
Evaluación de las variables que afectan el comportamiento de incubación de la Ratona Aperdizada (Cistothorus platensis) en Uspallata, Mendoza, Argentina

Tesis de grado para optar al título de INGENIERA
EN RECURSOS NATURALES RENOVABLES

Tesista: Silvina Andrea Sorroche

Director: Paulo Emilio Llambías

Codirectora: Paula Sabrina Garrido

Mendoza

AÑO: 2021



Evaluación de las variables que afectan el comportamiento de incubación de la ratona aperdizada (*Cistothorus platensis*) en Uspallata, Mendoza, Argentina

Tesista:

Silvina Andrea Sorroche
sorrochesilvina@gmail.com

Director:

Paulo Emilio Llambías
pllambias@mendoza-conicet.gob.ar

Codirectora:

Paula Sabrina Garrido
pgarrido@mendoza-conicet.gob.ar

Miembros del comité evaluador:

Dra. Albanese, Soledad

Dr. Albrecht, Eduardo

Dr. Zarco, Agustín

Ecología del Comportamiento Animal, Instituto Argentino de Investigaciones de Zonas Áridas (IADIZA). CCT CONICET Mendoza. Av. Ruiz Leal s/n Parque General San Martín. Mendoza - Argentina. Tel: 54-261-5244050. CP 5500

RESUMEN

La incubación de huevos es un componente esencial del cuidado parental de las aves. Debido a que los adultos no pueden forrajear mientras incuban, incurren en un compromiso entre cuánta energía invertir en el desarrollo embrionario versus su propio mantenimiento fisiológico. El esfuerzo de incubación se encuentra determinado por la atención al nido (porcentaje del tiempo que el adulto incuba), la cual está determinada por la duración y la frecuencia de las sesiones de incubación (tiempo continuo de incubación) y de los recesos (tiempo fuera del nido entre sesiones de incubación). Uno de los factores principales que determina el esfuerzo de incubación es la temperatura ambiental, ya que, para garantizar el desarrollo embrionario, los adultos deben evitar que los huevos descendan por debajo de una temperatura óptima. Sin embargo, trabajos previos sugieren que otros factores como el número de huevos en el nido, el avance de la incubación y el momento de la temporada reproductiva podrían afectar el esfuerzo de incubación. El objetivo de la presente tesis fue identificar las variables que determinan el comportamiento de incubación en la ratona aperdizada (*Cistothorus platensis*) en una población de Uspallata, Mendoza, Argentina. La Ratona es un excelente modelo de estudio debido a que la incubación es exclusivamente realizada por la hembra por lo que es esperable observar una variación en el comportamiento de incubación para satisfacer sus necesidades fisiológicas y garantizar el desarrollo de los embriones. Durante cinco temporadas reproductivas (octubre-febrero; 2013 - 2017) se estudió el comportamiento de incubación en 281 nidos. Para evaluar el esfuerzo de incubación, se obtuvieron filmaciones de nidos con huevos durante 4 - 5 h continuas desde el amanecer. Durante el análisis de las filmaciones se determinó la atención al nido, duración promedio de las sesiones de incubación, duración de los recesos de incubación y el número de recesos por hora. Se determinó la temperatura ambiental durante las filmaciones con termistores colocados en las parcelas de estudio. Se analizaron los datos mediante modelos lineales mixtos (MLM). Ante temperaturas ambientales bajas, las hembras incrementaron el esfuerzo de incubación, observándose un aumento en la atención al nido, el largo promedio de sesiones de incubación, y una reducción en el largo promedio de recesos. A pesar de que las nidadas con mayor cantidad de huevos deberían enfriarse más lentamente durante los recesos, se observó que en nidos con mayor tamaño de puesta las hembras incrementaron su atención al nido y el largo promedio de sesiones de incubación, disminuyendo el número de recesos por hora. Se asume que, con el avance del desarrollo embrionario, los huevos pierden calor más rápidamente durante los recesos. En línea con esto, se observó que las hembras de ratona aperdizada redujeron el largo de los recesos a medida que avanzó la incubación. Sin embargo, no se observó un incremento en la atención al nido. Esto fue debido a que las hembras redujeron también el largo de las sesiones de incubación a la vez que aumentaron el número de recesos. Con el avance de la temporada reproductiva, las hembras aumentaron la atención al nido mediante el aumento del largo de las sesiones de incubación y presentaron una disminución en el número de recesos por hora. Para lograr una mejor comprensión del comportamiento de incubación es necesario estudiar a futuro cómo cambia la abundancia de alimento, la probabilidad de depredación de los nidos, la inversión materna durante el periodo reproductivo. Teniendo en cuenta que el clima es uno de los factores de mayor influencia en el éxito reproductivo de las aves, los efectos del cambio climático, sumado a la rápida reducción de los pastizales naturales en nuestro país, disminuye nuestra capacidad de comprender la ecología del comportamiento de las aves que lo habitan y en

