hospedador típico del Tordo Renegrido (Fiorini et al., 2005; Reboreda et al., 2003). Este parásito genera un gran impacto negativo sobre diferentes aspectos del éxito reproductivo de la Ratona Común, tales como el tamaño de puesta por la pérdida de huevos, el éxito de eclosión, la supervivencia de las crías y/o el abandono del nido (Fiorini et al., 2019; Mason, 1986; Tuero, 2010; Tuero et al., 2007). En base a esto, en este capítulo, el Tordo Renegrido es considerado como un depredador de nidos ya que representa una importante amenaza para el contenido del nido durante el período de puesta e incubación. El Taguató Común y el Gavilán Bidentado son aves rapaces generalistas con hábitos dietarios similares que varían espacial y estacionalmente, al parecer según la disponibilidad de la presa. Se alimentan de invertebrados, reptiles, anfibios, pequeños mamíferos y también de aves passeriformes (Panasci & Whitacre, 2000; Schulze et al., 2000). En varios estudios se ha registrado al Taguató alimentándose de pequeñas aves adultas (Brightsmith, 2002; Di Giacomo & Krapovickas, 2005; Panasci & Whitacre, 2000) o de huevos, pichones y volantones (Liljesthröm et al., 2014; Salvador, 2016). En base a esta evidencia, en el presente capítulo, se considera al Taguató como una seria amenaza para adultos y pichones de Ratona Común. El Gavilán Bidentado a diferencia de los demás especímenes utilizados representa un depredador no simpátrico, novel, para la población de Ratona bajo estudio y cuyo rango de distribución se extiende desde México hasta el Sur de Brasil y este de Bolivia, pero no alcanza Argentina (Brown & Amadon, 1968). Por lo tanto, en nuestra área de estudio la Ratona Común no posee experiencia previa con esta especie. El Gavilán es un ave rapaz que se alimenta de insectos, pequeños anfibios, reptiles y pequeños passeriformes (Baker & Whitacre, 1999; Schulze et al., 2000). Por último, el Varillero Congo, es un ave passeriforme que habita bañados y áreas húmedas abiertas de la zona de estudio. Esta especie no representa amenaza alguna para la Ratona Común y en el capítulo 3 se ha evidenciado que su presencia no altera la actividad de cuidado parental de la Ratona, de allí que para esta tesis se la considera como un buen modelo de control experimental.

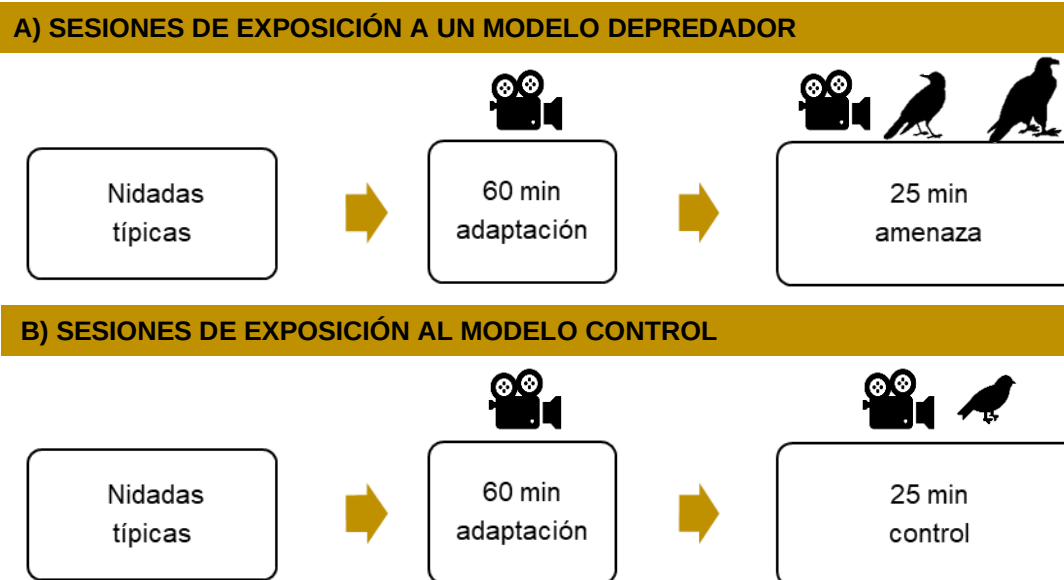


Fig. 1. Diseño experimental: A) Parejas reproductoras de nidos, con 4-6 huevos o pichones, expuestas a un depredador embalsamado: Tordo Renegrado (I) o Chimango (I, P) o Taguató Común (P) o Gavilán bidentado (P). B) Parejas reproductoras de nidos, con 4-6 huevos, expuestas a un Varillero Congo embalsamado (I). Sesiones experimentales desarrolladas durante entre los días 2 y 4 o entre los días 9 y 11 del período de incubación (I) y/o entre los días 3 y 4 o entre los días 9 y 11 durante el período de cría de pichones (P). Modelos experimentales asignados al azar.



Fig. 2. Especímenes embalsamados utilizados en los experimentos: A) Varillero Congo, B) Tordo Renegrado, C) Chimango, D) Taguató Común, E) Gavilán Bidentado.

Las sesiones de exposición se realizaron durante el período de incubación de huevos y el período de cría de pichones. Durante la incubación se trabajó con los especímenes Tordo Renegrado, Chimango y Varillero Congo, mientras que durante la cría de pichones se trabajó con el Chimango, el Taguató Común, el Gavilán Bidentado y el Varillero Congo (Tabla 1). Durante la etapa de incubación, los experimentos fueron desarrollados entre los 2 y 4 días luego de finalizada la puesta de huevos, (incubación temprana) y entre los 9 y 11 días posteriores (incubación tardía). La etapa de incubación temprana refleja el período en el cual los huevos aún serían tolerantes a lapsos extensos de desatención por parte de los adultos, dado que recién empezaría el desarrollo embrionario. En contraste, la etapa de incubación tardía refleja el período en el que la atención al nido es mucho más importante ya que una interrupción prolongada durante la incubación conlleva a la muerte embrionaria (Conway & Martin, 2000; Deeming & Ferguson, 2004; Ricklefs, 1969). Durante el período de cría de pichones los experimentos fueron desarrollados entre los 3 y 4 días posteriores a la eclosión de todos los pichones del nido (cría temprana), y entre los 9 y 11 días posteriores (cría tardía). Durante los primeros días de vida los pichones no poseen plumaje, poseen un bajo grado desarrollo muscular y no termorregulan eficientemente, dependiendo fuertemente de la actividad de empolle para sobrevivir (Dunn, 1976). De este modo, la etapa de cría temprana refleja el período en el cual los pichones no serían tolerantes a lapsos prolongados de desatención por parte de los adultos. A medida que los pichones se van desarrollando adquieren su plumaje, la capacidad de termorregular y comienza a cesar la actividad de empolle cerca de los 6-7 días de edad de los pichones, alcanzando incluso un peso similar al de los adultos alrededor del día 10 de edad. Durante esta etapa los pichones son más tolerantes a la desatención por parte de sus progenitores por lo que son asistidos con menor frecuencia (Dunn, 1976; Llambías, 2012).

Para reducir la variabilidad entre nidos asociada a las diferencias en el tamaño de nidada y/o el intento reproductivo, en los experimentos sólo se incluyeron las nidadas correspondientes al primer intento reproductivo con un número típico de huevos o pichones (4-6 pichones). Todas las sesiones experimentales fueron realizadas entre el alba y el mediodía (0600 y 1300 hs), asignando aleatoriamente un espécimen embalsamado a cada nido. Cada sesión experimental duró 25 minutos, período durante el cual se registró la actividad de atención de las parejas reproductoras al nido en presencia del espécimen depredador o control. Estas sesiones iniciaron cuando el espécimen utilizado se ubicó sobre un poste metálico y fueron registradas a través de videocámaras camufladas que estaban ocultas entre la vegetación a una

distancia aproximada de entre 5-10 m del nido (para detalles ver capítulo 2). Con el propósito de que las aves se habituaran a su presencia, las videocámaras fueron ubicadas 60 minutos antes de comenzar a registrar la actividad de la Ratona. Previo al inicio de las sesiones de exposición, se chequeó que ninguno de los adultos se alojara en el interior de las cajas nidos. Ningún observador permaneció en cercanías al nido durante el registro de la actividad parental y todas las sesiones se registraron usando una videocámara Sony-Hi8 o digital (Sony Dcr-Sr85; Sony Corp., Tokio, Japón).

Se realizaron un total de 181 sesiones de exposición, 84 durante la incubación y 97 durante la cría de pichones (Tabla 1). A lo largo del ciclo reproductivo una pareja pudo haber sido expuesta a más de un depredador, pero éstos se presentaron uno a la vez en diferentes estadios de la cría y aleatorizando el orden. Para impedir un efecto de habituación, en cada temporada reproductiva se evitó que las parejas fueron expuestas más de una vez a un mismo depredador. Todos los depredadores se encontraban embalsamados en posición de reposo (Fig. 2).

Tabla1. Número de sesiones de exposición realizadas durante el período de incubación de huevos (a) y durante el período de cría de pichones (b)

a) Período de incubación de huevos			
<i>Espécimen</i>	<i>Período de incubación</i>		Total
	Temprana	Tardía	
Varillero Congo ¹	13	12	25
Chimango ²	18	19	37
Tordo Renegrido ²	12	10	22
Totales	43	41	84

b) Período de cría de pichones			
<i>Espécimen</i>	<i>Período de cría</i>		Total
	Temprana	Tardía	
Varillero Congo ^{1a}	13	10	23
Chimango ²	13	13	26
Taguató Común ²	10	10	20
Gavilán Bidentado ³	16	12	28
Totales	52	45	97

¹No depredador-control, ²Depredador simpátrico, ³Depredador no simpátrico, ^{1a} Datos del capítulo 3

Variables analizadas

La respuesta antidepredatoria de la Ratona fue evaluada a partir de los registros fílmicos. Para evaluar el riesgo que decide afrontar un progenitor se analizó el tiempo transcurrido desde que se presentó el ejemplar embalsamado hasta que el progenitor retornó al nido para reanudar la actividad parental (latencia) (Dale et al., 1996). La latencia se midió en segundos y se asignó un valor de latencia máximo equivalente a los 1500 seg. cuando no se registró retorno a la actividad durante el transcurso de los 25 minutos de duración de una sesión. Para cada nido se registró tanto la latencia de la hembra como la del macho. Se considera que los progenitores que retornan más prontamente al nido corresponden a aquellos que afrontan un mayor riesgo y en oposición, los que no retornan al nido corresponden a aquellos que deciden no arriesgar su propia supervivencia, a costa de la supervivencia de la progenie.

Análisis estadístico

Los análisis se ejecutaron bajo el entorno R (v 3.6.2, R Core Team 2019). Para validar el uso de datos provenientes de diferentes temporadas reproductivas, se compararon registros de diferentes años, 2004-2006 y 2010, correspondientes a parejas reproductoras de Ratona que fueron sometidas a la presencia de la figura plástica de Búho Ñacurutú utilizada en el capítulo anterior (*Bubo virginianus*, DalenGardeneer 16-Inch MoldedOwl #OW6; Dalen Products Inc.). Ningún efecto del año fue detectado sobre la variable latencia (Prueba de Kaplan Meier, $p=0.4$ y $p=0.43$ para las hembras y los machos, respectivamente). A partir de estos resultados se decidió no incorporar el factor año en los sucesivos análisis de este capítulo. La latencia de retorno al nido se analizó mediante modelos mixtos de regresión de riesgos proporcionales de Cox (MMRPC) (Paquete COXME, v2.7.1.; Therneau, 2015).

Para estudiar el riesgo que decide afrontar la Ratona durante el período de incubación, sólo se consideró la respuesta de la hembra ya que la incubación fue realizada exclusivamente por ellas. Se construyó un MMRPC que permitiera estudiar la variación de la latencia en función del tipo de depredador y del período de incubación. Como variable dependiente, se introdujeron la latencia y la variable dicotómica estado (1=retorno al nido/ 0=no retorno), como variables predictoras se incorporaron el tipo de espécimen embalsamado presentado que incluyó tres niveles (Varillero/Tordo/Chimango) que representaron los diferentes niveles de riesgo a los que se expuso la Ratona durante la incubación, el período de incubación que incluyó dos niveles (temprana/tardía) y la interacción entre ambos factores. Como factor aleatorio

se incorporó la variable identidad del nido, con el fin de controlar la variabilidad de respuesta entre progenitores de diferentes nidos.

Para estudiar el riesgo que afrontan las parejas reproductoras de Ratona en presencia de un depredador simpátrico o novel se analizó la respuesta de machos y hembras de Ratona durante el período de cría de pichones, considerando que ambos miembros de la pareja contribuyen a la cría. Se construyó, entonces, un MMRPC para cada miembro de la pareja y se estudió la variación de la latencia en función del tipo de ejemplar embalsamado presentado y del período de cría. Como variables dependientes, se introdujeron la variable latencia y la variable estado (1=retorno al nido/ 0=no retorno); como variables predictoras se incorporaron el tipo de espécimen presentado que contó con cuatro niveles (Varillero/Chimango/Taguató/Gavilán), el período de la cría con dos niveles (temprana/tardía) y la interacción entre ambos factores. Como factor aleatorio se introdujo la identidad del nido. Los casos en donde los progenitores no retornaron al nido durante la sesión de exposición (latencia máxima=1500 seg.) el análisis los consideró como eventos censurados (estado=0).

Para cada uno de los modelos de regresión de Cox se chequeó el cumplimiento de los supuestos de riesgos proporcionales. Los modelos finales se seleccionaron mediante el método de reducción, removiendo los términos que no resultaron significativos. La contribución global de los modelos se evaluó mediante un análisis de devianza a través de la función *anova.coxph* del paquete survival de R (Therneau et al., 2022). Esta función realiza una prueba de verosimilitud entre dos modelos anidados para evaluar qué modelo se ajusta mejor a los datos de la muestra. Cuando la variable predictora de un modelo resultó significativa se realizaron comparaciones pareadas entre los múltiples niveles para detectar diferencias en la respuesta de la Ratona por efecto del grado de amenaza percibido. Las comparaciones se hicieron mediante la prueba de diferencia significativa honesta de Tukey (método HSD) que se encuentra en el paquete Multicomp de R (Hothorn et al., 2022)

En todos los análisis se trabajó con hipótesis a dos colas y con un nivel de significancia $\alpha=0.05$.

RESULTADOS

Respuesta al riesgo durante el período de incubación

Reconocimiento de un depredador simpátrico

Durante el período de incubación, del total de las parejas expuestas a un depredador simpátrico (n=59) resultó que el 13.56 % (8/59) de las hembras se rehusó a retornar al nido, observándose latencias máximas (1500 seg.). No obstante, esto sólo ocurrió en presencia del depredador Chimango (n=37), en cuatro ocasiones durante la incubación temprana y en cuatro durante la incubación tardía (total: 21.62%; 8/37 experimentos) (Fig. 3). En cambio, en presencia del depredador Tordo Renegrido (n=22) el 100% (22/22) de las hembras retomaron la actividad parental, respondiendo en forma similar a como lo hicieron en presencia del espécimen control (Varillero Congo; Fig. 3).

El modelo MMRPC detectó que la variable tipo de espécimen presentado contribuyó significativamente a la variación de la latencia de retorno de la hembra, pero no detectó contribución significativa del período de incubación ni tampoco detectó un efecto de la interacción entre ambos factores evaluados (Tabla 2; Fig. 3). Las comparaciones pareadas múltiples indicaron que en presencia de un Chimango las hembras respondieron con latencias significativamente más altas que las registradas frente a un Varillero. En cambio, en presencia de un Tordo Renegrido las hembras respondieron de manera similar a lo registrado frente a un Varillero o un Chimango (Tabla 3; Fig. 3).

Tabla2. Modelos mixtos de riesgos proporcionales de Cox. Contribución de los factores tipo de espécimen embalsamado y período de incubación de huevos a la variación de la latencia de retorno al nido de la hembra

HEMBRA			
Factores	GL	X ²	P
Especimen ¹	2	14.56	<0.001
Período ²	1	0.47	0.49
Especimen*período	2	0.31	0.85

¹ Niveles: Tordo, Chimango, Varillero; ² Niveles: incubación temprana, incubación tardía.

Tabla3. Comparaciones pareadas entre las distintas sesiones de exposición realizadas durante el período de incubación de huevos

HEMBRA			
Espécimen	Varillero Congo	Chimango	Tordo Renegrado
Varillero Congo ¹			
Chimango ²	-3.58**		
Tordo Renegrado ²	0.29NS	0.30NS	

Bajo la diagonal, valores del estadístico z de la prueba HSD de Tukey para las comparaciones pareadas
 **: $p < 0.01$; NS: $p > 0.05$; ¹No depredador-control; ²Depredador simpátrico.

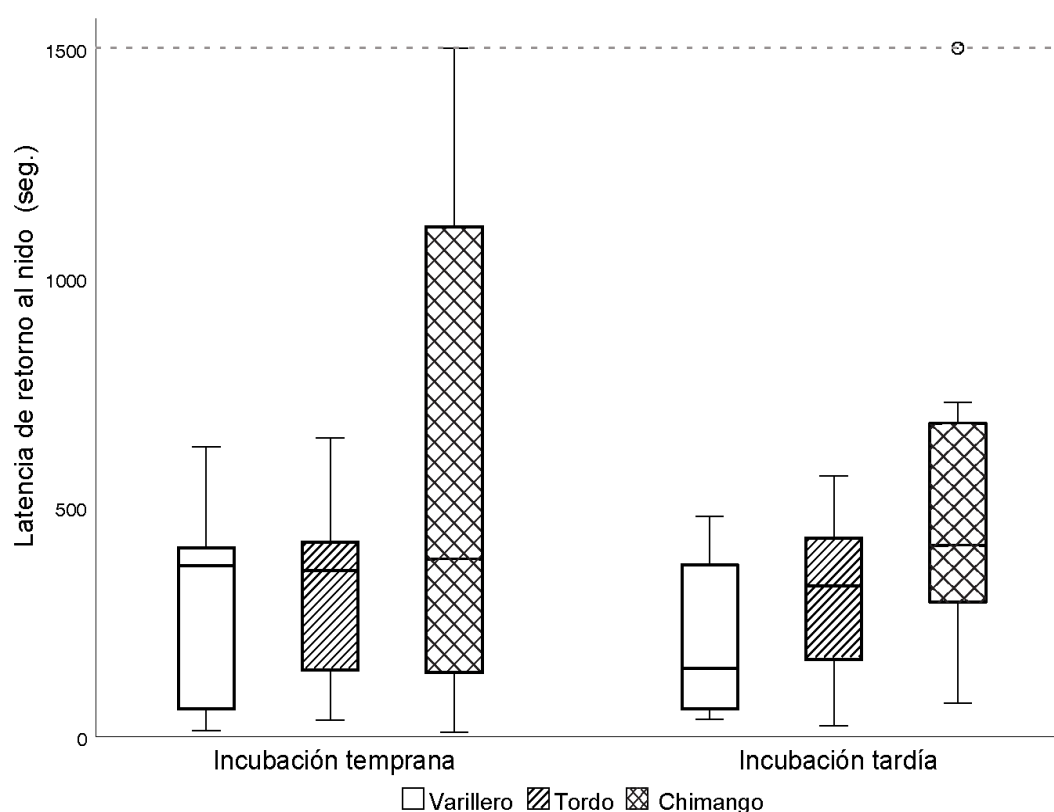


Fig. 3. Latencia de retorno al nido de la Ratona Común hembra cuando se expone a un espécimen embalsamado de ave depredadora (Chimango o Tordo Renegrado) o no depredadora (Varillero Congo) durante el período de incubación de huevos. Las cajas representan el rango intercuartil (25% - 75%), las líneas horizontales de las cajas representan las medianas y las líneas verticales indican los valores mínimo y máximo dentro de 1,5 veces el rango intercuartílico por debajo y por encima de los extremos de la caja. Los puntos indican valores atípicos. La línea horizontal punteada a lo largo del gráfico representa la latencia de retorno máxima registrable para 25 minutos de sesión (1500 seg.).