consecuencia la información necesaria para desarrollar planes de manejo y conservación de las aves de pastizal. Los resultados obtenidos en esta tesina proveen una fuerte base de conocimiento sobre el cuidado parental de la ratona aperdizada, lo cual permitirá evaluar a futuro preguntas más complejas sobre el comportamiento de incubación.

Palabras clave: comportamiento de incubación, atención al nido, temperatura ambiental, cuidado parental, biología reproductiva

ABSTRACT

The incubation of eggs is an essential component of parental care in birds. Because adults cannot forage while incubating the eggs, there is a trade-off between how much energy to invest in embryonic development versus parents' physiological maintenance. The incubation effort is determined by the nest attentiveness (percentage of the time that the adult incubates), which depends on the duration and frequency of the incubation on-bouts (bouts of continuous incubation) and of the off-bout session (time outside the nest between incubation on-bouts). Since adults must prevent the eggs from falling below an optimal temperature to guarantee embryonic development, one of the main factors that determine the incubation effort is the ambient temperature. However, previous work suggests that other factors such as the number of eggs in the nest and the advance of both the incubation and reproductive season can affect the incubation effort. The objective of this thesis was to identify the variables that determine the incubation behavior of Grass Wrens (*Cistothorus platensis*) in a population in Uspallata, Mendoza, Argentina. The Grass Wren is an excellent study model since only the females incubates the eggs and must modify their incubation behavior to guarantee the development of the embryos while satisfying their physiological needs. During five reproductive seasons (October-February; 2013 - 2017) the incubation behavior was studied in 281 nests. To evaluate the incubation effort, nests with eggs were filmed for 4 - 5 continuous h since dawn. During the analysis of videos, I determined the nest attentiveness, the average duration of the incubation on-bouts, the length of the incubation off-bouts, and the number of off-bouts per hour. The ambient temperature was determined during the filming with thermistors placed in the study plots. The data were analyzed using linear mixed models (MLM). When the ambient temperature was low, the females increased the incubation effort, increasing their nest attentiveness, the average length of incubation on-bouts, and reducing the off-bouts length. Although clutches with more eggs should lose heat more slowly during off-bouts, in nests with larger clutches, females increased their nest attentiveness, reducing the number of off-bouts per hour. It is assumed that with the advance of embryonic development, the eggs lose heat more rapidly during off-bouts. In line with this, it was observed that female Grass Wrens reduced the length of their off-bouts as incubation progressed. However, no increase in nest attentiveness was observed. This was because the females also reduced the length of the incubation on-bouts while increasing the number of breaks. With the advance of the reproductive season, the females increased their nest attentiveness by increasing the length of the incubation on-bouts. The fact that the length of the off-bouts did not change suggests that there were no changes in food availability. However, the reduction in the number of off-bouts could be related to an increase in the nutritional quality of the food throughout the reproductive season or to a lower metabolic cost. The variability observed in the incubation effort could depend on the food availability and of the probability of nest predation, as well as parental strategies. The results obtained provide a strong base of knowledge on the parental care of the Grass Wren, which will allow evaluating in the future more complex questions about the incubation behavior. Taking into account that the climate is one of the factors with the greatest influence on the reproductive success of birds, the effects of climate change added to the rapid reduction of natural grasslands in Argentina, our ability to understand the ecology of the behavior of the birds that inhabit it diminishes and consequently the information necessary to develop management and conservation plans for grassland birds. The results obtained in this thesis provide a

strong knowledge base on the parental care of the Grass Wren, which will allow evaluating more complex questions about the incubation behavior in the future.

Key words: incubation behavior, nest attentiveness, ambient temperature, parental care, breeding biology

“Si no tomamos conciencia del desastre ecológico que el hombre ha desatado en nuestro planeta -la Argentina no queda excluida- las consecuencias serán terribles. (...) Todos debemos comprometernos a luchar sin descanso por la rehabilitación del aire, el agua y la tierra.”

René Favalaro, De La Pampa a los Estados Unidos

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a todos los que me ayudaron y apoyaron en la realización de mi tesis de grado:

A Paulo y Paula, mis directores de tesis, que confiaron en mí para hacer esta tesina. Gracias por tantos consejos, la paciencia, el tiempo y las sugerencias en todo este proceso. A todo el grupo de investigación de Biología de Aves de IADIZA por la buena predisposición y por permitirme ser pasante. Gracias a todos y cada uno de los pasantes y miembros del grupo, sin quienes, la base de datos quizás sería menor. A Milagros por la buena predisposición y sus recomendaciones.

A la Universidad Nacional de Cuyo, y a la Facultad de Ciencias Agrarias por permitirme formarme como profesional. A todos y cada uno de los y las docentes que tuve la suerte de encontrar en la institución, siempre aprendí de ellos y ellas. A Carmen Sartor por ser una excelente profesora y dar siempre consejos para la vida profesional.

A los evaluadores de esta tesina: Agustín, Eduardo y Soledad por el tiempo y la dedicación, sus sugerencias fueron un gran aporte. También doy las gracias a la comisión de tesis

A los amigos y compañeros que encontré a lo largo de mi etapa universitaria, de quienes aprendí que no siempre todo está perdido: Gonzalo, Javier, Guillermo, Daiana, Nadia, Lucia y Fabiana. A las que cambiaron de rumbo, Mairim y Marianela. Gracias a Yanina por todos los mates a lo largo de la escritura y el cursado, por muchas veces enseñarme, motivarme y estar siempre para sacarme una sonrisa frente a una mala pasada o festejar de alguna victoria.

A Mireya por tomarse el tiempo y la paciencia de leer esta tesina más de una vez, ayudarme con la redacción, y siempre enviarme con mucho cariño las mejores intenciones.

A Luis Andrés por acompañarme casi desde los inicios de la carrera, apoyarme y compartir su vida conmigo. A su familia por ser tan amables.

A mi familia. A mis padres Marisa y Miguel por permitirme la inmensa oportunidad de estudiar la carrera que elegí, y siempre apoyarme incondicionalmente en todos mis proyectos. A mis hermanas Lorena y Fernanda por acompañarme desde dónde sea, por ayudarme y aguantarme durante toda mi vida universitaria.