Respuesta al riesgo durante la cría de pichones

Reconocimiento de un depredador simpátrico

En el 35% (16/46) de los casos en donde se expuso un depredador simpátrico, ninguno de los dos progenitores retornó al nido registrándose el máximo valor de latencia (1500 seg.). Cerca del 11% (5/46) de estos casos ocurrió durante la cría temprana, en cuatro ocasiones cuando se expuso el Taguató y en una ocasión cuando se expuso el Chimango. El 24% restante donde no hubo retorno al nido ocurrió durante la cría tardía, en dos ocasiones cuando se expuso el Chimango y en 9 de 10 ocasiones en las que se expuso el Taguató Común (Fig. 4). Los machos afrontaron menos riesgos que las hembras ya que, si bien retornaron al nido frente al Chimango, evitaron hacerlo en presencia del Taguató. Frente a este depredador sólo retornaron en 2 de 9 ocasiones durante la cría temprana de pichones y ninguna durante la cría tardía. Las hembras también fueron reacias a retornar al nido en presencia del Taguató a lo largo del período de cría de pichones, pero tendieron a no evitar el nido durante la cría temprana (6 de 10 vs 1 de 10 retornos durante la cría temprana y tardía respectivamente; Fig. 4).

Los modelos MMRPC revelaron que sólo la variable tipo de espécimen presentado contribuyó a la variación de la latencia de machos y hembras, no se detectó un efecto significativo del período de la cría de pichones ni un efecto interacción (Tabla 4). Las comparaciones pareadas revelaron que, ante la presencia de los depredadores, se incrementó significativamente la latencia de machos y hembras respecto a lo observado en presencia del espécimen control. Asimismo, los modelos revelaron que en presencia del Taguató ambos progenitores respondieron con latencias significativamente más altas que las registradas frente a un Chimango (Tabla 5). Frente al Taguató, incluso, se registraron máximos valores de latencia, lo que indicó mayor rechazo a retomar la actividad de asistencia al nido (Fig. 4).

Reconocimiento de un depredador novel

En presencia del Gavilán bidentado, la mayoría de las parejas reproductoras decidieron retornar al nido para reanudar sus actividades. Sólo en 1 de 28 casos ocurrió que ambos miembros de la pareja reproductora evitaron retornar al nido en presencia de este depredador novel, y en el 25 % de los casos (7/28) al menos un miembro de la pareja optó por no retornar al nido. Durante la cría temprana (n=16), se registraron 3 casos donde no retornó el macho o la hembra al nido; durante la cría tardía (n=12), se

registró un caso donde ninguno de los dos miembros de la pareja retornó al nido y 4 casos donde sólo retornó uno de los dos miembros (Fig. 4).

Los resultados indicaron que, en comparación a lo registrado frente a un Varillero, tanto los machos como las hembras de Ratona incrementaron significativamente la latencia de retorno en presencia del Gavilán (Tabla 5; Fig. 4). No obstante, este incremento fue significativamente menor al registrado en presencia de un Taguató y similar al observado frente a un Chimango (Tabla 5; Fig. 4). No se detectó variación significativa de la latencia de retorno entre ambos períodos estudiados (Tabla 4; Fig. 4).

Tabla4. Modelos mixtos de riesgos proporcionales de Cox. Contribución de los factores tipo de espécimen embalsamado y período de cría de pichones a la variación de la latencia de retorno al nido de la hembra y el macho

HEMBRA			
Factores	GL	X ²	p
Espécimen ¹	3	32.77	<0.001
Período ²	1	0.89	0.34
Espécimen* período	3	7.13	0.07
MACHO			
Espécimen ¹	3	35.53	<0.01
Período ²	1	1.00	0.32
Espécimen*período	3	1.28	0.73

¹ Niveles: Chimango, Taguató, Gavilán, Varillero; ² Niveles: cría temprana, cría tardía.

Tabla5. Comparaciones pareadas entre las distintas sesiones de exposición realizadas durante la cría de pichones

Espécimen	Varillero Congo	Chimango	Taguató común	Gavilán bidentado
HEMBRA				
Varillero Congo ¹				
Chimango ²	-3.65**			
Taguató común ²	-6.31***	-3.82***		
Gavilán bidentado ³	-3.05*	0.81NS	4.42***	
MACHO				
Varillero Congo ¹				
Chimango ²	-4.21***			
Taguató común ²	-5.50***	-3.19**		
Gavilán bidentado ³	-3.63**	0.94NS	3.75***	

Bajo la diagonal, valores del estadístico z de la prueba HSD de Tukey para las comparaciones pareadas

* p<0.05; ** p<0.01; *** p<0.001; (NS) p>0.05.

¹No depredador-control ²Depredador simpátrico ³Depredador novel.

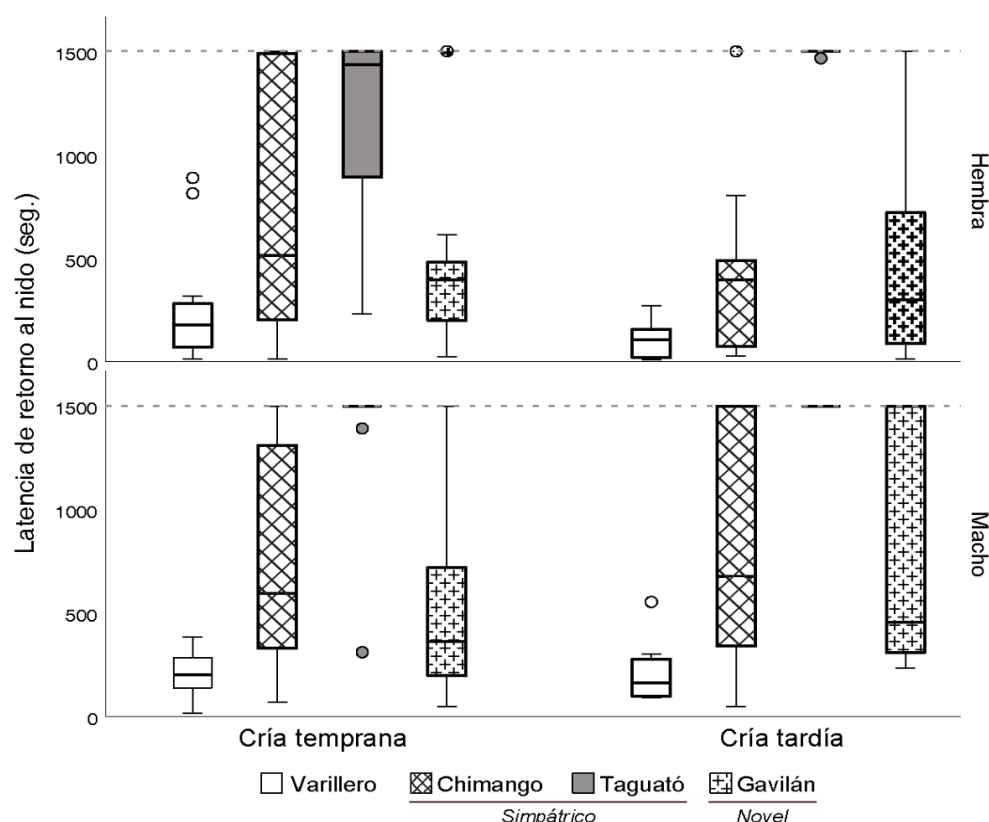


Fig. 4. Latencia de retorno al nido de la Ratona Común hembra y macho cuando se expone a un ave embalsamada de una especie depredadora simpátrica (Chimango o Taguató Común), depredadora no simpátrica (Gavilán bidentado) o no depredadora (Varillero Congo), durante el período de cría de pichones. Las cajas representan el rango intercuartil (25% - 75%), las líneas horizontales de las cajas representan las medianas y las líneas verticales indican los valores mínimo y máximo dentro de 1,5 veces el rango intercuartílico por debajo y por encima de los extremos de la caja. Los puntos indican valores atípicos. La línea horizontal punteada a lo largo del gráfico representa la latencia de retorno máxima registrable para 25 minutos de sesión (1500 seg.).

DISCUSIÓN

El principal objetivo de este capítulo fue estudiar el comportamiento parental de la Ratona Común en presencia de diferentes especies de depredadores, evaluando su capacidad para reconocer y discriminar los depredadores y su capacidad para adaptar la respuesta antidepredatoria al grado de amenaza que éstos representan. Los resultados indicaron que la presencia de un depredador embalsamado en cercanías al nido provoca en los progenitores de Ratona Común una respuesta antidepredatoria que, además, se ajusta al grado de amenaza del depredador presentado; evidenciando que reconocen a los depredadores embalsamados como una amenaza. Ante la presencia de un Chimango o un Taguató, respondieron reanudando tardíamente sus actividades o evitando retornar al nido en contraste a lo registrado frente a la especie no riesgosa, Varillero Congo. La respuesta de la Ratona registrada en presencia de la especie parásito de cría Tordo, depredador de bajo riesgo para los progenitores, pero alto para la prole, no se diferenció de la observada en presencia del Varillero.

Son numerosos los trabajos que demuestran la capacidad de las aves para reconocer un depredador (Antonová et al., 2021; Curio, 1975; Fuchs et al., 2019a; Hirsch & Bolles, 1980; Mitchell et al., 2015; Tvardíková & Fuchs, 2012; Walters, 1990). Algunos de estos trabajos revelan que ciertos rasgos físicos de los depredadores son utilizados por las aves para discriminar entre especies depredadoras de diferentes taxones, estos rasgos “claves”, como la forma del pico, presencia de garras, o bien el tamaño de los depredadores, le permiten a las presas discriminarlos y graduar la respuesta antidepredatoria en función del riesgo percibido (Antonová et al., 2021; Beránková et al., 2014, 2015; Curio, 1975; Fuchs et al., 2019b; Mutzel et al., 2019; Němec et al., 2021; Požgayová et al., 2009; Walters, 1990). En este capítulo, donde se estudió la respuesta antidepredatoria de la Ratona frente a distintas aves rapaces, los resultados evidenciaron que la respuesta de los progenitores fue depredador dependiente. En presencia del Taguató, se generó la respuesta más aversiva, donde los progenitores principalmente evitaron el nido o demoraron más tiempo en retornar respecto a lo registrado en presencia de un Chimango. Considerando la hipótesis de respuesta dependiente del riesgo de depredación propuesta por Helfman (1989) estos resultados se relacionan con una respuesta antidepredatoria que se ajusta al grado de amenaza del depredador presentado. El Chimango representa un ave rapaz de tamaño mediano que se alimenta principalmente de huevos y/o pichones, que eventualmente puede resultar peligrosa para los progenitores de Ratona si éstos deciden enfrentarlo (Ibarra et al., 2017; Salvador, 2016; Vergara, 2007). En cambio, el Taguató representa un ave rapaz de mayor tamaño que en su dieta incluye aves adultas y por lo tanto

representa un riesgo mayor para los progenitores de Ratona (Di Giacomo & Krapovickas, 2005; Panasci & Whitacre, 2000). De allí, que acorde con Helfman (1989), es de esperar que la Ratona en presencia del Taguató responda afrontando menor riesgo que en presencia del Chimango. Esta respuesta fue observada tanto en hembras como en machos y si bien no se detectó variación significativa a lo largo del período de cría, las hembras tendieron a afrontar mayores riesgos en presencia del Taguató durante la cría temprana de pichones. Esto puede relacionarse con la capacidad exclusiva de las hembras para cubrir necesidades que las crías tienen a temprana edad, pero se requieren experimentos específicos para evaluarlo.

Contrariamente a lo observado en presencia de las especies rapaces, las parejas evocaron una respuesta no aversiva en presencia de un parásito de cría, depredador riesgoso para la progenie. Los resultados indicaron que durante el período de incubación y ante la presencia de un Tordo Renegrado, las parejas se comportaron de manera similar a cuando se expusieron a un inofensivo Varillero. Ante este resultado, una posibilidad es plantear que las parejas de Ratona no evocaron una respuesta antidepredatoria, pero también es posible que se trate de una estrategia de protección al nido. Como parte de un mecanismo de defensa antiparasitario, algunas especies arrojan del nido los huevos parásitos o los destruyen, aunque no siempre resulta una herramienta eficiente ya que durante este proceso en ocasiones dañan huevos propios y además requiere que las especies hospedadoras sean capaces de discriminar entre progenie propia y ajena (Fiorini et al., 2019). Para algunos autores, incluso si los hospedadores discriminan entre sus crías y las parásito, tal discriminación no necesariamente resulte una estrategia eficiente ya que no siempre evita un parasitismo exitoso (Sackmann & Rebores, 2003). En este sentido, se ha sugerido que una estrategia más eficiente para proteger el nido del parasitismo consiste en no retardar el retorno para así mantener bloqueado el acceso al nido (Gill & Sealy, 1996; Hobson & Sealy, 1989). Por ejemplo, en presencia de un ejemplar embalsamado del parásito de cría Cuco Común (*Cuculus canorus*), los progenitores de la especie hospedadora no cambiaron el comportamiento de incubación respecto a un control y de acuerdo con los autores, este comportamiento no necesariamente refleja una débil capacidad para reconocer y responder a un depredador (Honza et al., 2004; Moksnes et al., 1993; Požgayová et al., 2009). Por el contrario, consideraron que mantener el comportamiento de incubación refleja una táctica para bloquear físicamente el acceso del parásito de cría al nido, una estrategia de protección del nido (Gill & Sealy, 1996; Hobson & Sealy, 1989). Otra posibilidad es relacionar los resultados hallados en este capítulo con la baja frecuencia de parasitismo registrada para la Ratona Común en el

área de estudio. En el sitio de estudio y durante los períodos reproductivos 2007-2008 de la Ratona, sólo 1 de 33 nidos fue parasitado con 1 huevo de Tordo Renegrado. Asimismo, en otra población cercana, se detectó la presencia de 1 huevo de Tordo Renegrado en 1 de 63 nidos ubicados en cavidades naturales (Llambías P., datos no publicados). De allí que la otra explicación para los resultados observados en este capítulo sea que la baja frecuencia de parasitismo represente un bajo costo para el éxito reproductivo de la Ratona, y entonces es posible que el Tordo Renegrado no esté siendo reconocido como una amenaza para los progenitores o no esté ejerciendo un comportamiento de defensa; tal como se observó en anteriores estudios (Fasanella & Fernández, 2009).

Varias especies de aves son capaces de reconocer depredadores con los que no co-habitan, denominados usualmente depredadores novel (Ferrari et al., 2007; Hobson et al., 1988). De acuerdo con los resultados de este capítulo, la Ratona Común también es capaz de reconocer como una amenaza a un depredador novel, en este caso representado por el ave rapaz Gavilán bidentado (*Harpagus bidentatus*). Los resultados de este capítulo indicaron que la presencia del Gavilán provocó que los progenitores demoren en retornar a sus actividades; no obstante, la respuesta parental evocada fue similar a la registrada en presencia de un Chimango. Estos resultados se relacionan con la hipótesis del sistema de reconocimiento de depredador generalizado, aquella que plantea la existencia de un sistema complejo a través del cual las presas responden incluso ante intrusos no reconocidos como depredadores pero que constituyen una potencial amenaza para la especie, como por ejemplo depredadores no simpátricos (Ferrari et al., 2007). De este modo es posible que una presa amplie la respuesta antidepredatoria hacia depredadores noveles que estén cercanamente emparentados con los depredadores que ya son capaces de reconocer o que al menos muestren similitudes morfológicas entre sí (Ferrari et al., 2007).

Por otro lado, considerando las evidencias de otros trabajos (Ferrari et al., 2007; Fuchs et al., 2019a; Griffin et al., 2001; Stankowich & Coss, 2007; Tinbergen, 1948), es de esperar que rasgos típicos de las rapaces, tales como, el pico ganchudo, talones prominentes, forma del cuerpo, etc., le sean útiles a la Ratona no sólo para reconocer al Gavilán como un depredador sino también para inferir el grado de amenaza asociado a éste (Némec et al., 2021; Veselý et al., 2016). Dado que el Gavilán y el Taguató son rapaces que poseen una dieta generalista que incluye passeriformes adultos, es de esperar que ambas rapaces representen amenazas similares. Sin embargo, la respuesta parental registrada frente al Gavilán fue menos aversiva que la registrada frente al Taguató, el ave rapaz que más aversión generó en los progenitores. Tal como

se ha observado en otros estudios, pareciera entonces, que la sola presencia de ciertos rasgos clave no necesariamente es suficiente para discriminar depredadores y/o determinar el grado de amenaza que éstos representan (Beránková et al., 2015). Shalter (1978), por ejemplo, evidenció que la experiencia de los papamoscas (*Ficedula hypoleuca*) con un depredador vivo mejoraba el reconocimiento y la respuesta a los ejemplares embalsamados de esta especie. De allí que una posible explicación a los resultados obtenidos, en el estudio de la Ratona, es que el proceso de generalización sólo permita proporcionar una respuesta basal conservadora a las posibles amenazas y que la discriminación más certera se concrete mediante la experiencia directa con el depredador (Carlson et al., 2017; Csermely et al., 2006). Por otro lado, numerosas investigaciones han evidenciado que características específicas como el tamaño del cuerpo aportan información adicional sobre el grado de amenaza y por lo tanto le permite a las presas distinguir entre depredadores diferentes (Chivers & Ferrari, 2013; Palleroni et al., 2005; Templeton et al., 2005). Otra explicación para los resultados de este capítulo es que la respuesta observada se relacione con el tamaño de los especímenes utilizados. Los ejemplares de Chimango y Gavilán bidentado utilizados en las sesiones experimentales tienen tamaños similares (~30 cm de largo) y el ejemplar del Taguató es ligeramente más grande (~40 cm), de ahí que es posible que para la Ratona el tamaño del depredador funcione como una señal clave adicional, sencilla y rápida que le permita ajustar su respuesta generalizada.