ÍNDICE

RESUMEN.....	iii
ABSTRACT.....	v
AGRADECIMIENTOS	viii
ÍNDICE	ix
1. INTRODUCCIÓN	1
2. OBJETIVOS.....	6
2.1. OBJETIVO GENERAL.....	6
2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	6
3. MATERIALES Y MÉTODOS	7
3.1. ESPECIE DE ESTUDIO	7
3.2. SITIO DE ESTUDIO	8
3.3. METODOLOGÍA GENERAL DE CAMPO	9
3.4. PROCESAMIENTO Y ANÁLISIS DE DATOS	10
3.5. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS.....	12
4. RESULTADOS	13
4.1. COMPORTAMIENTO DE INCUBACIÓN	13
4.2. TEMPERATURA AMBIENTAL.....	13
4.3. TAMAÑO DE PUESTA	14
4.4. DÍA DE INCUBACIÓN.....	15
4.5. DÍA ESTANDARIZADO	16
5. DISCUSIÓN	19
5.1. TEMPERATURA AMBIENTAL	19
5.2. TAMAÑO DE PUESTA	21
5.3. DÍA DE INCUBACIÓN.....	22
5.4. AVANCE DE TEMPORADA REPRODUCTIVA	22
6. CONCLUSIONES	24
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	25

1. INTRODUCCIÓN

El comportamiento de incubación es un componente esencial del cuidado parental de las aves en el cual un adulto transfiere calor a los huevos mediante contacto directo con su cuerpo (Gill, 1995). Durante la incubación, los adultos deben mantener un ambiente térmico óptimo para garantizar el desarrollo de los embriones, además de cumplir con sus propias demandas energéticas (Coe *et al.*, 2015). Históricamente se ha asumido que el mayor costo reproductivo de las aves estaba directamente relacionado con la cría de pichones (*e.g.*, Lack, 1968). Durante muchos años, los ornitólogos asumieron que los adultos utilizaban la energía basal y el exceso de calor generado por otros comportamientos para calentar los huevos a un costo mínimo (King, 1973). Sin embargo, trabajos posteriores demostraron que las demandas energéticas de la incubación pueden ser tan altas como las de las etapas posteriores a la eclosión (Thomson *et al.*, 1998; Visser y Lessells, 2001). Más allá del rol crítico que cumple la incubación en la reproducción de aves, pocos estudios han evaluado cuáles son las variables que determinan el esfuerzo de incubación (Coe *et al.*, 2015). Para lograr una mejor comprensión de los compromisos a los cuales se enfrentan las aves durante su reproducción, es indispensable identificar los factores que afectan el comportamiento de incubación.

En la mayoría de las especies de aves, los adultos transfieren calor a los huevos mediante contacto directo con su parche de incubación (parche de piel altamente vascularizado, carente de plumas, ubicado en la zona ventral del adulto; Gill, 1995). Si bien esa transferencia de calor puede ser efectiva, los embriones de las aves se ven expuestos a fluctuaciones térmicas ambientales que podrían afectar profundamente su desarrollo y supervivencia (revisado por Du y Shine, 2015). Es así que temperaturas ambientales inferiores al cero fisiológico (24-26 °C; Drent, 1975; Vleck, 1981a; Hafton y Reinersten, 1985) pueden tener consecuencias negativas en el éxito de eclosión, tiempo de desarrollo y fenotipo de los pichones (Webb, 1987; Ardia *et al.*, 2010). Es por este motivo, que el porcentaje de tiempo que los huevos son incubados (atención al nido) es crucial para mantener la temperatura de los huevos dentro del rango óptimo para el desarrollo embrionario (Hepp *et al.*, 2015). Además, se puede predecir que ante fluctuaciones diarias de temperatura ambiental, las aves deberían modificar el comportamiento de incubación para mantener la temperatura óptima de los huevos (Webb, 1987; Durant *et al.*, 2013; Hepp *et al.*, 2015).

Es necesario tener en cuenta los patrones de incubación de cada especie a la hora de evaluar sus comportamientos asociados a la incubación. En especies con un patrón de incubación continua, ambos sexos se turnan durante la incubación, alcanzando una atención al nido de más del 90 %. En contraposición, en especies con un patrón de incubación intermitente, un solo sexo incuba y la atención al nido es de aproximadamente del 60-80 %, ya que las sesiones de incubación (tiempo continuo de incubación) son intercalados por recesos de incubación (tiempo fuera del nido) (Deeming, 2002; Cox y Martin, 2009; Martin, 2002). El tiempo que un adulto dedica a la incubación no puede ser utilizado para otras actividades como forrajeo, acicalamiento y vigilancia.

En aves con incubación intermitente se produce un compromiso entre permanecer en el nido para mantener la temperatura adecuada que permita el desarrollo embrionario, y abandonar el nido para satisfacer los requerimientos fisiológicos (Conway y Martin, 2000a; Díez-Méndez, 2021). Entonces, los costos de la incubación se manifiestan como restricciones en energía y tiempo que podrían afectar negativamente tanto la supervivencia del adulto como su reproducción a futuro (Hepp *et al.*, 2015). Por ejemplo, existe una duración mínima del receso de incubación donde la energía que el adulto obtiene alimentándose no compensa el costo de calentar los huevos (Conway y Martin, 2000a). Entonces, ante bajas temperaturas ambientales, los adultos deben enfrentar un alto costo metabólico durante la incubación (MacDonald *et al.*, 2013). Por este motivo, se ha sugerido que la variación observada en el comportamiento de incubación es causada tanto por factores intrínsecos (*e.g.*, calidad y edad del adulto) como extrínsecos (*e.g.*, temperatura ambiental, avance de la temporada reproductiva, disponibilidad de alimento).

Los estudios realizados en laboratorio han demostrado que la disminución de la temperatura ambiental produce un aumento en la atención al nido y una reducción en los recesos de incubación (Vleck, 1981b). En contraste, estudios a campo en aves silvestres han reportado resultados inconsistentes, con correlaciones negativas, positivas o falta de correlación entre la temperatura ambiental y el esfuerzo de incubación (*e.g.*, Boulton y Cassey, 2012; Walters *et al.*, 2016). Álvarez y Barba (2014) evaluaron experimentalmente las decisiones de las hembras de carbonero común, *Parus major* durante la incubación, frente a cambios de temperatura en el nido. Los autores demostraron que, ante el calentamiento experimental de los nidos, las hembras de carbonero realizan recesos más largos, lo cual se traduce en una disminución en atención al nido, favoreciendo el tiempo dedicado a otras actividades. Sin embargo, al

enfriar los nidos, no se observaron cambios en el comportamiento de incubación, ni consecuencias negativas en el fenotipo y la probabilidad de eclosión. Las inconsistencias reportadas en la literatura podrían deberse a que las poblaciones y especies de aves varían tanto en las restricciones energéticas de los adultos como en las estrategias de cuidado parental (Diez-Méndez, 2021). Por lo visto, frente a una disminución de la temperatura ambiental, las hembras de algunas especies priorizan sus propias demandas energéticas (aumentando su tiempo afuera del nido y así disminuyendo el esfuerzo de incubación) mientras que en otras especies se prioriza las demandas energéticas del embrión (aumentando el tiempo dentro del nido y aumentando el esfuerzo de incubación). Por un lado, en especies donde las hembras priorizan sus propias demandas energéticas, se esperaría un incremento en el esfuerzo de incubación (mayor atención al nido) con el aumento de la temperatura ambiental (debido a la reducción del costo de incubación) y una disminución en el esfuerzo frente a descensos de la temperatura (debido al incremento de las demandas energéticas del adulto) (e.g., Ardia *et al.*, 2009; Cooper y Voss, 2013; Schöll *et al.*, 2019). Por otro lado, en especies donde las hembras priorizan el desarrollo embrionario, el esfuerzo de incubación debería aumentar a temperaturas ambientales bajas (debido al incremento del costo del embrión al enfriarse), y disminuir frente a aumentos de la temperatura (cuando el costo para el embrión es menor). (e.g., Camfield y Martin, 2009; Matysioková y Remeš, 2010; Diez-Méndez, 2021).