Si bien no es posible determinar con certeza si la respuesta de la Ratona está asociada a las características generales del tipo de depredador o a la identidad específica del modelo, las respuestas encontradas en estudios previos en otras especies (Fuchs et al., 2019) sugieren que la respuesta observada no necesariamente se debe a la identidad específica de los modelos sino a las características comunes que los depredadores poseen (garras, forma del pico, color y forma de ojos, etc.). No obstante, se deberán realizar otros estudios con una mayor variabilidad de modelos que incluyan solo algunas de las características generales de depredadores para verificar esta afirmación.

En resumen, este capítulo revela que, en la población de Ratona Común estudiada, las parejas reproductoras son capaces de reconocer, discriminar depredadores y ajustar la respuesta antidepredatoria al grado de amenaza que éstos representen. Las parejas, además, son capaces de reconocer un depredador no simpátrico con características similares a los depredadores conocidos. No obstante, la discriminación a escala de especie de depredador y el ajuste de la respuesta al grado de amenaza, probablemente requiera un proceso de aprendizaje adicional. Se

requieren futuros estudios para determinar las claves utilizadas por la Ratona durante el proceso de discriminación entre especies de rapaces con apariencia similar.

Bibliografía

- Antonová, K., Veselý, P., & Fuchs, R. (2021). Untrained birds' ability to recognise predators with changed body size and colouration in a field experiment. *BMC Ecology and Evolution*, 21(1), 74. <https://doi.org/10.1186/s12862-021-01807-8>
- Baker, A. J., & Whitacre, D. E. (1999). Observation of a double-toothed kite (*Harpagus bidentatus*) hawking bats. *Journal of Raptor Research*, 33, 343–344.
- Beránková, J., Veselý, P., & Fuchs, R. (2015). The role of body size in predator recognition by untrained birds. *Behavioural Processes*, 120(4), 128–134. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2015.09.015>
- Beránková, J., Veselý, P., Sýkorová, J., & Fuchs, R. (2014). The role of key features in predator recognition by untrained birds. *Animal Cognition*, 17(4), 963–971. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0728-1>
- Biondi, L. M., Bó, M. S., & Favero, M. (2005). Dieta del Chimango (*Milvago chimango*) durante el periodo reproductivo en el sudeste de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ornitología Neotropical*, 16(1), 31–42.
- Brightsmith, D. (2002). What Eats Parrots? What are the major predators on parrots in the wild? *Bird Talk Magazine*. <http://vetmed.tamu.edu/macawproject/publications/magazine-articles>. Acceso 25 marzo 2022.
- Brown, L., & Amadon, D. (1968). *Eagles, hawks and falcons of the world*. McGraw-Hill, New York.
- Carlson, N. V., Healy, S. D., & Templeton, C. N. (2017). Hoo are you? Tits do not respond to novel predators as threats. *Animal Behaviour*, 128, 79–84. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.04.006>
- Chivers, D. P., & Ferrari, M. C. O. (2013). Tadpole antipredator responses change over time: What is the role of learning and generalization. *Behavioral Ecology*, 24(5), 1114–1121. <https://doi.org/10.1093/beheco/art038>
- Conway, C. J., & Martin, T. E. (2000). Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature, and nest depredation. *Evolution*, 54(2), 670–685. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb00068.x>
- Csermely, D., Casagrande, S., & Calimero, A. (2006). Differential defensive response of common kestrels against a known or unknown predator. *Italian Journal of Zoology*, 73(2), 125–128. <https://doi.org/10.1080/11250000600680072>
- Curio, E. (1975). The functional organization of anti-predator behaviour in the pied flycatcher: A study of avian visual perception. *Animal Behaviour*, 23, 1–115. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(75\)90056-1](https://doi.org/10.1016/0003-3472(75)90056-1)
- Curio, E. (1976). The ethology of predation. En *The ethology of predation*. Springer Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-81028-2>
- Dale, S., Gustavsen, R., & Slagsvold, T. (1996). Risk taking during parental care: A test of three hypotheses applied to the pied flycatcher. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 39(1), 31–42. <https://doi.org/10.1007/s002650050264>
- De Mársico, M. C., & Reboreda, J. C. (2008). Egg-laying behavior in screaming cowbirds: Why does a specialist brood parasite waste so many eggs? *The Condor*, 110(1), 143–153. <https://doi.org/10.1525/cond.2008.110.1.143>
- Deeming, D. C., & Ferguson, M. W. J. (2004). *Egg incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles*. Cambridge University Press.
- Di Giacomo, A. G., & Krapovickas, S. F. (2005). Aves de la Reserva El Bagual. En A. G. Di

Giacomo & S. F. Krapovickas (Eds.), *Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual, Provincia de Formosa, Argentina. Inventario de la fauna de vertebrados y de la flora vascular de un área protegida del Chaco Húmedo. Temas de Naturaleza y Conservación 4. Aves Argentinas/AOP, Buenos Aires* (pp. 203-465).

Donazar, J. A., Travaini, A., Rodriguez, A., Ceballos, O., & Hiraldo, F. (1996). Nesting association of raptors and Buff-necked Ibis in the Argentinean Patagonia. *Colonial Waterbirds*, 19(1), 111. <https://doi.org/10.2307/1521813>

Dunn, E. H. (1976). The relationship between brood size and age of effective homeothermy in nestling House Wrens. *The Wilson Bulletin*, 88(3), 478-482.

Edelaar, P., & Wright, J. (2006). Potential prey make excellent ornithologists: adaptive, flexible responses towards avian predation threat by Arabian Babblers *Turdoides squamiceps* living at a migratory hotspot. *Ibis*, 148(4), 664-671. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2006.00567.x>

Epp, K. (2005). Predation Risk Assessment: Do Prey Perceive Different Threat Levels? *Ethology*, 1-6.

Fasanella, M., & Fernández, G. J. (2009). Alarm calls of the Southern House Wren *Troglodytes musculus*: variation with nesting stage and predator model. *Journal of Ornithology*, 150(4), 853-863. <https://doi.org/10.1007/s10336-009-0406-2>

Ferrari, M. C. O., Gonzalo, A., Messier, F., & Chivers, D. P. (2007). Generalization of learned predator recognition: an experimental test and framework for future studies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1620), 1853-1859. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0297>

Fiorini, V. D., Astié, A. A., Tuero, D., & Reboreda, J. (2005). Éxito reproductivo del Tordo Renegrido (*Molothrus bonariensis*) en hospedadores de distinto tamaño corporal. *El hornero*, 20(2), 173-182.

Fiorini, V. D., De Mársico, M. C., Ursino, C. A., & Reboreda, J. C. (2019). Obligate brood parasitism on neotropical birds. En J. C. Reboreda, V. D. Fiorini, & D. T. Tuero (Eds.), *Behavioral Ecology of Neotropical Birds* (pp. 103-131). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-14280-3_6

Fuchs, R., Veselý, P., & Nácarová, J. (2019a). *Predator recognition in birds: the use of key features*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-12404-5>

Fuchs, R., Veselý, P., & Nácarová, J. (2019b). *Tools used for predator recognition*. 63-79. https://doi.org/10.1007/978-3-030-12404-5_3

Gill, S. A., & Sealy, S. G. (1996). Nest defence by Yellow Warblers: recognition of a brood parasite and an avian nest predator. *Behaviour*, 133(3-4), 263-282. <https://doi.org/10.1163/156853996X00143>

Griffin, A. S., Evans, C. S., & Blumstein, D. T. (2001). Learning specificity in acquired predator recognition. *Animal Behaviour*, 62(3), 577-589. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1781>

Helfman, G. S. (1989). Threat-sensitive predator avoidance in damselfish-trumpetfish interactions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24(1), 47-58. <https://doi.org/10.1007/BF00300117>

Hirsch, S. M., & Bolles, R. C. (1980). On the ability of prey to recognize predators. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 54(1), 71-84. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1980.tb01064.x>

Hobson, K. A., Bouchart, M. L., & Sealy, S. G. (1988). Responses of naive yellow warblers to a novel nest predator. *Animal Behaviour*, 36(6), 1823-1830. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(88\)80122-2](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(88)80122-2)

Hobson, K. A., & Sealy, S. G. (1989). Responses of Yellow Warblers to the threat of cowbird parasitism. *Animal Behaviour*, 38(3), 510-519. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(89\)80044-2](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(89)80044-2)

- Honza, M., Grim, T., Capek, M., Moksnes, A., & Røskoft, E. (2004). Nest defence, enemy recognition and nest inspection behaviour of experimentally parasitized Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus*. *Bird Study*, 51(3), 256-263. <https://doi.org/10.1080/00063650409461361>
- Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P., Heiberger, R. M., Schuetzenmeister, A., & Scheibe, S. (2022). *Package 'multcomp'*. <https://cran.r-project.org/web/packages/multcomp/multcomp.pdf>
- Ibarra, J. T., Altamirano, T. A., Vermehren, A., Vargas, F. H., & Martin, K. (2017). Observations of a tree-cavity nest of the rufous-legged owl and predation of an owl nestling by a Chimango Caracara in andean temperate forests. *Journal of Raptor Research*, 51(1), 85-88. <https://doi.org/10.3356/JRR-16-68.1>
- Królikowska, N., Szymkowiak, J., Laidlaw, R. A., & Kuczyński, L. (2016). Threat-sensitive anti-predator defence in precocial wader, the northern lapwing *Vanellus vanellus*. *Acta Ethologica*, 19(3), 163-171. <https://doi.org/10.1007/s10211-016-0236-1>
- Lavado Solis, K. N. L. (2015). Ecología alimentaria del Buho Americano *Bubo Virginianus* (Strigiformes: Strigidae) en La zona de amortiguamiento de la Reserva nacional de Junín, Perú. *Tesis de licenciatura, Universidad nacional mayor de San Marcos, Perú*.
- Liljeström, M., Fasola, L., Valenzuela, A., Rey, A. R., & Schiavini, A. (2014). Nest predators of flightless steamer-ducks (*Tachyeres pteneres*) and flying steamer-ducks (*Tachyeres patachonicus*). *Waterbirds*, 37(2), 210-214. <https://doi.org/10.1675/063.037.0209>
- Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68(4), 619-640. <https://doi.org/10.1139/z90-092>
- Llambías, P. E. (2012). How do Southern House Wrens *Troglodytes aedon musculus* achieve polygyny? An experimental approach. *Journal of Ornithology*, 153(2), 571-578. <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0778-y>
- Llambías, P. E., Ferretti, V., & Reboreda, J. C. (2006). Egg Discrimination and Sex-Specific Pecking Behaviour in Parasitic Cowbirds. *Ethology*, 112(11), 1128-1135. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2006.01272.x>
- Mason, P. (1986). Brood parasitism in a host generalist, the Shiny Cowbird: II. Host selection. *The Auk*, 103(1), 61-69. <https://doi.org/10.1093/auk/103.1.61>
- Massoni, V., & Reboreda, J. C. (1999). Egg puncture allows shiny cowbirds to assess host egg development and suitability for parasitism. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 266, 1871-1874.
- McLean, I. G., & Rhodes, G. (1991). Enemy recognition and response in birds. *Current ornithology*, 8, 173-211.
- Mezquida, E. T., & Marone, L. (2002). Microhabitat structure and avian nest predation risk in an open Argentinean woodland: An experimental study. *Acta Oecologica*, 23(5), 313-320. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(02\)01160-8](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(02)01160-8)
- Mitchell, M. D., Chivers, D. P., McCormick, M. I., & Ferrari, M. C. O. O. (2015). Learning to distinguish between predators and non-predators: understanding the critical role of diet cues and predator odours in generalisation. *Scientific Reports*, 5(1), 13918. <https://doi.org/10.1038/srep13918>
- Moksnes, A., Røskoft, E., & Korsnes, L. (1993). Rejection of cuckoo (*Cuculus canorus*) eggs by meadow pipits (*Anthus pratensis*). *Behavioral Ecology*, 4(2), 120-127. <https://doi.org/10.1093/beheco/4.2.120>
- Mutzel, A., Olsen, A. L., Mathot, K. J., Araya-Ajoy, Y. G., Nicolaus, M., Wijmenga, J. J., Wright, J., Kempenaers, B., & Dingemanse, N. J. (2019). Effects of manipulated levels of predation threat on parental provisioning and nestling begging. *Behavioral Ecology*, 30(4), 1123-1135.

<https://doi.org/10.1093/beheco/arz060>

Němec, M., Kučerová, T., Veselý, P., & Fuchs, R. (2021). A kestrel without hooked beak and talons is not a kestrel for the red-backed shrike (*Lanius collurio*). *Animal Cognition*, 24(5), 957-968. <https://doi.org/10.1007/s10071-020-01450-8>

Ortega, C. (1998). *Cowbirds and other brood parasites*. The University of Arizona Press, Tucson.

Palleroni, A., Hauser, M., & Marler, P. (2005). Do responses of galliform birds vary adaptively with predator size? *Animal Cognition*, 8(3), 200-210. <https://doi.org/10.1007/s10071-004-0250-y>

Panasci, T., & Whitacre, D. (2000). Diet and foraging behavior of nesting Roadside Hawks in Petén, Guatemala. *The Wilson Bulletin*, 112(4), 555-558. [https://doi.org/10.1676/0043-5643\(2000\)112\[0555:DAFBN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1676/0043-5643(2000)112[0555:DAFBN]2.0.CO;2)

Požgayová, M., Procházka, P., & Honza, M. (2009). Adjustment of incubation according to the threat posed: A further signal of enemy recognition in the Blackcap *Sylvia atricapilla*? *Journal of Ornithology*, 150(3), 569-576. <https://doi.org/10.1007/s10336-009-0384-4>

Reboreda, J. C., Mermoz, M. E., Massoni, V., Astié, A. A., Fabián, Y., & Rabuffetti, L. (2003). Impacto del parasitismo de cría del Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*) sobre el éxito reproductivo de sus hospedadores. *Hornero*, 18(2), 77-88.

Ricklefs, R. E. (1969). An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 9, 1-48. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.9>

Sackmann, P., & Reboreda, J. C. (2003). A Comparative study of Shiny Cowbird parasitism of two large hosts, the Chalk-browed Mockingbird and the Rufous-bellied Thrush. *The Condor*, 105(4), 728-736. <https://doi.org/10.1093/condor/105.4.728>

Salvador, S. (2016). Registro de depredadores de huevos, pichones volantes de aves de Argentina. *Acta zoológica lilloana*, 60(2), 136-147.

Schulze, M. D., Córdova, J. L., Seavy, N. E., & Whitacre, D. F. (2000). Behavior, diet, and breeding biology of Double-toothed Kites at a Guatemalan lowland site. *The Condor*, 102(1), 113-126. <https://doi.org/10.2307/1370412>

Shalter, M. D. (1978). Mobbing in the Pied Flycatcher. Effect of experiencing a live owl on responses to a stuffed facsimile. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 47(2), 173-179. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1978.tb01828.x>

Stankowich, T., & Coss, R. G. (2007). The re-emergence of felid camouflage with the decay of predator recognition in deer under relaxed selection. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1607), 175-182. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3716>

Templeton, C. N., Greene, E., & Davis, K. (2005). Allometry of alarm calls: Black-capped Chickadees encode information about predator size. *Science*, 308(5730), 1934-1937. <https://doi.org/10.1126/science.1108841>

Therneau, T. (2015). *Mixed effects Cox models*. <https://cran.r-project.org/web/packages/coxme/vignettes/coxme.pdf>.

Therneau, T., Lumley, T., Atkinson, E., & Crowson, C. (2022). *Package «survival»*. <https://cran.r-project.org/web/packages/survival/survival.pdf>

Tinbergen, N. (1948). Social releasers and the experimental method required for their study. *The Wilson Bulletin*, 60(1), 6-51. <http://www.jstor.org/stable/4157642>

Tuero, D. T. (2010). Flexibilidad comportamental del Tordo Renegrado (*Molothrus bonaerensis*) al parasitar diferentes hospedadores. *Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, Argentina*.

Tuero, D. T., Fiorini, V. D., & Reboreda, J. C. (2007). Effects of Shiny Cowbird *Molothrus bonariensis* parasitism on different components of House Wren *Troglodytes aedon* reproductive

success. *Ibis*, 149(3), 521-529. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2007.00676.x>

Tvardíková, K., & Fuchs, R. (2012). Tits recognize the potential dangers of predators and harmless birds in feeder experiments. *Journal of Ethology*, 30(1), 157-165. <https://doi.org/10.1007/s10164-011-0310-0>

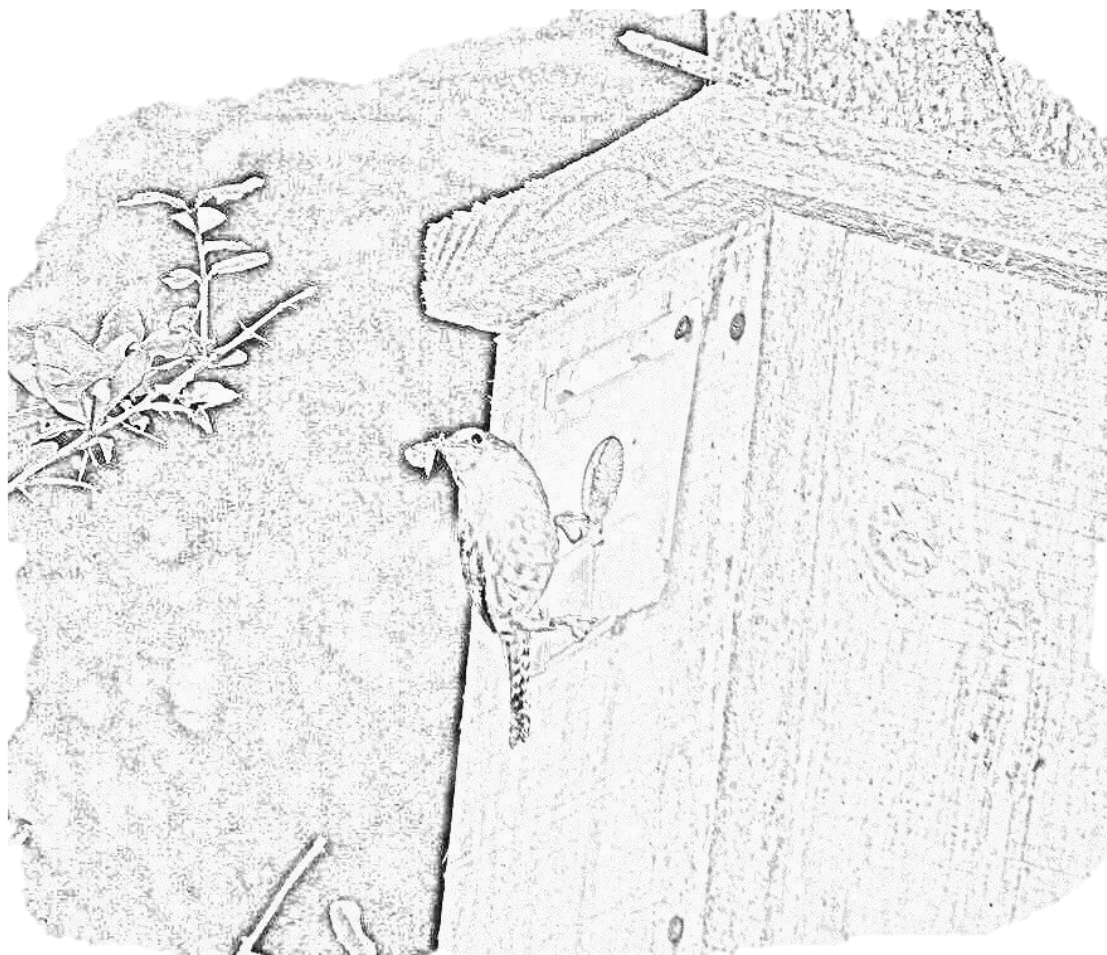
Vergara, P. M. (2007). Effects of nest box size on the nesting and renesting pattern of *Aphrastura spinicauda* and *Troglodytes aedon*. *Ecologia Austral*, 17(1), 133-141. <http://link.springer.com/10.1007/s00265-008-0605-5>

Veselý, P., Buršíková, M., & Fuchs, R. (2016). Birds at the winter feeder do not recognize an artificially coloured predator. *Ethology*, 122(12), 937-944. <https://doi.org/10.1111/eth.12565>

Walters, J. R. (1990). Anti-predatory behavior of lapwings: field evidence of discriminative abilities. *The Wilson bulletin*, 102(1), 49-70.

Yáñez, J. L., Núñez, H., & Jaksic, F. (1982). Food habits and weight of Chimango Caracaras in Central Chile. *The Auk*, 99(1), 170-171. <https://doi.org/10.2307/4086036>

Zúñiga, A. H., & Subercaseaux, F. M. (2020). Comparación de la dieta del tiuque (*Milvago chimango*) y el pequén (*Athene cunicularia*) en un sitio peri-urbano de Chile central. *Huitzil, Revista mexicana de ornitología*, 21(2), 1-8. <https://doi.org/10.28947/hrmo.2020.21.2.497>



5

ESTRATEGIAS REPRODUCTIVAS: ¿VALOR REPRODUCTIVO Y/O CONDICIÓN DE LA NIDADA?

SINOPSIS. En este capítulo se evalúan características de la nidada que pueden influir en el riesgo que están dispuestas a afrontar parejas reproductoras de Ratona.

RESUMEN

El riesgo de depredación que están dispuestas a afrontar algunas aves passeriformes durante el cuidado parental se ha relacionado con características de la nidada. No obstante, aún no hay un consenso en torno al tema porque existen evidencias contradictorias. El objetivo de este capítulo fue estudiar el efecto del número, edad y condición fisiológica de la nidada sobre el riesgo que deciden afrontar progenitores de Ratona Común en presencia de una amenaza, evaluando si el riesgo que afrontan está relacionado al valor reproductivo y/o al riesgo de daño a la progenie. El estudio se llevó a cabo trabajando con parejas reproductoras que fueron expuestas a la presencia de un modelo plástico del depredador Búho. El efecto del tamaño de nidada se evaluó comparando el comportamiento de parejas de Ratona que asistieron nidos de tamaño típico (4 a 6 pichones), reducido (2 a 3 pichones) o incrementado (7 a 8 pichones). El efecto de la condición fisiológica se evaluó trabajando con nidos de tamaño típico y se comparó el comportamiento de parejas privadas de asistir su nido por 20 min. vs parejas que no fueron privadas de asistir su nido. Todos los experimentos fueron realizados cuando los pichones tenían entre 3 y 4 días y entre 9 y 11 días de edad. El estudio reveló que, en presencia del modelo de depredador, los machos y las hembras optaron por afrontar mayor riesgo a mayor número y edad de la nidada. En contraste, las hembras privadas de asistir el nido optaron por afrontar mayor riesgo a menor edad de la nidada. Los resultados evidencian que el riesgo que están dispuestos a afrontar ambos progenitores de Ratona Común está condicionado por el tamaño y edad de la nidada y se relaciona de forma directa con el valor reproductivo, pero si la condición fisiológica de las crías empeora, las hembras responden a la vulnerabilidad de la nidada invirtiendo la dirección de respuesta y arriesgándose más por las crías de menor edad.

INTRODUCCIÓN

En las aves altriciales, cuando un depredador se acerca al nido, los progenitores deben decidir entre asistir y proteger las crías o evitar el nido para asegurar su propia supervivencia; una decisión entre el compromiso de invertir en la reproducción actual o la futura (Clutton-Brock, 2019; Lima & Dill, 1990; Montgomerie & Weatherhead, 1988; Trivers, 1972). De acuerdo a la teoría de la inversión parental, la respuesta de los progenitores a la presencia de la amenaza depende de la relación entre el beneficio marginal de proteger la nidada y el costo por decidir afrontar el riesgo (Montgomerie & Weatherhead, 1988; Trivers, 1972).

Numerosos estudios se han focalizado en cuán intensamente son defendidas las nidadas por sus progenitores analizando comportamientos tales como llamados de alarma, despliegues de distracción, eventos de ataques, etc. (Caro, 2005). La mayoría de ellos han evidenciado que la intensidad con que los progenitores defienden la nidada responde a la edad y/o el número de crías y, tal como plantea la hipótesis del valor reproductivo de la nidada, defienden con mayor intensidad las nidadas de mayor valor reproductivo, es decir, las de mayor tamaño y/o edad (Caro, 2005; Clark & Ydenberg, 1990; Królikowska et al., 2016; Montgomerie & Weatherhead, 1988; Tryjanowski et al., 2004). Otros estudios, en cambio, se han focalizado en evaluar la intensidad de riesgo que los progenitores deciden afrontar al retomar la actividad de atención a la nidada en presencia de una amenaza (Królikowska et al., 2016; Listøen, 2000; Michl et al., 2000; Pavel & Bureš, 2001). Por ejemplo, el trabajo de Dale y colaboradores (1996) evalúa la inversión parental desde el daño que las crías sufren tras atravesar un período sin atención parental y plantea la hipótesis del daño a la descendencia, que en contraste a la hipótesis de valor reproductivo, predice que los progenitores afrontarán mayores riesgos por las nidadas de menor edad y/o peor condición. Si bien existen evidencias que apoyan la hipótesis de daño, son pocos los trabajos en los que se la ha estudiado (Bureš & Pavel, 1997; Dale et al., 1996; Fernández & Llambías, 2013; Listøen, 2000; Michl et al., 2000). Esta hipótesis se basa en la necesidad de las crías de ser asistidas por sus progenitores para poder sobrevivir, principalmente en los primeros días de nacidas. Esto se debe a que al nacer las crías altriciales son incapaces de termorregular y por lo tanto incapaces de conservar de manera eficiente la energía, de allí que son más vulnerables ante la suspensión de la actividad parental. Las crías de mayor edad, al tener mayor desarrollo y capacidad para termorregular pueden conservar su energía de manera más eficiente, lo que las hace menos vulnerables ante la suspensión de la atención parental (Dunn, 1976). Otra de las predicciones de la hipótesis de daño plantea que en especies donde la actividad de empolle es exclusiva de las hembras, éstas afrontarán mayores riesgos que los machos cuando un depredador se encuentre en cercanías al nido. Si bien varios trabajos han apoyado

la hipótesis de valor reproductivo y la hipótesis de daño, en los últimos años no hubo avances significativos en torno al tema y son escasos los trabajos que evalúan las dos hipótesis en simultáneo (Fernández & Llambías, 2013; Michl et al., 2000). Además, generalmente estos trabajos consideran ambas hipótesis como mutuamente excluyentes y plantean un único diseño experimental a partir del cual se contrastan las dos hipótesis, lo cual puede cuestionarse. Si bien las predicciones de la hipótesis de valor reproductivo y la hipótesis de daño pueden interpretarse como opuestas entre sí, éstas no son mutuamente excluyentes. El nivel de riesgo que decidan afrontar los progenitores puede relacionarse con una respuesta adaptativa que maximiza el valor reproductivo de la nidada, pero que a su vez esté condicionada al estado fisiológico o nutricional de las crías (Caro, 2005), de ahí que la validez de las predicciones de una de las hipótesis no implica la invalidez de las predicciones de la otra. Plantear un correcto diseño experimental es imprescindible para contrastar cada hipótesis (Dale et al., 1996; Knight & Temple, 1986; Montgomerie & Weatherhead, 1988; Nur, 1983). En este sentido y dado que en los últimos años no hubo demasiados avances en el tema, se sugieren nuevos estudios con diseños experimentales especialmente planteados para evaluar si el riesgo que afronta la Ratona Común en presencia de un potencial depredador ajusta, a la hipótesis de valor reproductivo y/o a la hipótesis de daño.

En el capítulo anterior, se demostró que el riesgo de depredación que deciden afrontar los progenitores de Ratona Común es relativo a las características de los depredadores. En el presente capítulo se plantea evaluar si las características y/o condición de la nidada también tienen efecto sobre el riesgo que deciden afrontar los progenitores. Específicamente, se plantea como objetivo evaluar si el riesgo que afrontan parejas reproductoras de Ratona Común responde a la edad, número y/o condición de las crías, evaluando además si el riesgo que afrontan machos y hembras apoya la hipótesis de valor reproductivo y/o la hipótesis de daño. Considerando que la Ratona Común es un ave altricial con cuidado biparental en donde la actividad de empolle es exclusiva de las hembras, en este capítulo se plantea: predicción 1) Si el riesgo que afrontan los progenitores responde al valor reproductivo de la nidada, entonces, la presencia de una amenaza provocará que los progenitores afronten mayores riesgos por las nidadas de mayor tamaño y edad; predicción 2) Si el riesgo que afrontan los progenitores responde a la condición de las crías, entonces, la presencia de una amenaza luego de un período prolongado sin actividad de atención al nido provocará que los progenitores afronten mayores riesgos por las nidadas de corta edad y ectotérmicas. Dadas las diferencias sexuales en el cuidado parental de la Ratona, donde el empolle de los pichones es tarea exclusiva de las hembras, es posible que machos y hembras difieran en su respuesta. De allí que se espera que, dentro de una misma pareja, las hembras respondan

con mayores riesgos que los machos si asisten nidadas de corta edad y ectotérmicas que atravesaron por un período prolongado sin atención parental.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio y período de estudio

La población de Ratona estudiada habita bosques fragmentados de tala (*Celtis ehrenbergiana*) pertenecientes a las estancias La Esperanza y Los Zorzales, Pdo. De Gral. Lavalle, Pcia. De Buenos Aires (ver capítulo 2, “Metodología general”). El estudio fue realizado durante los meses octubre a diciembre, correspondientes a los períodos de nidificación de la Ratona durante los años 2006-2009.

Diseño experimental

Para simular un escenario de riesgo para los progenitores se trabajó con un modelo experimental de plástico con morfología similar a la de un Búho Ñacurutú (*Bubo virginianus*; modelo depredador Búho Dalen Gardeneer de 40 cm #OW&; Dalen Products Inc.) que, si bien puede no reflejar con exactitud la respuesta de la Ratona ante un depredador vivo, tanto en el capítulo 3 como en otros estudios similares se ha demostrado su eficiente rol como estímulo amenazante para los progenitores (Fernández & Llambías, 2013; Rensel & Wilder, 2012). Entonces, en este estudio se considera que el Búho plástico representa un potencial riesgo de depredación para los progenitores de Ratona. Se utilizó un ejemplar taxidermizado de Varillero Congo (*Chrysomus ruficapillus*) como modelo experimental control, cuyo rol como estímulo no riesgoso también fue demostrado en el capítulo 3.

Para reducir posibles diferencias entre nidadas del primer y segundo intento reproductivo, los experimentos se realizaron únicamente con nidos que correspondieran al primer intento reproductivo y fueron realizados cuando los pichones tuvieron entre 3 y 4 días de edad y entre 9 y 11 días de edad. Las diferentes edades de las nidadas representaron diferentes grados de desarrollo madurativo, vulnerabilidad fisiológica y valor reproductivo. Los pichones pequeños de entre 3 y 4 días de edad no poseen plumas y son incapaces de termorregular por lo que su supervivencia depende de la actividad de empolle, alimentación y protección provista por sus progenitores (Dunn, 1976; Johnson, 2020). Este período de edad refleja entonces un período de alta vulnerabilidad fisiológica ya que los pichones no serían tolerantes a lapsos prolongados de ausencia de atención parental. En cambio, los pichones grandes de entre 9 y 11 días de edad ya termorregulan y están próximos a abandonar el nido, aunque aún dependen de la alimentación y protección parental. Por ello, este último período de edad refleja la etapa en la que habiendo alcanzado un peso similar al

de los adultos, son más tolerantes a períodos prolongados sin atención parental (Dunn, 1976; Finke et al., 1987; Johnson, 2020; Llambías, 2012).

Todas las sesiones de exposición a un modelo depredador o control fueron desarrolladas entre el alba y el mediodía (0600 y 1300 hs.), duraron 25 min. y comenzaron inmediatamente después de que el modelo se ubicara sobre un poste metálico con la mirada en dirección a la entrada del nido y a aproximadamente 3 m de distancia. Todas las sesiones se registraron a través de videocámaras que se cubrieron con tela camuflada y ocultaron entre la vegetación a una distancia aproximada entre 5-10 m del nido (para detalles ver capítulo 2). Para que las parejas se habituaran a la presencia de la videocámara, éstas fueron colocadas 60 minutos antes de comenzar a registrar la actividad de la Ratona. Previo al inicio de las sesiones de exposición, se chequeó que ninguno de los adultos se alojara en el interior de la caja nido. Ningún observador permaneció en cercanías al nido durante el registro de la actividad parental y todas las sesiones se registraron usando una videocámara Sony-Hi8 o digital (Sony Dcr-Sr85; Sony Corp., Tokio, Japón).

a) *Experimentos de valor reproductivo de la nidada.* Para evaluar la [predicción 1](#), se trabajó con un total de 37 parejas reproductoras de Ratona con nidadas de diferente edad y tamaño que fueron expuestas a la presencia del modelo depredador. Los diferentes tamaños de nidada fueron representados por nidadas de tamaño menor y mayor que una nidada de tamaño típico, nidadas de 2 a 3 pichones ($n=24$) y nidadas de 7 a 8 pichones ($n=13$), respectivamente (Tabla 1; Fig. 1a). Estos tamaños de nidada se corresponden con el rango natural de tamaño de puesta de la Ratona Común (Alvarez López et al., 1984; Skutch, 1953). El experimento consistió en exponer las diferentes parejas a la presencia del modelo experimental depredador durante 25 minutos, cuando las crías tuvieron entre 3 y 4 días y cuando tuvieron entre 9 y 11 días de edad. Si bien durante el estudio se registraron nidos con tamaños de puesta de entre 2 y 8 huevos, las nidadas de tamaño no típico son muy raras en la población de Ratona estudiada (Llambías & Fernández, 2009). Por esto último, las nidadas de tamaño atípico con los que se trabajó fueron generadas experimentalmente a partir de 19 nidadas con tamaño de puesta inicial típico (4 a 6 huevos) a las que se le adicionaron o sustrajeron huevos durante el período de incubación. De esta manera la inversión realizada durante la etapa de incubación fue similar entre los nidos con diferente tamaño de nidada. En el 2do o 3er día de incubación, a algunos nidos se le sustrajeron 2 huevos que fueron inmediatamente adicionados a otro grupo de nidos con los que estaban sincronizados. Llegado el período de cría de pichones se obtuvieron nidadas reducidas con 2 a 3 pichones y nidadas incrementadas con 7 a 8 pichones. En total se realizaron 51 experimentos de translocación de huevos, pero 14 de ellos fueron abandonados o depredados antes de poder realizar los experimentos. Los registros obtenidos a partir de las sesiones experimentales

posteriormente se compararon con los registros obtenidos cuando el modelo depredador Búho se presentó a 24 parejas con nidadas típicas de 4 a 6 pichones, durante las temporadas reproductivas 2004-2005 (ver capítulo 3) (Tabla 1; Fig. 1c).

b) Experimentos de privación de la atención a la nidada. Para evaluar la [predicción 2](#) se trabajó con un total de 33 parejas reproductoras de Ratona, con nidadas en diferente grado de desarrollo y vulnerabilidad, que fueron privadas de brindar atención parental y expuestas al modelo depredador (Tabla 1; Fig. 1b). Los experimentos consistieron en someter las nidadas a un período prolongado carente de atención parental y posteriormente exponer a sus progenitores a la presencia del modelo depredador Búho. Como criterio se estableció privar las nidadas de atención parental por 20 min, un tiempo suficientemente prolongado como para deprimir la condición fisiológica de las crías por disminuirles la temperatura corporal en más de 1°C, pero no tan extenso como para generar un efecto extremo e irreversible. Este efecto es más crítico en las crías ectotérmicas de 3-4 días de edad que en crías de 9-11 días de edad (Kendeigh & Baldwin, 1928). Entonces, para privar la atención parental, un investigador permaneció quieto junto a la caja nido durante 20 minutos, lo que evitó que los progenitores asistieran a sus crías. Luego de este tiempo el investigador se apartó de la caja nido y expuso las parejas a la presencia del modelo depredador durante 25 minutos, permitiendo esta vez que reanuden la actividad de atención al nido. La respuesta de los progenitores a la privación de la atención parental, de forma similar, también se evaluó en presencia del modelo control. Los experimentos se llevaron a cabo en 2 días consecutivos, en cada día cada pareja fue expuesta al modelo depredador o control siguiendo un orden de presentación aleatorio. Todos los experimentos mencionados se desarrollaron cuando los pichones tuvieron entre 3 y 4 días o entre 9 y 11 días de edad y sólo se trabajó con parejas que asistieron nidadas de tamaño típico (4-6 pichones) a fin de controlar un posible efecto del tamaño de la nidada en la respuesta parental (Tabla 1). Los registros obtenidos a partir de las sesiones experimentales posteriormente se compararon con los registros obtenidos cuando el modelo depredador Búho se presentó a 24 parejas con nidadas típicas de 4 a 6 pichones, durante las temporadas reproductivas 2004-2005 (ver capítulo 3) (Tabla 1; Fig. 1c).