Se asume que el tamaño de puesta (número de huevos en el nido) es uno de los factores más importantes que influyen en el comportamiento de incubación. Si bien el costo energético de la hembra durante la incubación aumenta con el tamaño de puesta (Haftorn y Reinertsen, 1985), puestas con mayor cantidad de huevos tienen una masa mayor, enfriándose más lentamente durante los recesos (Reid *et al.*, 2002). Sin embargo, en varias especies no se han observado cambios en el comportamiento de incubación con el tamaño de puesta (Bambini *et al.*, 2019; Schöll *et al.*, 2019; Diez-Méndez *et al.*, 2021). La falta de relación entre comportamiento de incubación y tamaño de puesta podría deberse al balance entre los costos y los beneficios de la incubación en función del tamaño de puesta y su interacción con la temperatura ambiental (Diez-Méndez *et al.*, 2021). Por este motivo, es necesario realizar una mayor cantidad de estudios en especies que difieran en ecología y rasgos de historia de vida para lograr una mejor comprensión sobre cómo el tamaño de puesta afecta el esfuerzo de incubación.

Con el avance de la incubación y el consecuente desarrollo embrionario, se producen cambios en los requerimientos térmicos de los huevos (Zerba y Morton, 1983; Cooper y Voss, 2013). A medida que se desarrollan los embriones, aumenta la tasa de enfriamiento de los huevos por lo cual se predice un aumento en el esfuerzo de incubación (Cooper y Voss, 2013; Diez-Méndez *et al.*, 2021). De acuerdo con esto, a medida que progresa la incubación se ha observado un aumento en la atención al nido (golondrina patagónica, *Tachycineta meyeri*, Lilljethrom, 2011; chiví de tres rayas, *Basileuterus tristriatus*, Cox y Martin, 2009) y una reducción el largo de los recesos (Cooper y Voss, 2013; Walters *et al.*, 2016). Sin embargo, en el carbonero común, no se observaron cambios en el esfuerzo de incubación con el desarrollo embrionario (Matysioková y Remeš, 2010). Aún no está claro cómo estas diferencias comportamentales durante el avance de la incubación afectan el largo del periodo de incubación y por la tanto en los rasgos de historias de vida de las aves.

Durante la temporada reproductiva (primavera-verano) se producen cambios ambientales (*e.g.*, fotoperiodo, temperatura, etc.) que podrían afectar el comportamiento de incubación. Hay evidencias de que el inicio y el cese de la actividad de incubación diaria estarían afectados por el fotoperiodo o la intensidad de la luz (Zerba y Morton, 1983; Stutchbury y Morton, 2001). Las horas de luz afectan la producción de prolactina en las aves adultas, la cual se encuentra en altas concentraciones periféricas durante la incubación (Dawson y Goldsmith, 1983; Hepp *et al.*, 2015). Sumado a esto, al producirse una disminución en largo de las noches con el avance de la temporada reproductiva, las aves deberían incrementar el esfuerzo de incubación para compensar el acortamiento de la incubación nocturna (Bueno-Enciso *et al.*, 2017). Además, con el aumento de la temperatura ambiental a lo largo de la temporada reproductiva, la disponibilidad de insectos debería incrementarse, reduciendo así los costos de la incubación. En línea con esto, se ha reportado un incremento en la atención al nido conforme avanza la temporada reproductiva en varias especies de aves insectívoras (*e.g.*, Londoño *et al.*, 2008; Ardia *et al.*, 2009; Rastogi *et al.*, 2016). Sin embargo, otros trabajos reportaron una reducción en el esfuerzo de incubación con el avance de la temporada (Camfield y Martin, 2009; Capp *et al.*, 2017; Diez-Méndez, *et al.* 2021). Dada las inconsistencias reportadas por diversos trabajos, es necesario realizar más estudios para lograr una mejor comprensión sobre la variación del comportamiento de incubación y su asociación con el avance de la reproducción.