Tabla1. Número de sesiones de exposición para cada diseño experimental

a) Valor reproductivo de la nidada

<i>Nidadas</i>	<i>Edad de los pichones</i>		Total
	3-4 días	9-11 días	
Reducidas ^a	13	11	24
Incrementadas ^a	7	6	13
Típicas ^{ac}	13	11	24
Totales	33	28	61

b) Privación de la atención parental

<i>Nidadas</i>	<i>Edad de los pichones</i>		Total
	3-4 días	9-11 días	
Atendidas ^{ac}	13	11	24
Desatendidas ^{ab}	18	15	33
Totales	31	26	57

^a Nidadas de parejas expuestas al Búho, ^{ab} Nidadas de parejas expuestas al Búho y al Varillero, ^{ac} Nidadas control, datos de experimentos presentados en el capítulo 3.

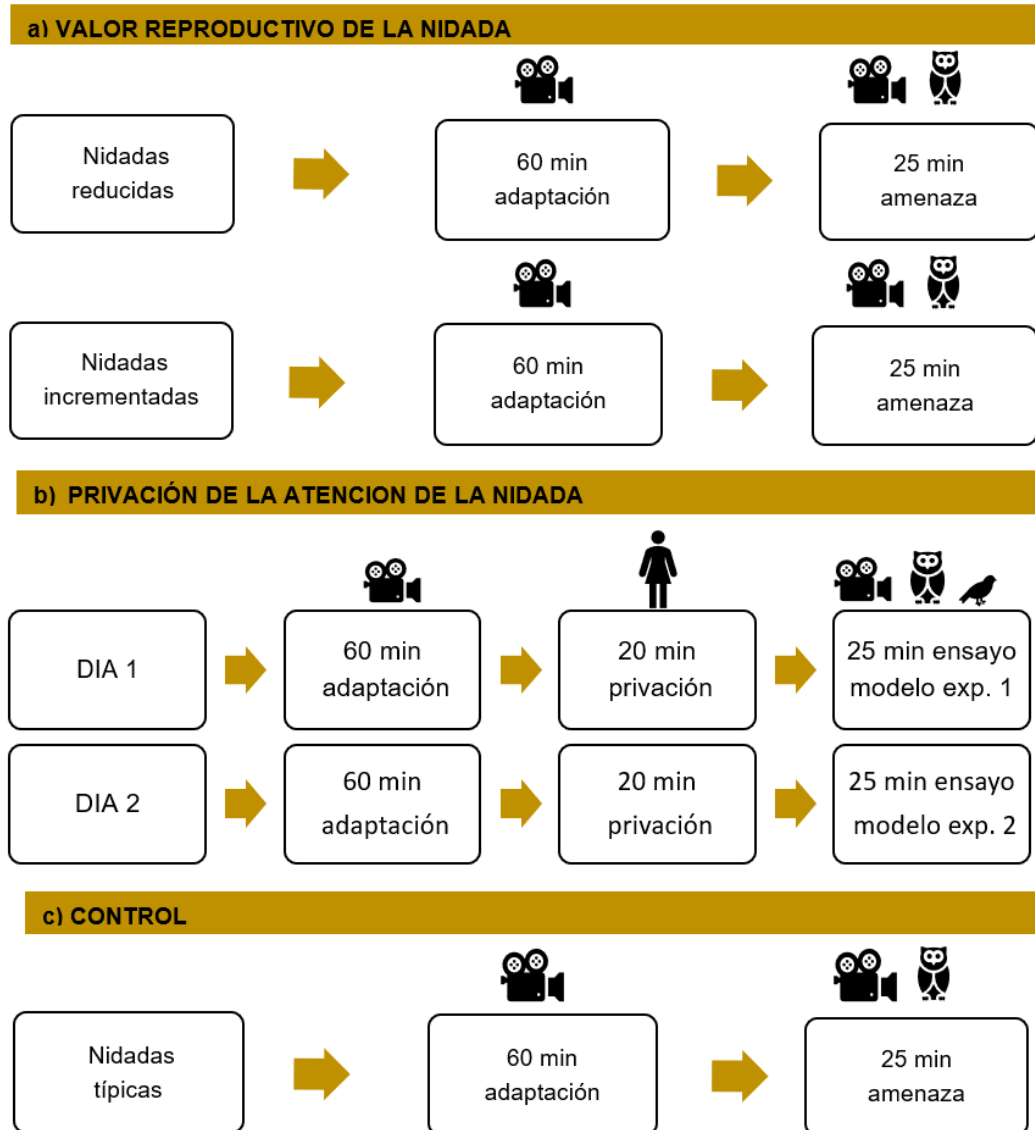


Fig.1. Diseños experimentales: a) Parejas reproductoras de nidadas reducidas (2-3 pichones) e incrementadas (7-8 pichones) expuestas a una amenaza; b) Parejas reproductoras de nidadas típicas (4-6 pichones) expuestas a uno de dos modelos experimentales (Búho -amenaza- o Varillero -control-) en dos días consecutivos y orden asignado al azar, luego que un investigador se ubicara junto al nido durante 20 min. para privar la atención parental; c) Parejas reproductoras de nidadas típicas expuestas a una amenaza (datos capítulo 3). Sesiones experimentales desarrolladas entre los 3 y 4 días y/o entre los 9 y 11 días de edad.

Variables analizadas

La respuesta antidepredatoria de la Ratona fue evaluada a partir de las filmaciones. Como medida del riesgo que decide afrontar un progenitor, se analizó el tiempo transcurrido desde que se presentó el modelo experimental (amenaza o control) hasta que el progenitor retornó al nido para reanudar la actividad parental (latencia) (Dale et al., 1996). La latencia se midió en segundos y se asignó un valor de latencia máximo equivalente a los 1500 seg. cuando no se registró retorno a la actividad durante el transcurso de los 25 minutos de duración de una sesión. Para cada nido se registró tanto la latencia de la hembra como la del macho. Se considera que los progenitores que retornan pronto al nido (valores mínimos de latencia) corresponden a aquellos que deciden afrontar mayor riesgo, en oposición a aquellos que no retornan al nido (latencia máxima) al optar por no arriesgar su propia supervivencia a costa de la supervivencia de la progenie.

Análisis estadístico

Los análisis fueron realizados bajo entorno R (v 3.6.2, R Core Team 2019) mediante modelos mixtos de regresión de riesgos proporcionales de Cox (MMRPC) (Paquete COXME, v2.7.1; Therneau, 2015). El uso de datos de experimentos realizados durante diferentes períodos reproductivos se validó comparando datos de latencia en ausencia de modelo registrados durante los años 2004 a 2009. La prueba de Kaplan Meier no detectó un efecto del año sobre la latencia durante la cría temprana (nidadas 3-4 días de edad; $X^2=4.59$, $p=0.47$ y $X^2=3.80$, $p=0.58$; hembras y machos, respectivamente) como tampoco durante la cría tardía (nidadas 9-11 días de edad; $X^2=7.48$, $p=0.19$ y $X^2=8.25$, $p=0.14$; hembras y machos, respectivamente). Por ello se decidió no incorporar el factor año en los sucesivos análisis de este capítulo. Como la respuesta parental de la Ratona varía entre sexos, el riesgo que afrontaron hembras y machos se evaluó mediante modelos matemáticos independientes.

a) Experimentos de valor reproductivo de la nidada. Para examinar si el riesgo que deciden afrontar los progenitores varía con el valor reproductivo de la nidada ([predicción 1](#)), se evaluó si la latencia de hembras y machos expuestos a una amenaza varió por efecto del tamaño y edad de la nidada. Para ello se construyeron MMRPC en donde se introdujo la variable dependiente latencia y la variable binaria estado (1=entra, 0=no entra) para indicar si la Ratona retornó o no al nido dentro de los 25 minutos de sesión y en qué tiempo lo hizo. Un valor de latencia <1500 seg. y estado=1 indicó retorno al nido, mientras que un valor de latencia=1500 seg. y estado=0 indicó no retorno. Como variables predictoras fijas se introdujeron la variable tamaño de nidada (reducida/típica/aumentada), la edad de la nidada (3-4 días/9-11 días) y la interacción entre ambas variables predictoras (tamaño*edad). Para

controlar la variabilidad asociada a los diferentes nidos se incorporó la identidad del nido como factor aleatorio.

b) Experimentos de privación de la atención a la nidada. Para evaluar si el riesgo que deciden afrontar hembras y machos privados de brindar atención parental varía con el grado de desarrollo y vulnerabilidad de las crías ([predicción 2](#)), se analizó: 1) si la privación de la atención parental tiene efecto sobre el riesgo que deciden afrontar las parejas, 2) si la respuesta a la privación varía según el modelo experimental presentado y 3) cómo afecta la edad de las crías a las respuestas observadas.

Para analizar si la privación de la atención de la nidada altera el riesgo que deciden afrontar los progenitores y cómo influye la edad de las crías, se construyeron MMRPC en donde se analizó si la latencia de retorno de parejas expuestas a una amenaza varía por efecto de la privación de la atención a la nidada y/o la edad de las nidadas. Para construir estos modelos, se introdujeron como variables dependientes a la variable latencia y a la variable binaria de estado (1=retorno al nido/0=no retorno) y como variables predictoras fijas se incluyeron la variable edad de la nidada (3-4 días/9-11 días), atención de la nidada (atendida/desatendida), y la interacción entre ambas variables predictoras (atención*edad). La identidad del nido se incluyó como un factor aleatorio con el fin de controlar la variabilidad de respuesta entre progenitores de diferentes nidos.

Para analizar si la respuesta a la privación puede variar por efecto de la presencia del modelo experimental control o amenaza y cómo influye la edad de las crías, se construyeron MMRPC en donde se analizó si la latencia de retorno de parejas privadas de brindar atención varía por efecto del modelo experimental presentado y/o edad de las crías. En los modelos se introdujo la variable dependiente latencia y la variable binaria estado (1=entra, 0=no entra), las variables predictoras fijas tipo de modelo experimental presentado (amenaza/control), edad de las nidadas (3-4 días/9-11 días) y el factor interacción tipo de modelo*edad. La identidad del nido fue incluida como factor aleatorio, para controlar la variabilidad de respuesta entre progenitores de diferentes nidos.

Finalmente, también se evaluó si el riesgo que la Ratona decide afrontar bajo efecto de la privación difiere entre hembras y machos, de una misma pareja, cuando las crías tuvieron entre 3 y 4 días o entre 9 y 11 días de edad. Para ello se comparó la latencia de machos y hembras de una misma pareja mediante una prueba pareada de rangos de signos de Wilcoxon.

Los MMRPC se realizaron chequeando el cumplimiento de los supuestos de riesgos proporcionales (Grambsch & Therneau, 1994). Los modelos finales se seleccionaron mediante el método de reducción, removiendo los términos que no resultaron significativos. La contribución global de los modelos se evaluó mediante la prueba de Chi cuadrado de la función *anova.coxph* del paquete survival de R (Therneau et al., 2022). Esta función realiza una prueba de verosimilitud entre dos modelos anidados para evaluar qué modelo se ajusta mejor a los datos de la muestra. Cuando la variable predictora de un MMRPC resultó significativa se realizaron comparaciones pareadas entre los múltiples niveles para detectar diferencias en la respuesta de la Ratona. Las comparaciones se hicieron mediante la prueba de diferencia significativa honesta de Tukey (método HSD) del paquete Multcomp de R (Hothorn et al., 2022). En todos los análisis se trabajó con hipótesis a dos colas y con un nivel de significancia $\alpha = 0.05$.

RESULTADOS

Valor reproductivo de la nidada

Durante la exposición a una amenaza las nidadas de tamaño típico (4-6 pichones) fueron asistidas en el 100% (24/24) de los casos por al menos un progenitor, las nidadas incrementadas (7-8 pichones) en el 84.61% (11/13), las nidadas reducidas (2-3 pichones) sólo en el 62.5% (15/24) de los casos y además fueron evitadas por los machos. En este último caso, sólo 1 macho retornó al nido y lo hizo cuando los pichones tenían 3-4 días de edad.

Cuando se analizó si el riesgo que afrontan machos y hembras varía según el valor reproductivo de la nidada, los MMRPC detectaron que la latencia de las hembras varía significativamente por efecto de la edad de las crías y el tamaño de la nidada, pero no por un efecto interacción edad*tamaño (Tabla 2). Las hembras de nidadas incrementadas respondieron a la amenaza de manera similar que las de nidadas típicas, mientras que las hembras de nidadas reducidas respondieron con latencias significativamente más altas que las de nidadas típicas. Asimismo, se detectó que las hembras de nidadas de 9-11 días de edad respondieron a la amenaza con latencias significativamente más bajas que las hembras de nidadas de 3-4 días de edad (Tabla 3; Fig. 2). Los MMRPC además indicaron que, a diferencia de lo detectado para las hembras, la latencia de los machos varió significativamente debido a un efecto interacción entre el tamaño y la edad de las nidadas (Tabla 2). Ellos respondieron con latencias significativamente más bajas cuando las nidadas fueron de mayor edad y mayor tamaño, aunque, frente a nidadas reducidas respondieron incrementando significativamente la latencia a valores máximos independientemente de la edad de las crías (Tabla 4; Fig. 2).

Tabla2. Modelos mixtos de riesgos proporcionales de Cox. Contribución de las variables predictoras a la variación de la latencia de retorno al nido de hembras y machos

HEMBRA			
Factores	GL	X ²	p
Edad ¹	1	6.37	0.01
Tamaño ²	2	8.35	0.01
Tamaño*edad	2	1.65	0.43
MACHO			
Edad ¹	1	4.09	0.04
Tamaño ²	2	17.10	<0.01
Tamaño*edad	2	10.21	<0.01

¹ Niveles: 3-4 días y 9-11 días; ² Niveles: nidadas 2-3 pichones, nidadas 4-6 pichones, nidadas 7-8 pichones.

Tabla3. Relación entre las variables predictoras que explican la latencia de retorno de la hembra

		β	e^{β}	z
HEMBRA				
Edad	3-4 días†	-----	-----	
	9-11 días	0.88	2.42	2.52*
Tamaño	Reducida	-1.29	0.27	-2.80**
	Típica†	-----	-----	
Tamaño*edad	Incrementada	-0.45	0.64	-0.89NS
	Típicas:3-4 días†	-----	-----	
	Reducidas:9-11 días	-0.59	0.55	-0.82NS
	Incrementadas:9-11 días	0.52	1.69	0.64NS

Valores del exponente (β) y estadístico (z) correspondientes a las variables predictoras con los que se construyeron los modelos de riesgos proporcionales de Cox (MMRC). Nidadas reducidas: 2-3 pichones; típicas: 4-6 pichones; incrementadas: 7-8 pichones; * p<0.05; ** p<0.01, (NS) p>0.05, † Categoría de referencia.

Tabla4. Comparaciones pareadas entre los distintos niveles del factor interacción tamaño*edad que contribuye a la variación de la latencia de retorno del macho cuando es expuesto a una amenaza

Nidadas	Típica 3-4días	Típica 9-11 días	Reducida 3-4días	Reducida 9-11días	Incrementada 3-4días	Incrementada 9-11días
Típica:3-4días						
Típica:9-11días	0.79NS					
Reducida:3-4días	-2.35NS	-2.89*				
Reducida:9-11días	-2.41NS	-2.84*	-0.54NS			
Incrementada:3-4días	0.33NS	-0.35NS	2.42NS	2.49NS		
Incrementada:9-11días	3.78**	3.42**	4.95***	4.75***	3.71**	

Bajo la diagonal, valores del estadístico z de la prueba HSD de Tukey para las comparaciones pareadas. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$; (NS) $p > 0.05$.

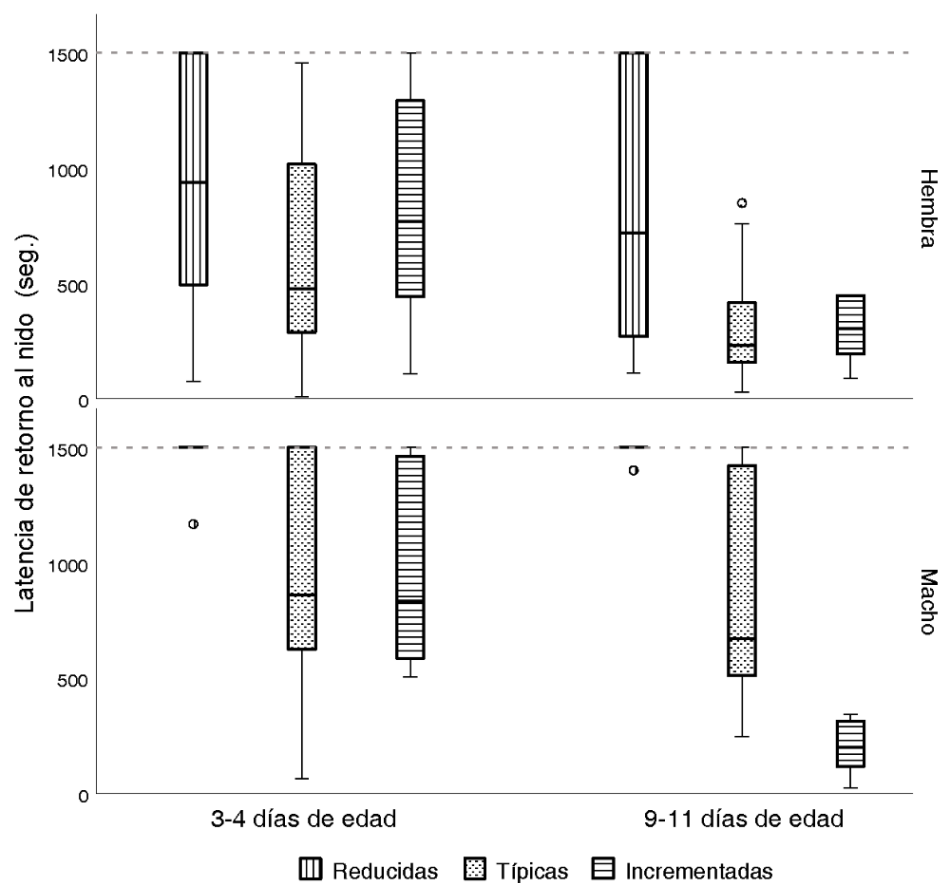


Fig. 2. Latencia de retorno al nido de progenitores con diferente tamaño de nidada que son expuestos a una amenaza a los 3-4 días y 9-11 días de edad de los pichones. Nidadas reducidas: 2-3 pichones; nidadas típicas: 4-6 pichones y nidadas incrementadas: 7-8 pichones. Las cajas representan el rango intercuartil (25% - 75%), las líneas horizontales de las cajas representan las medianas y las líneas verticales los valores mínimo y máximo dentro de 1,5 veces el rango intercuartílico por debajo y por encima de los extremos de la caja. Los puntos indican valores atípicos. La línea horizontal punteada indica la latencia de retorno máxima registrable para 25 minutos de sesión (1500 seg.).