El aumento gradual de la temperatura ambiental causada por el cambio climático es una de las variables más influyentes en la actividad de los seres vivos. Dado que en

la mayoría de las especies de aves el comportamiento de incubación determina el ambiente térmico de los huevos en desarrollo, este comportamiento, a través de sus efectos sobre el fenotipo de la descendencia, puede ser un contribuyente importante a las respuestas de las aves al cambio climático (Durant *et al.*, 2019). El estudio detallado de los factores que afectan el comportamiento de incubación permitirá entender cómo los adultos proveen las condiciones adecuadas para el desarrollo embrionario, y hasta qué punto el comportamiento parental durante esta etapa contribuirá a la persistencia o disminución de las poblaciones de aves en respuesta al cambio climático.

Teniendo en cuenta la rápida reducción de los pastizales naturales en nuestro país, la capacidad de comprender la biología reproductiva de las aves especialistas de pastizal y en consecuencia la información necesaria para desarrollar planes de manejo y conservación es cada vez más limitada. Se evaluó la hipótesis de que las hembras de ratona aperdizada responden en forma adaptativa a diferentes factores modificando su comportamiento de incubación.

2. OBJETIVOS

2.1. OBJETIVO GENERAL

El objetivo general de esta tesis es obtener una visión integral del comportamiento de incubación en la ratona aperdizada, *Cistothorus platensis* especie paseriforme especialista de pastizal con incubación intermitente.

2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Analizar el efecto de la variación de la temperatura ambiental sobre la atención al nido, el largo promedio de sesiones de incubación, el largo promedio de los recesos de incubación y el número de viajes.

- Analizar el efecto del tamaño de puesta sobre la atención al nido, el largo promedio de sesiones de incubación, el largo de los recesos de incubación y el número de viajes.

- Analizar el efecto del avance de la incubación (~ desarrollo embrionario) sobre la atención al nido, el largo promedio de sesiones de incubación, el largo de los recesos de incubación y el número de viajes.

- Analizar el efecto del avance de la temporada reproductiva sobre la atención al nido, el largo promedio de sesiones de incubación, el largo de los recesos de incubación y el número de viajes.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. ESPECIE DE ESTUDIO