Privación de la atención al nido

En todas las nidadas de 3-4 días de edad (18/18) y privadas de asistencia parental se vio que al menos un integrante de la pareja retornó al nido durante la exposición a una amenaza. Mientras que todas las hembras retornaron al nido, 7 de 18 machos evitaron hacerlo. En las nidadas de 9-11 días el resultado observado fue diferente, en 4 de 15 nidadas totales ninguno de los dos progenitores retornó al nido mientras duró la exposición a la amenaza y en 2 de 15 nidadas únicamente un integrante de la pareja retornó, en un caso fue una hembra y en el otro retornó un macho.

Al evaluar si la privación de la atención parental y la edad de las crías altera el riesgo que afrontan hembras y machos expuestos a una amenaza, los MMRPC indicaron que la latencia de los machos no fue alterada significativamente por la privación ni por la edad, como tampoco por un efecto interacción entre las variables atención y edad de la nidada (Tabla 5; Fig. 3). En contraste, detectaron que la latencia de las hembras fue alterada significativamente por un efecto interacción atención*edad (Tabla 5; Fig. 3). Cuando los pichones tuvieron entre 3-4 días de edad, las hembras de nidadas desatendidas respondieron a la amenaza con latencias significativamente más bajas que las de nidadas atendidas (Tabla 6; Fig. 3). Cuando los pichones tuvieron entre 9-11 días de edad, el patrón de respuesta tendió a ser inverso ya que las hembras de nidadas desatendidas tendieron a responder con latencias más altas (incluso máximas) que las atendidas, no obstante, esta diferencia no fue detectada como significativa (Tabla 6; Fig. 3).

Tabla5. Modelos mixtos de riesgos proporcionales de Cox. Contribución de las variables predictoras a la variación de la latencia de retorno de hembras y machos

HEMBRA			
Factores	GL	X ²	P
Edad ¹	1	2.93	0.09
Atención ²	1	0.51	0.48
Atención*edad	1	13.86	<0.01
MACHO			
Edad ¹	1	0.25	0.61
Atención ²	1	0.03	0.86
Atención*edad	1	0.09	0.76

¹ Niveles: 3-4 días y 9-11 días; ² Niveles: desatendidas y atendidas.

Tabla6. Latencia de retorno de la hembra: Prueba HSD de Tukey para las comparaciones pareadas

Nidadas	Atendida 3-4 días	Atendida 9-11 días	Desatendida 3-4 días	Desatendida 9-11 días
Atendida: 3-4 días				
Atendida: 9-11 días	1.59NS			
Desatendida: 3-4 días	3.09*	1.38NS		
Desatendida: 9-11 días	-1.14NS	-2.50NS	-3.92**	

Niveles (atención*edad) del MMRPC para las hembras expuestas a una amenaza. Bajo la diagonal, valores del estadístico z. * $p < 0.05$; ** $p < 0.001$; (NS) $p > 0.05$.

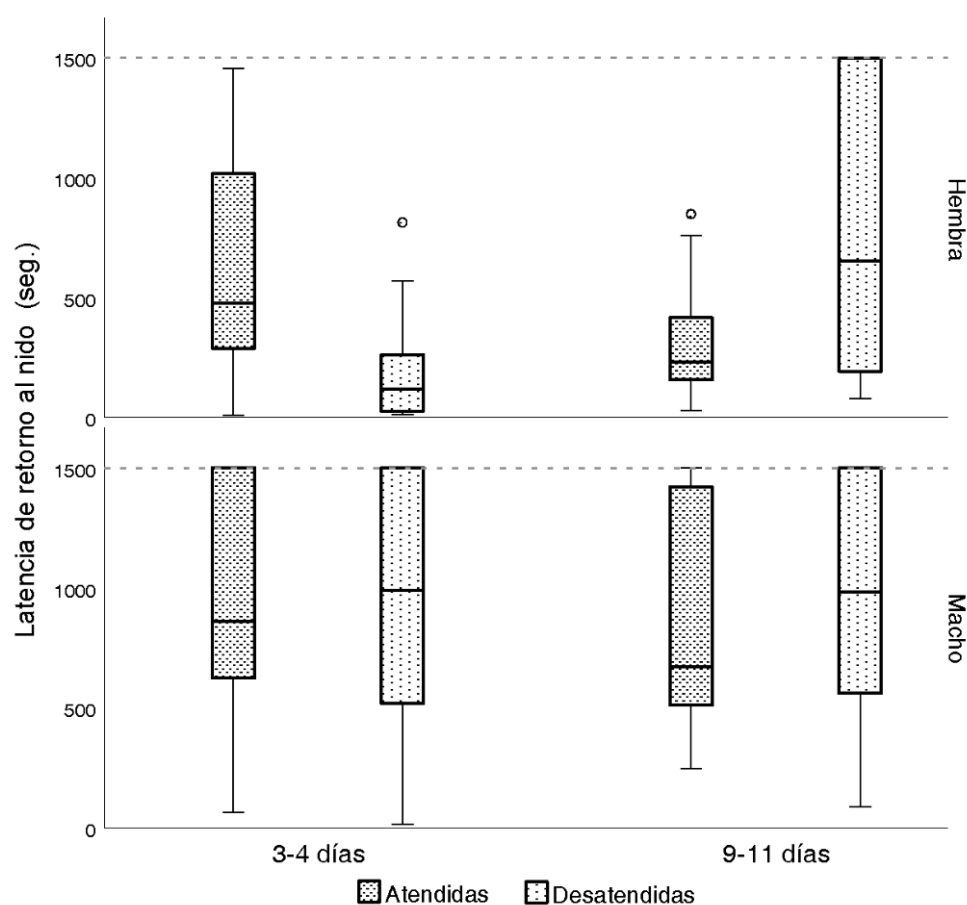


Fig. 3. Latencia de retorno al nido de hembras y machos de Ratona Común cuando son expuestos a una amenaza a los 3-4 días de edad o a los 9-11 días de edad de los pichones. Nidadas privadas de recibir atención parental (desatendidas), nidadas sin privación de atención parental (atendidas). Las cajas representan el rango intercuartil (25% - 75%), las líneas horizontales de las cajas representan las medianas y las líneas verticales los valores mínimo y máximo dentro de 1.5 veces el rango intercuartilico por debajo y por encima de los extremos de la caja. Los puntos indican valores atípicos. La línea horizontal punteada indica la latencia de retorno máxima registrable para 25 minutos de sesión (1500 seg.).

Los MMRPC, además, detectaron que la respuesta de las hembras a la privación de la atención varió significativamente por efecto de la edad de las crías, pero no por efecto del modelo presentado (amenaza o control), ni tampoco por un efecto interacción entre la edad y el tipo de modelo presentado (Tabla 7). Luego de atravesar un período privado de brindar atención, las hembras de nidadas de 3-4 días respondieron con latencias significativamente más bajas que las de nidadas de 9-11 días de edad, independientemente de si estas hembras fueron expuestas a la amenaza o al control (Tabla 8; Fig. 4). En contraste, se detectó que la respuesta de los machos a la privación de la atención sólo varió significativamente por efecto del tipo de modelo experimental presentado y no por efecto de la edad de las crías o por un efecto interacción entre ambas variables (Tabla 7). Luego de atravesar por un período privado de brindar atención ellos respondieron con latencias significativamente más altas cuando fueron expuestos a la amenaza, mostrando una respuesta aversiva independiente de la edad de las crías (Tabla 8; Fig. 4).

Al evaluar diferencias sexuales en el riesgo que deciden afrontar las parejas privadas de brindar atención parental, se detectó que en 15 de 17 nidadas de 3-4 días de edad las hembras retornaron al nido antes que su pareja y con latencias significativamente más bajas (Fig. 4, prueba de rangos de signos de Wilcoxon; $Z=3.19$, $n=17$, $p<0.01$). Entre los 9-11 días de edad de las nidadas, también, se detectó que la mayoría de las hembras (10 de 11) retornó al nido antes que el macho, aunque con latencias similares (Fig. 4, Prueba de rangos de signos de Wilcoxon; $Z=1.96$, $n=11$, $p= 0.05$).

Tabla7. Modelos mixtos de riesgos proporcionales de Cox. Factores que contribuyen a la variación de la latencia de retorno al nido en parejas que fueron privadas de brindar atención a las crías

HEMBRA			
Factores	GL	X ²	p
Edad ¹	1	6.81	<0.01
Modelo experimental ²	1	3.53	0.06
Modelo*edad	1	2.73	0.10
MACHO			
Edad ¹	1	0.24	0.62
Modelo experimental ²	1	10.42	<0.01
Modelo*edad	1	0.11	0.73

¹ Niveles: 3-4 días y 9-11 días; ² Niveles: amenaza y control.

Tabla8. Variables predictoras que explican la latencia de retorno al nido de la Ratona Común

		β	e^{β}	z
HEMBRA				
Edad	3-4 días†	----	----	
	9-11 días	-0.88	0.41	-2.67**
Modelo experimental	Control†	----	----	
	Amenaza	-0.55	0.57	-1.94NS
Edad*modelo	3-4 días: control†	----	----	
	9-11 días: amenaza	-0.96	0.38	-1.65NS
MACHO				
Edad	3-4 días†	----	----	
	9-11 días	0.17	1.18	0.48NS
Modelo experimental	Control †	----	----	
	Amenaza	-1.01	0.36	-3.23**
Edad*modelo	3-4 días: control†	----	----	
	9-11 días: amenaza	-0.21	0.81	-0.34NS

Valores del exponente (β) y estadístico (z) correspondientes a las variables predictoras con los que se construyeron los modelos de riesgos proporcionales de Cox (MMRC). ** $p < 0.01$, (NS) $p > 0.05$, † Categoría de referencia

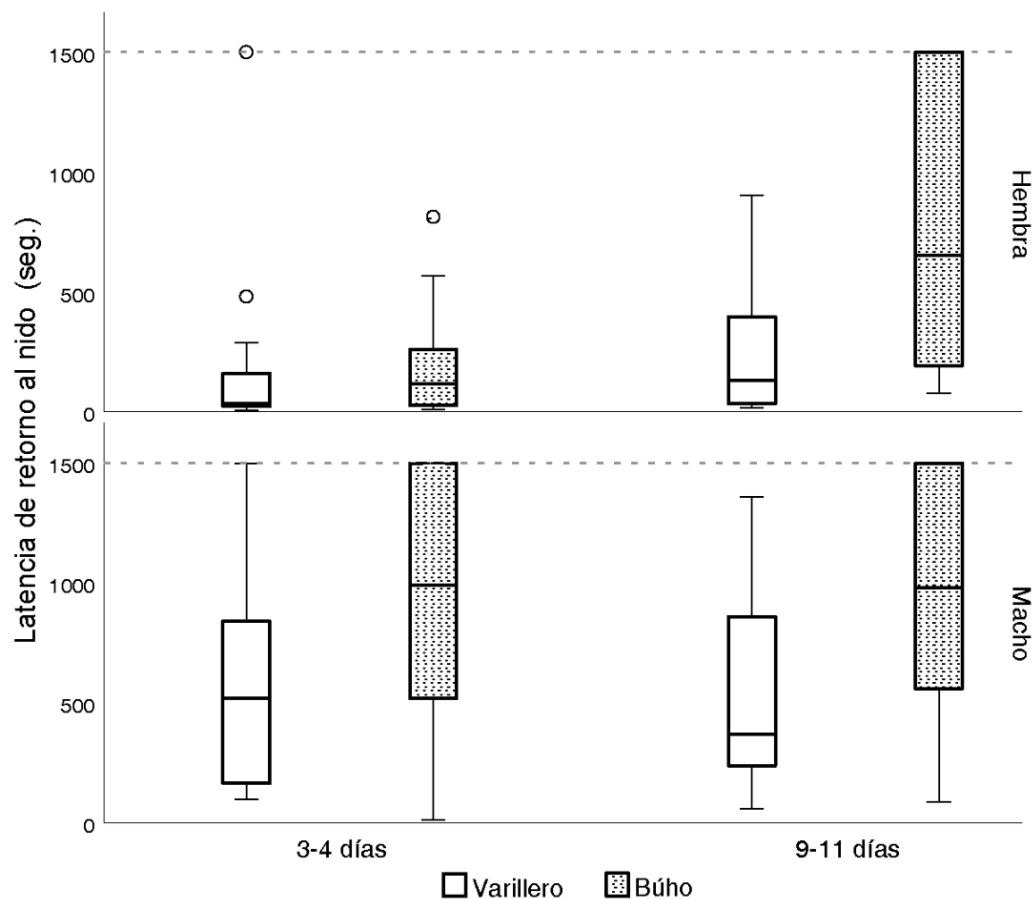


Fig. 4. Latencia de retorno al nido de hembras y machos de Ratona Común cuando son expuestos a una amenaza o al control a los 3-4 días o a los 9-11 días de edad de los pichones, luego de ser privados de brindar atención parental. Las cajas representan el rango intercuartil (25% - 75%), las líneas horizontales de las cajas representan las medianas y las líneas verticales los valores mínimo y máximo dentro de 1.5 veces el rango intercuartílico por debajo y por encima de los extremos de la caja. Los puntos indican valores atípicos. La línea horizontal punteada indica la latencia de retorno máxima registrable para 25 minutos de sesión (1500 seg.).

DISCUSIÓN

El principal objetivo de este capítulo fue estudiar el efecto del número, edad y condición de la nidada sobre el riesgo que deciden afrontar progenitores de Ratona Común cuando asisten a su nidada en presencia de una amenaza, evaluando si la estrategia de los progenitores apoya la hipótesis de valor reproductivo y/o la hipótesis de daño a la nidada.

Los resultados de los experimentos de variación del tamaño y edad de la nidada revelan que, si una amenaza se encuentra próxima al nido, los machos de Ratona Común afrontan mayor riesgo por las nidadas de mayor tamaño y edad, evitando las nidadas con escasos pichones. Asimismo, revelan que las hembras se arriesgan más cuando las nidadas son de mayor edad o mayor tamaño, pero no evitan las nidadas reducidas. Según la teoría de inversión parental, el riesgo que las parejas deciden afrontar al atender sus crías depende de los costos y beneficios asociados a tal decisión (Montgomerie & Weatherhead, 1988; Trivers, 1972). Como el valor reproductivo de la nidada aumenta con el número y edad de las crías, se espera que el beneficio de los progenitores por arriesgar su vida incremente con el valor reproductivo de las crías. En este principio se basa la hipótesis de valor reproductivo de la nidada, que enuncia que los progenitores afrontarán mayores riesgos al incrementar el número y/o edad de las crías (Montgomerie & Weatherhead, 1988; Trivers, 1972). Los resultados obtenidos en este capítulo entonces apoyan la hipótesis de que el riesgo que afrontan los machos y las hembras de Ratona Común responde al valor reproductivo de la nidada.

Los resultados de los experimentos de privación de la atención parental indican que cuando los machos detectan una amenaza responden demorando el retorno al nido sin importar la edad de la nidada o si están carentes de atención parental. En contraste, la respuesta de las hembras depende del contexto de la nidada. Cuando una amenaza es detectada, ellas priorizan asistir nidadas en mejor condición, próximas a abandonar el nido y asistidas con regularidad. No obstante, si la condición de las crías empeora, sin importar si una amenaza es detectada o no, ellas optan por priorizar asistir las crías en pobre condición, de pocos días de nacidas (ectotérmicas) y carentes de atención parental. Estos resultados revelan que, a diferencia de los machos, las hembras responden a la amenaza en función de la condición de las crías. La respuesta de las hembras bajo un contexto favorable (atención parental no interrumpida) puede ser explicada por la hipótesis de valor reproductivo de la nidada ya que el riesgo de ellas incrementa con el incremento del valor reproductivo de la nidada. Sin embargo, esta hipótesis no puede explicar la respuesta materna bajo un contexto no favorable (atención parental interrumpida), ya que el riesgo de ellas incrementa con la vulnerabilidad de las crías. Estos resultados apoyan la hipótesis del daño a la descendencia

que se basa en el daño que las crías sufren a causa de un período prolongado sin atención parental y que ha sido evidenciada en pocos estudios de aves (p.e. Dale et al., 1996; Listøen, 2000; Michl et al., 2000). Esta última hipótesis predice que los progenitores deciden afrontar mayores riesgos por las crías más jóvenes o en pobre condición en respuesta al daño que pueden sufrir luego de una prolongada ausencia de cuidado parental. El beneficio marginal será mayor si se invierte en crías en pobre condición o que son incapaces de sobrevivir por sí solas. En el caso estudiado, la hipótesis plantea una respuesta más riesgosa de los progenitores cuando las crías tengan pocos días de nacidas, es decir, aquellas crías que por su condición ectotérmica no pueden conservar eficientemente su energía corporal (Dale et al., 1996). Los resultados del experimento de privación, además, apoyan una segunda predicción de la hipótesis de daño que plantea que, luego de un período sin atención parental, las hembras tomarán más riesgos que los machos si las nidadas que deban asistir poseen pocos días de nacidas (Dale et al., 1996).

¿Por qué cuando disminuye la condición fisiológica de las crías varía la respuesta de las hembras, pero no la de los machos? ¿Por qué las hembras afrontan más riesgos que los machos? Una posibilidad es que esto se relacione con las necesidades de las crías y las tareas que cada miembro de la pareja realiza a lo largo del desarrollo de estas crías. Desde su nacimiento y durante 16-17 días, las crías de Ratona dependen del cuidado parental para sobrevivir y si bien ambos progenitores les proveen alimento, sólo las hembras se encargan de la actividad de incubación o empolle que permite la provisión de calor (Llambías et al., 2012, 2015; Llambías & Fernández, 2009). En los primeros días de vida las crías son muy vulnerables, tienen escaso desarrollo y son incapaces de termorregular, provocando que su supervivencia dependa tanto de la entrega de alimento como de la entrega de calor a través del empolle. La actividad de empolle es sostenida por las hembras hasta que las crías alcanzan la endotermia fisiológica que, en nidadas de más de 5 pichones, sería alcanzada después de los 4 días del nacimiento de las crías (Dunn, 1976). Si las hembras de Ratona demoran la visita de empolle, las crías ectotérmicas y desprovistas de plumas, rápidamente pierden calor corporal, disminuyen la tasa metabólica dificultando su alimentación y ralentizando la velocidad de digestión, lo que en consecuencia, afecta su condición fisiológica y desarrollo (Dunn, 1976; Gill, 2006). Las hembras invierten más en la nidada que los machos, entonces, se espera que la muerte de las crías sea más costosa para ellas que para los machos, provocando que ellas afronten más riesgos que los machos como indicaron los resultados en este capítulo. Por otro lado, también se ha sugerido una relación entre el riesgo que afrontan los progenitores y la probabilidad de supervivencia. Como los individuos con menor probabilidad de sobrevivir tienen menor éxito reproductivo residual promedio, se espera que el valor reproductivo de su nidada actual sea mayor y por lo tanto opten por

afrontar mayores riesgos por estas nidadas (Ghalambor & Martin, 2000, 2001). Entonces, es posible que las hembras de Ratona Común estudiadas decidan afrontar mayor riesgo que los machos porque en la zona de estudio se vio que las hembras poseen menor probabilidad de supervivencia que los machos (0.34 vs 0.51 respectivamente; Carro, 2012; Llambías et al., 2015). Una menor certeza de parentesco también se ha relacionado con un menor riesgo afrontado por parte de los machos (Michl et al., 2000; Redondo & Carranza, 1989; Regelman & Curio, 1983). No obstante, de acuerdo a los trabajos realizados por LaBarbera y colaboradores (2010, 2012) la tasa de pichones extra-pareja es muy baja y no parece afectar la probabilidad de que los machos asistan a sus crías. Entonces, dada la menor expectativa de vida y la capacidad exclusiva de empollar de las hembras, es de esperar que en la Ratona Común sean las hembras las que obtengan un mayor beneficio marginal por asistir más pronto las crías más pequeñas y ectotérmicas que atravesaron un período sin atención parental.

Son varios los estudios de aves en donde la estrategia de riesgo es explicada por la hipótesis del valor reproductivo de la nidada, aunque mayormente estos trabajos están enfocados en la defensa de nido (Caro, 2005; Montgomerie & Weatherhead, 1988). En cambio, son pocos los estudios que evidencian una estrategia en favor de la hipótesis de daño (Bureš & Pavel, 1997; Dale et al., 1996; Listøen, 2000; Michl et al., 2000). Aún son menos los estudios que revelan diferencias sexuales en la estrategia de riesgo que decide afrontar cada miembro de la pareja al atender sus crías en presencia de una amenaza. Por ejemplo, el trabajo de Fernández y Llambías (2013), revela que mientras que la respuesta de los machos de la Ratona Común norteamericana (*Troglodytes a. aedon*) en principio se relaciona con una estrategia de riesgo relativa al valor reproductivo de la nidada, la respuesta de las hembras parece asociarse con una relativa al daño que las crías sufren por la demora en la atención parental. El mismo patrón de respuesta parental fue hallado en el trabajo de Michl y colaboradores (2000) donde se estudió al Papamoscas de Collar (*Ficedula albicollis*). Sin embargo, se diferenció del estudio de Dale y colaboradores (1996) donde si bien detectaron que el riesgo que afrontan las hembras de Papamoscas Cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*) apoya la hipótesis de daño, vieron que la estrategia de los machos fue opuesta a lo predicho por la hipótesis de valor reproductivo de la nidada ya que el riesgo que ellos afrontaron disminuyó a medida que las crías crecían (Dale et al., 1996), indicando que el patrón de respuesta varía entre especies lo que se asocia con diferencias en la historia de vida. Por otro lado, si bien al igual que el presente estudio estas investigaciones revelan diferencias sexuales en la estrategia antidepredatoria adoptada, el diseño experimental utilizado sólo les permite determinar si el riesgo que afronta un progenitor responde a una u otra hipótesis e impide evaluar si responde a ambas hipótesis.

El presente capítulo provee evidencias que indican que el riesgo afrontado por las hembras de Ratona Común puede responder tanto al valor reproductivo como al daño de las crías y que la estrategia seleccionada depende de la condición en la que se encuentra la nidada. Si la condición de la nidada es buena, ellas optan una estrategia relativa al valor reproductivo, pero si la condición empeora ellas pueden cambiar de estrategia hacia una relativa al daño que las crías padecen por no ser asistidas. Esto se debe a que, si bien las predicciones de ambas hipótesis son opuestas, no son mutuamente excluyentes. A través de un modelo matemático, Dale y colaboradores (1996), también pudieron predecir cambios en la dirección de la respuesta de los progenitores del Papamoscas Cerrojillo. Mediante el modelo, ellos evaluaron cambios en la estrategia de riesgo afrontado en función de las condiciones reproductivas (abundancia de alimento y clima). De acuerdo con el modelo, si las condiciones son favorables los progenitores deberían invertir en una estrategia relativa al valor reproductivo de la nidada, pero si las condiciones se tornan desfavorables se espera que inviertan en una estrategia relativa al daño que las crías por no recibir asistencia parental. No obstante, debido a limitaciones en el diseño experimental implementado en el estudio, ellos fallaron en validar las predicciones del modelo. De allí que es probable que la respuesta plástica de la Ratona Común también ocurra en otras especies, pero que no haya sido detectada posiblemente a causa de limitaciones en el diseño experimental implementado. Varios autores han cuestionado el diseño experimental planteado para validar las hipótesis, remarcando la importancia de plantear manipulaciones experimentales controladas y especialmente diseñadas para evaluar las predicciones de cada hipótesis (Dale et al., 1996; Knight & Temple, 1986; Koskela et al., 2000; Montgomerie & Weatherhead, 1988; Nur, 1983). Existen ejemplos de investigaciones que plantearon diseños experimentales específicos, pero éstas se limitan a contrastar únicamente una de las hipótesis y no ambas. Por ejemplo, aquellas en donde se validó la hipótesis de daño al evaluar la estrategia de riesgo frente a cambios ambientales (buenas/malas condiciones; Bureš & Pavel, 1997) o frente a cambios en el grado de alimentación (hambre/alimentado; Listøen, 2000), pero que no permitieron validar o refutar la hipótesis del valor reproductivo. A diferencia de aquellas investigaciones, este capítulo representa un estudio en donde se evalúan ambas hipótesis en simultáneo, desarrollando manipulaciones experimentales que permitieron evaluar individualmente las predicciones de la hipótesis de valor reproductivo y la hipótesis de daño, lo que además permitió determinar si el riesgo afrontado por hembras y machos puede relacionarse con una o ambas hipótesis.

En conclusión, este capítulo provee evidencias que permiten sostener que el riesgo que los progenitores de Ratona Común están dispuestos a afrontar, en presencia de una amenaza, se relaciona con el número, edad y/o condición fisiológica de la nidada. Además,

revela que los machos y las hembras de Ratona adoptan estrategias de riesgo diferentes. Mientras que el riesgo que deciden afrontar ambos progenitores se relaciona con el número y edad de las crías según lo esperado por la hipótesis de valor reproductivo, sólo el riesgo que deciden afrontar las hembras se relaciona con la condición fisiológica de la nidada según lo esperado por la hipótesis de daño. Los resultados muestran una marcada plasticidad en la respuesta particularmente de las hembras, las cuales son capaces de cambiar la dirección de su respuesta, pasando de una estrategia relativa al valor reproductivo de la nidada hacia una relativa al de daño de la progenie si la condición de las crías empeora. Este capítulo, asimismo, remarca la importancia de plantear manipulaciones experimentales especialmente diseñadas para poder contrastar, en simultáneo, hipótesis opuestas, pero no mutuamente excluyentes.

Bibliografía

- Alvarez López, H., Heredia Flores, M. D., & Hernández Pizarro, M. C. (1984). Reproducción del cucarachero común (*troglodytes aedon*), Aves, Troglodytidae en el Valle del Cauca. *Caldasia*, 14(66), 85-124.
- Bureš, S., & Pavel, V. (1997). The effect of nestling condition on risk-taking in meadow pipits. *Animal Behaviour*, 54(6), 1531-1534. <https://doi.org/10.1006/anbe.1997.9999>
- Caro, T. M. (2005). *Antipredator defenses in birds and mammals*. University of Chicago Press.
- Carro. (2012). Dispersión natal y reproductiva de la Ratona Común, *Troglodytes musculus*. *Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, Argentina*.
- Clark, C. W., & Ydenberg, R. C. (1990). The risks of parenthood. I. General theory and applications. *Evolutionary Ecology*, 4(1), 21-34. <https://doi.org/10.1007/BF02270712>
- Clutton-Brock, T. H. (2019). *The evolution of parental care*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9780691206981>
- Dale, S., Gustavsen, R., & Slagsvold, T. (1996). Risk taking during parental care: A test of three hypotheses applied to the pied flycatcher. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 39(1), 31-42. <https://doi.org/10.1007/s002650050264>
- Dunn, E. H. (1976). The relationship between brood size and age of effective homeothermy in nestling House Wrens. *The Wilson Bulletin*, 88(3), 478-482.
- Fernández, G. J., & Llambías, P. E. (2013). Parental risk-taking behaviour and nest defence during the nestling rearing stage in northern House Wrens *Troglodytes aedon*. *Acta Ornithologica*, 48(1), 55-63. <https://doi.org/10.3161/000164513X670016>
- Finke, M. A., Milinkovich, D. J., & Thompson, C. F. (1987). Evolution of clutch size: an experimental test in the House Wren (*Troglodytes aedon*). *The Journal of Animal Ecology*, 56(1), 99. <https://doi.org/10.2307/4802>
- Ghalambor, C. K., & Martin, T. E. (2000). Parental investment strategies in two species of nuthatch vary with stage-specific predation risk and reproductive effort. *Animal Behaviour*, 60(2), 263-267. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1472>
- Ghalambor, C. K., & Martin, T. E. (2001). Fecundity-Survival Trade-Offs and Parental Risk-Taking in Birds. *Science*, 292(5516), 494-497. <https://doi.org/10.1126/science.1059379>
- Gill, F. B. (2006). Physiology. En W. H. Freeman (Ed.), *Ornithology. 3rd edition* (p. 758 pp).
- Grambsch, P. m., & Therneau, T. m. (1994). Proportional hazards tests and diagnostics based on weighted residuals. *Biometrika*, 81(3), 515-526. <https://doi.org/10.1093/biomet/81.3.515>
- Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P., Heiberger, R. M., Schuetzenmeister, A., & Scheibe, S. (2022). *Package 'multcomp'*. <https://cran.r-project.org/web/packages/multcomp/multcomp.pdf>
- Johnson, L. S. (2020). House Wren (*Troglodytes aedon*). En A. F. Poole (Ed.), *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology. <https://doi.org/10.2173/bow.houwre.01>
- Kendeigh, C., & Baldwin, S. P. (1928). *Development of Temperature Control in Nestling House Wrens*. 62(680), 249-278.
- Knight, R. L., & Temple, S. A. (1986). Nest defence in the American goldfinch. *Animal Behaviour*, 34(3), 887-897. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(86\)80075-6](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(86)80075-6)
- Koskela, E., Juutistenaho, P., Mappes, T., & Oksanen, T. A. (2000). Offspring defence in relation to litter size and age: Experiment in the bank vole *Clethrionomys glareolus*. *Evolutionary Ecology*, 14(2), 99-109. <https://doi.org/10.1023/A:1011051426666>

- Królikowska, N., Szymkowiak, J., Laidlaw, R. A., & Kuczyński, L. (2016). Threat-sensitive anti-predator defence in precocial wader, the northern lapwing *Vanellus vanellus*. *Acta Ethologica*, 19(3), 163-171. <https://doi.org/10.1007/s10211-016-0236-1>
- LaBarbera, K., Llambías, P. E., Cramer, E. R. A., Schaming, T. D., & Lovette, I. J. (2010). Synchrony does not explain extrapair paternity rate variation in northern or southern house wrens. *Behavioral Ecology*, 21(4), 773-780. <https://doi.org/10.1093/beheco/arq052>
- LaBarbera, K., Lovette, I. J., & Llambías, P. E. (2012). Mating opportunities, paternity, and sexual conflict: paternal care in northern and southern temperate house wrens. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(2), 253-260. <https://doi.org/10.1007/s00265-011-1273-4>
- Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68(4), 619-640. <https://doi.org/10.1139/z90-092>
- Listøen, C. (2000). Risk taking during parental care: a test of the harm-to-offspring hypothesis. *Behavioral Ecology*, 11(1), 40-43. <https://doi.org/10.1093/beheco/11.1.40>
- Llambías, P. E. (2012). How do Southern House Wrens *Troglodytes aedon musculus* achieve polygyny? An experimental approach. *Journal of Ornithology*, 153(2), 571-578. <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0778-y>
- Llambías, P. E., Carro, M. E., & Fernández, G. J. (2015). Latitudinal differences in life-history traits and parental care in northern and southern temperate zone House Wrens. *Journal of Ornithology*, 156(4), 933-942. <https://doi.org/10.1007/s10336-015-1217-2>
- Llambías, P. E., & Fernández, G. J. (2009). Effects of nestboxes on the breeding biology of Southern House Wrens *Troglodytes aedon bonariae* in the southern temperate zone. *Ibis*, 151(1), 113-121.
- Llambías, P. E., Labarbera, K., & Astié, A. A. (2012). Similar patterns of parental provisioning in a monogamous and a polygynous population of the House Wren. *The Condor*, 114(3), 629-638. <https://doi.org/10.1525/cond.2012.110066>
- Michl, G., Török, J., Garamszegi, L. Z., & Tóth, L. (2000). Sex-dependent risk taking in the collared flycatcher, *Ficedula albicollis*, when exposed to a predator at the nestling stage. *Animal Behaviour*, 59(3), 623-628. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1352>
- Montgomerie, R. D., & Weatherhead, P. (1988). Risks and rewards of nest defence by parent birds. *Review Literature And Arts Of The Americas*, 63(2), 167-187.
- Nur, N. (1983). On parental investment during the breeding season. *Animal Behaviour*, 31(1), 309-311. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(83\)80205-X](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(83)80205-X)
- Pavel, V., & Bureš, S. (2001). Offspring age and nest defence: test of the feedback hypothesis in the meadow pipit. *Animal Behaviour*, 61(2), 297-303. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1574>
- Redondo, T., & Carranza, J. (1989). Offspring reproductive value and nest defense in the magpie (*Pica pica*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 25(5), 369-378. <https://doi.org/10.1007/BF00302995>
- Regelmann, K., & Curio, E. (1983). Determinants of brood defence in the great tit *Parus major* L. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 13(2), 131-145. <https://doi.org/10.1007/BF00293803>
- Rensel, L. J., & Wilder, J. D. (2012). The Effects of Owl Decoys and Non-threatening Objects on Bird Feeding Behavior. *Quercus: Linfield Journal of Undergraduate Research*, 1(1), 1-11.
- Skutch, A. F. (1953). Life History of the Southern House Wren. *The Condor*, 55(3), 121-149. <https://doi.org/10.2307/1364829>
- Therneau, T. (2015). *Mixed effects Cox models*. <https://cran.r-project.org/web/packages/coxme/vignettes/coxme.pdf>.
- Therneau, T., Lumley, T., Atkinson, E., & Crowson, C. (2022). *Package «survival»*. <https://cran.r-project.org/web/packages/survival/survival.pdf>

Trivers, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. En B. Campbell (Ed.), *Sexual selection and the descent of man* (pp. 136-179). Aldine.
<https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rstb.2001.0932>

Tryjanowski, P., Goławski, A., & Goławski, A. (2004). Sex differences in nest defence by the red-backed shrike *Lanius collurio* : effects of offspring age, brood size, and stage of breeding season. *Journal of Ethology*, 22(1), 13-16. <https://doi.org/10.1007/s10164-003-0096-9>



6

DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIÓN

Estudiar el comportamiento de atención al nido en presencia de una amenaza permite evaluar factores que influyen sobre el riesgo de depredación que los progenitores deciden afrontar al momento de asistir las nidadas (Caro, 2005; Dale et al., 1996; Montgomerie & Weatherhead, 1988). Desde mediados de la década del '50 se ha evaluado la respuesta antidepredatoria de los progenitores poniendo énfasis en el comportamiento de defensa de nido (Caro, 2005; Humphreys & Ruxton, 2020; Lima, 2009; Montgomerie & Weatherhead, 1988). En cambio, unos pocos estudios se enfocaron en cuánto deciden arriesgarse los progenitores para continuar asistiendo su progenie si un depredador se acerca al nido (Dale et al., 1996; Krenhardt et al., 2021; Oteyza et al., 2021; van den Bemt et al., 2021).

En la presente tesis se estudiaron las variaciones en la intensidad de riesgo que deciden afrontar parejas reproductoras de la Ratona Común sudamericana, *Troglodytes aedon*, cuando un potencial depredador se aproxima al nido. El estudio fue realizado en diferentes etapas reproductivas, bajo diferentes grados de amenaza y contextos de la nidada. Mediante el diseño de experimentos manipulativos específicos, se examinaron factores relativos a las características de los depredadores y la nidada que pueden influir en la decisión sobre qué estrategia antidepredatoria adoptar. Además, se evaluaron diferentes hipótesis que pueden explicar las decisiones adoptadas. En primera instancia, se analizó la intensidad de riesgo afrontada en función del grado de la amenaza que representan depredadores conocidos y desconocidos (Capítulo 3 y 4). En segunda instancia, se analizó la intensidad de riesgo afrontada en función del tamaño, edad y condición de la nidada, poniendo a prueba la hipótesis de valor reproductivo de la nidada y la hipótesis de daño a la progenie (Capítulo 5), dos hipótesis con predicciones opuestas que habitualmente se evalúan como si fueran mutuamente excluyentes, a pesar de que no necesariamente lo son (Dale et al., 1996).

DISCUSIÓN GENERAL

Los machos y hembras de Ratona disminuyeron la actividad parental en presencia de los modelos depredadores, evidenciando así que son capaces de reconocer a los depredadores como un potencial riesgo. Esta capacidad, se relaciona con un sistema básico de reconocimiento que les permita discernir intrusos riesgosos de no riesgosos (McLean & Rhodes, 1991; Tinbergen, 1951), a partir de un reconocimiento innato (Amo et al., 2011; Bogrand et al., 2017; Göth, 2001; Hobson et al., 1988; Veen et al., 2000) o un reconocimiento aprendido que depende de la experiencia con el intruso (Bogrand et al., 2017; Curio et al., 1978; Kullberg & Lind, 2002; McLean & Rhodes, 1991). Bajo el contexto de la etología clásica, si el mecanismo de reconocimiento de la Ratona se basara en una simple relación estímulo/respuesta, se esperaría que la respuesta dada por los progenitores no fuera graduada y fuera mayormente instintiva (Lima & Dill, 1990; Sih, 1987; Tinbergen, 1951). Sin embargo, los resultados indicaron que los progenitores de Ratona se mostraron capaces de discriminar y ajustar la respuesta antidepredatoria al grado de amenaza que éstos representaban. Esto estaría demostrando que el sistema de reconocimiento de la Ratona no se limita únicamente en discriminar entre especies inofensivas y riesgosas, sino que se trata de un sistema complejo que habilita a los individuos a clasificar o categorizar a los depredadores según el grado de riesgo. Se ha planteado que la categorización requiere del agrupamiento de los objetos de acuerdo con características comunes que éstos tengan y que definen esa categoría particular (Huber & Aust, 2006). En el caso de las aves, existen varios trabajos que muestran que los paseriformes pueden categorizar a los depredadores por alguna o algunas características particulares planteadas como “rasgos claves” (Fuchs et al., 2019b). Estos últimos representados por rasgos morfológicos, tales como el tamaño del cuerpo, la forma del pico, el tamaño y color de los ojos, la presencia de garras, los cuales pueden estar siendo utilizados por la Ratona para reconocer, discriminar y ajustar la respuesta ante los diferentes depredadores (Beránková et al., 2014, 2015; Fuchs et al., 2019a, 2019b, 2019c; Němec et al., 2021). Asimismo, los rasgos morfológicos de los intrusos también pueden estar siendo utilizados por la Ratona para categorizar como amenaza a depredadores no conocidos también denominados novel, sugiriendo entonces, que la respuesta antidepredatoria de la Ratona también se relaciona con un sistema de reconocimiento generalizado. Bajo este sistema, hasta ahora sólo descrito en peces, ciertos rasgos “clave” de los depredadores novel sirven para evaluar el grado de riesgo asociado al depredador y para clasificarlo como potencialmente peligroso (Ferrari et al., 2007). Si bien esto se asocia con la idea de que la habilidad para reconocer a un depredador constituye una precondition necesaria para una respuesta comportamental antidepredatoria efectiva (Caro, 2005), los resultados indicaron que los progenitores de

Ratona fallaron en ajustar la respuesta antidepredatoria al grado de amenaza del novel. De allí que, es probable que este proceso de reconocimiento generalizado no sea suficiente para responder eficientemente ante un depredador desconocido y que, por lo tanto, sólo provea una respuesta conservativa basal, siendo necesario experiencias directas previas con el depredador desconocido para lograr una discriminación a escala fina que permita regular la respuesta al grado de amenaza del novel (Carlson et al., 2017; Csermely et al., 2006). Entonces, se plantea que, en la Ratona el reconocimiento de depredadores requiere de un proceso cognitivo que permite clasificar a los intrusos y además agruparlos en “categorías” de amenaza (Fuchs et al., 2019c).

La variabilidad de respuesta antidepredatoria de la Ratona también fue explicada por cambios en el número, grado de desarrollo o condición fisiológica de la progenie. Esto evidencia que el contexto de la nidada también es evaluado por los progenitores de Ratona para ajustar el riesgo que deciden afrontar al asistir la nidada. Los resultados demostraron que el riesgo de los progenitores incrementa con el avance del ciclo de nidificación, por ende con el grado de desarrollo de la progenie, y/o con el tamaño de la nidada, de allí que se plantea que la respuesta antidepredatoria se relaciona con el valor reproductivo de la nidada (Montgomerie & Weatherhead, 1988). Asimismo, también puede relacionarse con la vulnerabilidad del nido a ser detectado, ya que con el incremento de la edad y/o el número de las crías, la nidada se vuelve más ruidosa y por lo tanto más detectable para los depredadores (Onnebrink & Curio, 1991). Serra y Fernández (2011) presentaron un trabajo en donde progenitores de Ratona se expusieron a la presencia de un modelo depredador (Búho), mientras que en simultáneo se incrementaban los llamados de sollicitación de alimento mediante reproducciones. Los resultados del trabajo no presentaron evidencias de cambios en el comportamiento de los progenitores cuando los pichones eran más ruidosos, fallando en dar apoyo a la hipótesis de vulnerabilidad a la detección.

Por otro lado, si bien los resultados indican que el contexto de la nidada explica parte de la variación de la respuesta parental, se ha visto que la edad, condición o personalidad de los progenitores también son factores determinantes del grado de respuesta de la Ratona Común. Esto fue demostrado por Carro y Fernández (2021) cuando evaluaron el efecto de estos factores sobre la respuesta de machos y hembras de Ratona Común, expuestos a un estímulo de riesgo. Si bien ellos no pudieron encontrar que la condición de estos individuos tuviera efecto alguno, observaron que la decisión de las hembras estaría afectada por su edad. Ellos detectaron que las hembras de mayor edad fueron propensas a tomar mayores riesgos que las hembras más jóvenes. En otro estudio sobre el comportamiento de la Ratona Común Norteamericana, Barnett y colaboradores (2012) evidenciaron que los machos más agresivos tomaban más riesgos, lo que se

relacionaría con un síndrome comportamental. La existencia de este tipo de diferencias entre individuos puede generar variabilidad en la respuesta ante un estímulo dado, teniendo diferentes consecuencias en términos de eficacia biológica. De allí que, la variabilidad individual observada en las respuestas también puede responder a diferencias en la experiencia o personalidad de los individuos.

Además de las variaciones individuales en la respuesta antidepredatoria de la Ratona, el presente trabajo evidencia que el riesgo que deciden afrontar los progenitores varía entre sexos. Los resultados indicaron que los machos y las hembras responden en base a diferentes estrategias y además que las hembras afrontan más riesgos que los machos. Esta diferencia probablemente se relacione con los roles que cada sexo tiene durante el periodo de nidificación. En la Ratona, la incubación y empolle de los pichones son actividades exclusivas de las hembras, por lo que ellas son las responsables de mantener el ambiente térmico adecuado para el normal desarrollo de los pichones. Si bien, desde el nacimiento, la entrega de alimento es una actividad compartida entre hembras y machos, la presencia del macho no es esencial en la cría de los pichones. En un trabajo que involucró la remoción de machos de Ratona, Lambías (2012), generó poliginia en una población cercana a la de estudio, y reveló que las hembras podían concluir exitosamente la cría de los pichones sin la contribución de los machos. De allí que, se sugiere que la alteración del comportamiento de la hembra durante la cría tiene mayores consecuencias en términos de eficacia biológica, que las consecuencias surgidas si los machos se mostraran más reacios a retomar el cuidado parental bajo una situación de riesgo. Los resultados obtenidos en el experimento de privación de atención de la nidada demuestran que las hembras se arriesgan más por las crías de corta edad, ectotérmicas y de mayor vulnerabilidad fisiológica, afrontando además mayores riesgos que los machos. Estos resultados se relacionan con los observados por Carro y Fernández (2021) en un estudio de neofobia. El experimento realizado por los autores consistió en presentar, en el frente de la caja nido, una porción de papel blanco con un agujero en la entrada al nido para permitir el ingreso de los progenitores. Midieron el tiempo que las hembras y los machos demoraron en retomar la atención al nido y observaron que, durante la cría de pichones, las hembras afrontaron más riesgo ya que respondieron con menor aversión que los machos ante el objeto novel (porción de papel blanco). Estas diferencias sexuales pueden relacionarse con lo planteado por la teoría de inversión parental, todo incremento en el riesgo afrontado durante el intento reproductivo actual, implica un costo en términos de alguno o varios componentes del éxito reproductivo futuro (Gross, 2005). La estrategia reproductiva de los machos y las hembras, será entonces un balance entre el valor reproductivo actual y el valor reproductivo residual (Biermann & Robertson, 1983; Clutton-Brock, 2019; Coleman &

Gross, 1991). Un incremento en la inversión parental en la nidada actual incrementará su valor reproductivo, pero causará una disminución en el éxito reproductivo residual de los progenitores (Coleman & Gross, 1991; Gross, 2005; Montgomerie & Weatherhead, 1988). Dado el rol de las hembras durante el ciclo de nidificación, probablemente exista mayor presión de selección sobre la decisión de las hembras que sobre los machos. De allí que es posible que las hembras se arriesguen más en favor de beneficiar el desarrollo y supervivencia de las crías y en contra de los costos que ellas deberían absorber si cesaran las actividades de empolle y provisión de alimento (Dale et al., 1996; Hogstad, 2005). Por otro lado, dada la menor certeza de parentesco (LaBarbera et al., 2012), el mayor potencial de renidificación (Carro, 2012), y la mayor expectativa de vida de los machos respecto a las hembras, arriesgarse menos que las hembras los beneficiaría porque disminuirían el costo de enfrentar a un depredador e incrementarían la probabilidad de éxito reproductivo residual (Fernández et al., 2015).

CONCLUSIÓN

Como parte de una estrategia de optimización biológica, la Ratona Común posee la capacidad para reconocer y discriminar depredadores, ajustando la respuesta antidepredatoria al grado de amenaza de éstos, presumiblemente mediante la visualización de “rasgos claves”, tal como se ha observado en otras aves (Fuchs et al., 2019c). Por otra parte, el riesgo de depredación que los progenitores de Ratona Común deciden afrontar al asistir el nido varía entre sexos y depende tanto de las características de los depredadores como también de las características y necesidades de la prole. Tal como plantea la teoría de inversión parental, para cada progenitor, la decisión de cuánto arriesgarse resultaría de un balance entre los costos y beneficios derivados por tomar tal decisión (Montgomerie & Weatherhead, 1988; Trivers, 1972). Respondiendo a la hipótesis de valor reproductivo de la nidada, ambos progenitores incrementan la intensidad de riesgo a medida que aumenta el número y tamaño de la nidada (Montgomerie & Weatherhead, 1988). El riesgo de las hembras además puede variar a una respuesta opuesta si el contexto de la nidada empeora, ya que en este caso, el beneficio marginal por responder a la condición o vulnerabilidad fisiológica de la nidada sería mayor para las hembras, tal como plantea la hipótesis de daño a la descendencia (Dale et al., 1996). Esto último, evidencia que las hembras presentan una respuesta plástica dependiente del contexto de la nidada y por lo tanto que ambas hipótesis no son mutuamente excluyentes como habitualmente se presentan. De allí que estos resultados remarcan la importancia de plantear experimentos especialmente diseñados para contrastar hipótesis. En síntesis, esta tesis revela que la Ratona Común posee un sistema de reconocimiento de depredadores y una respuesta plástica ante el riesgo y que esta respuesta puede ser influenciada por el contexto de la

nidada y la historia de vida de cada sexo. De este modo, los resultados de esta tesis proveen evidencias que constituyen un importante aporte para el entendimiento de los factores que pueden influir en las decisiones de toma de riesgo de los passeriformes altriciales, y en particular de la Ratona Común.

Bibliografía

- Amo, L., Visser, M. E., & Oers, K. van. (2011). Smelling out predators is innate in birds. *Ardea*, 99(2), 177-184. <https://doi.org/10.5253/078.099.0207>
- Barnett, C. A., Thompson, C. F., & Sakaluk, S. K. (2012). Aggressiveness, boldness and parental food provisioning in male house wrens (*Troglodytes aedon*). *Ethology*, 118(10), 984-993. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2012.02092.x>
- Beránková, J., Veselý, P., & Fuchs, R. (2015). The role of body size in predator recognition by untrained birds. *Behavioural Processes*, 120(4), 128-134. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2015.09.015>
- Beránková, J., Veselý, P., Sýkorová, J., & Fuchs, R. (2014). The role of key features in predator recognition by untrained birds. *Animal Cognition*, 17(4), 963-971. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0728-1>
- Biermann, G. C., & Robertson, R. J. (1983). Residual reproductive value and parental investment. *Animal Behaviour*, 31(1), 311-312. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(83\)80206-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(83)80206-1)
- Bogrand, A. L., Neudorf, D. L. H., & Matich, P. (2017). Predator recognition and nest defence by Carolina Wrens *Thryothorus ludovicianus* in urban and rural environments: does experience matter? *Bird Study*, 64(2), 211-221. <https://doi.org/10.1080/00063657.2017.1316235>
- Carlson, N. V., Healy, S. D., & Templeton, C. N. (2017). Hoo are you? Tits do not respond to novel predators as threats. *Animal Behaviour*, 128, 79-84. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.04.006>
- Caro, T. M. (2005). *Antipredator defenses in birds and mammals*. University of Chicago Press.
- Carro. (2012). Dispersión natal y reproductiva de la Ratona Común , *Troglodytes musculus*. *Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, Argentina*.
- Carro, M. E., & Fernández, G. J. (2021). Exploring object neophobia in wild nesting house wrens. *Northeast Natural History Conference*.
- Clutton-Brock, T. H. (2019). *The evolution of parental care*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9780691206981>
- Coleman, R. M., & Gross, M. R. (1991). Parental investment theory: The role of past investment. En *Trends in Ecology and Evolution* (Vol. 6, Número 12, pp. 404-406). Trends Ecol Evol. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(91\)90163-R](https://doi.org/10.1016/0169-5347(91)90163-R)
- Csermely, D., Casagrande, S., & Calimero, A. (2006). Differential defensive response of common kestrels against a known or unknown predator. *Italian Journal of Zoology*, 73(2), 125-128. <https://doi.org/10.1080/11250000600680072>
- Curio, E., Ernst, U., & Vieth, W. (1978). Cultural transmission of enemy recognition: One function of mobbing. *Science*, 202(4370), 899-901. <https://doi.org/10.1126/science.202.4370.899>
- Dale, S., Gustavsen, R., & Slagsvold, T. (1996). Risk taking during parental care: A test of three hypotheses applied to the pied flycatcher. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 39(1), 31-42. <https://doi.org/10.1007/s002650050264>
- Fernández, G. J., Corral, M. G., & Llambías, P. E. (2015). Sexual differences in risk-taking behaviour of the Southern house wren during the nestling rearing stage. *acta ethologica*, 18(1), 11-18. <https://doi.org/10.1007/s10211-013-0177-x>
- Ferrari, M. C. O., Gonzalo, A., Messier, F., & Chivers, D. P. (2007). Generalization of learned predator recognition: an experimental test and framework for future studies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1620), 1853-1859. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0297>
- Fuchs, R., Veselý, P., & Nácarová, J. (2019a). *General Principles of the Objects Recognition*. 81-95. https://doi.org/10.1007/978-3-030-12404-5_4

- Fuchs, R., Veselý, P., & Nácarová, J. (2019b). *Predator recognition in birds: the use of key features*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-12404-5>
- Fuchs, R., Veselý, P., & Nácarová, J. (2019c). *Tools used for predator recognition*. 63-79. https://doi.org/10.1007/978-3-030-12404-5_3
- Göth, A. (2001). Innate predator-recognition in Australian Brush-Turkey (*Alectura lathami*, megapodiidae) hatchlings. *Behaviour*, 138(1), 117-136. <https://doi.org/10.1163/156853901750077826>
- Gross, M. R. (2005). The evolution of parental care. *The Quarterly Review of Biology*, 80(1), 37-45. <https://doi.org/10.1086/431023>
- Hobson, K. A., Bouchart, M. L., & Sealy, S. G. (1988). Responses of naive yellow warblers to a novel nest predator. *Animal Behaviour*, 36(6), 1823-1830. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(88\)80122-2](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(88)80122-2)
- Hogstad, O. (2005). Sex-differences in nest defence in Fieldfares *Turdus pilaris* in relation to their size and physical condition. En *Ibis* (Vol. 147).
- Huber, L., & Aust, U. (2006). A modified feature theory as an account of pigeon visual categorization. En E. Wasserman & T. Zentall (Eds.), *Comparative cognition: experimental explorations of animal intelligence* (pp. 325-342). Oxford University Press. <https://doi.org/9780199848461>
- Humphreys, R. K., & Ruxton, G. D. (2020). Avian distraction displays: a review. *Ibis*, 162(4), 1125-1145. <https://doi.org/10.1111/ibi.12814>
- Krenhardt, K., Markó, G., Jablonszky, M., Török, J., & Garamszegi, L. Z. (2021). Sex-dependent risk-taking behaviour towards different predatory stimuli in the collared flycatcher. *Behavioural Processes*, 186(February). <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2021.104360>
- Kullberg, C., & Lind, J. (2002). An experimental study of predator recognition in great tit fledglings. *Ethology*, 108(5), 429-441. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2002.00786.x>
- LaBarbera, K., Lovette, I. J., & Llambías, P. E. (2012). Mating opportunities, paternity, and sexual conflict: paternal care in northern and southern temperate house wrens. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(2), 253-260. <https://doi.org/10.1007/s00265-011-1273-4>
- Lima, S. L. (2009). Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological Reviews*, 84(3), 485-513. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00085.x>
- Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68(4), 619-640. <https://doi.org/10.1139/z90-092>
- Llambías, P. E. (2012). How do Southern House Wrens *Troglodytes aedon musculus* achieve polygyny? An experimental approach. *Journal of Ornithology*, 153(2), 571-578. <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0778-y>
- McLean, I. G., & Rhodes, G. (1991). Enemy recognition and response in birds. *Current ornithology*, 8, 173-211.
- Montgomerie, R. D., & Weatherhead, P. (1988). Risks and rewards of nest defence by parent birds. *Review Literature And Arts Of The Americas*, 63(2), 167-187.
- Němec, M., Kučerová, T., Veselý, P., & Fuchs, R. (2021). A kestrel without hooked beak and talons is not a kestrel for the red-backed shrike (*Lanius collurio*). *Animal Cognition*, 24(5), 957-968. <https://doi.org/10.1007/s10071-020-01450-8>
- Onnebrink, H., & Curio, E. (1991). Brood defense and age of young: a test of the vulnerability hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 29(1), 61-68. <https://doi.org/10.1007/BF00164296>
- Oteyza, J. C., Mouton, J. C., & Martin, T. E. (2021). Adult survival probability and body size affect parental risk-taking across latitudes. *Ecology Letters*, 24(1), 20-26. <https://doi.org/10.1111/ele.13615>

Serra, C., & Fernández, G. J. (2011). Reduction of nestlings' vocalizations in response to parental alarm calls in the Southern House Wren, *Troglodytes musculus*. *Journal of Ornithology*, 152(2), 331-336. <https://doi.org/10.1007/s10336-010-0595-8>

Sih, A. (1987). Prey refuges and predator-prey stability. *Theoretical Population Biology*, 31(1), 1-12. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(87\)90019-0](https://doi.org/10.1016/0040-5809(87)90019-0)

Tinbergen, N. (1951). The study of instinct. En *The study of instinct*. Clarendon Press/Oxford University Press.

Trivers, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. En B. Campbell (Ed.), *Sexual selection and the descent of man* (pp. 136-179). Aldline. <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rstb.2001.0932>

van den Bemt, T. A. M., Lopes, L. E., & Ribeiro Cunha, F. C. (2021). Sex differences in anti-predatory behaviour in lined seedeaters *Sporophila lineola*. *Ardea*, 109(1), 27-32. <https://doi.org/10.5253/arde.v109i1.a3>

Veen, T., Richardson, D. S., Blaakmeer, K., & Komdeur, J. (2000). Experimental evidence for innate predator recognition in the Seychelles warbler. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1459), 2253-2258. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1276>

Lic. Natalia Duré Ruiz
Doctoranda

Dr. Gustavo J. Fernández
Director