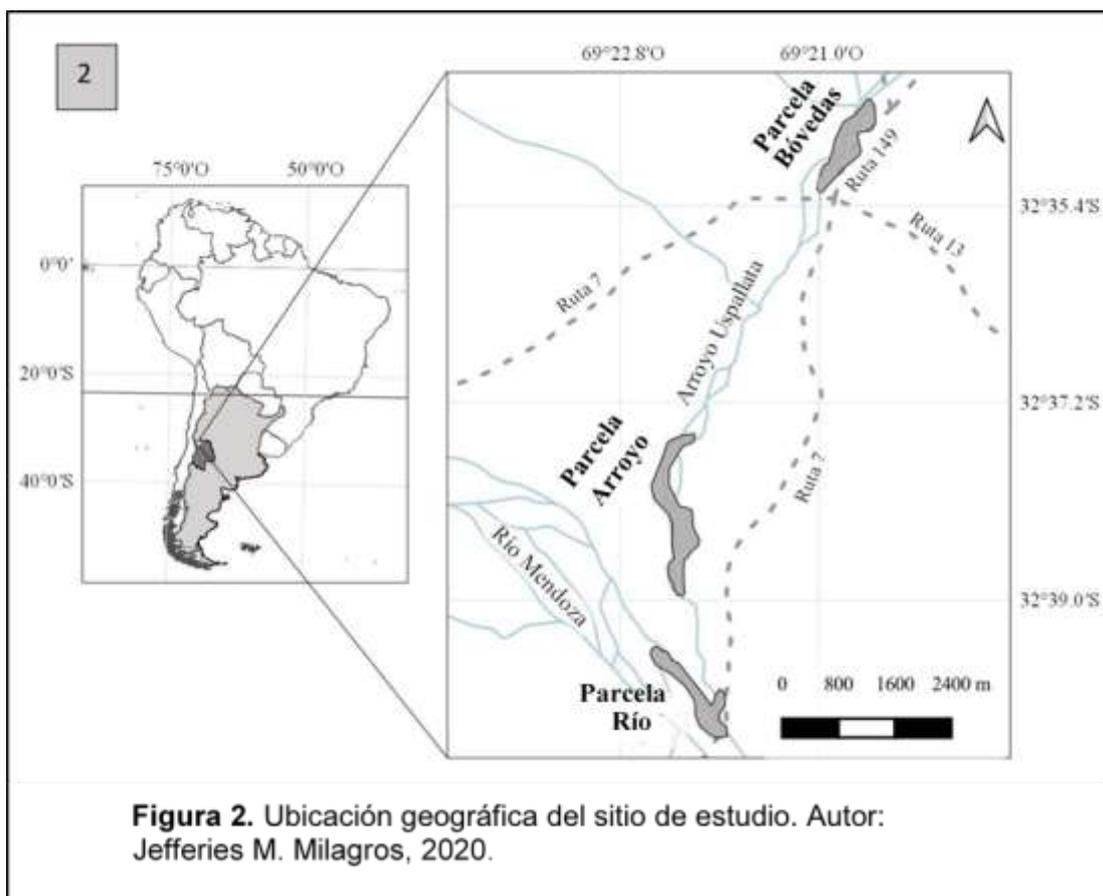
La ratona aperdizada (Orden Paseriformes, Familia Troglodytidae) es un ave de tamaño pequeño (~10 g. Figura 1). Se alimenta principalmente de insectos y habita en pastizales y humedales desde México hasta Tierra del Fuego (Brewer, 2001; Remsen *et al.*, 2020). Las poblaciones son residentes y predominantemente monógamas sociales (Llambías *et al.*, 2018, Zarco y Llambias 2018; Fujikawa y Tubelis, 2020). En el sur templado, el periodo reproductivo es desde el mes de octubre hasta febrero (Llambías *et al.*, 2018). El nido tiene forma de domo y es construido principalmente con tallos de pastos (Llambías *et al.*, 2020). El macho y la hembra colaboran en la construcción del nido y en la alimentación de los pichones (Llambías *et al.*, 2018). Solo la hembra desarrolla un parche de incubación con el cual incuba los huevos y empolla los pichones (Llambías *et al.*, 2018). En nuestro sitio de estudio la hembra de ratona aperdizada deposita entre 3 y 6 huevos blancos, los cuales incuba por aproximadamente durante 16 días (Llambías *et al.*, 2018). Los adultos de ratona aperdizada realizan más de un intento reproductivo (nidos en los que pusieron al menos un huevo) por temporada. En caso de fracaso, se han observado hasta cinco intentos reproductivos de la misma pareja en una misma temporada reproductiva. Se han observado hasta dos nidadas exitosas por temporada reproductiva, en pocas ocasiones tres.



Figura 1. a) Individuo adulto de Ratona Aperdizada, (*Cistothorus platensis*) (Paulo Llambías, 2017) **b)** Nido reproductivo de Ratona Aperdizada (*Cistothorus platensis*) (Paula Garrido, 2017)

3.2. SITIO DE ESTUDIO

El sitio de estudio se encuentra en el valle de Uspallata ($32^{\circ}38'0''$ S, $69^{\circ}22'0''$ O, 1800 m.s.n.m.), departamento de las Heras, provincia de Mendoza, Argentina (Figura 2). La variación estacional es pronunciada, con temperaturas medias anuales que oscilan entre $17,1^{\circ}\text{C}$ y $4,6^{\circ}\text{C}$ en enero y julio, respectivamente. Durante el invierno, la temperatura mínima media es de -2°C y ocurren ocasionales caídas de nieve; mientras que en el verano la temperatura máxima media es de 25°C (Martínez Carretero, 2000). El registro histórico de temperatura mínima absoluta es de $-8,01^{\circ}\text{C}$ y una máxima absoluta de $37,8^{\circ}\text{C}$ entre los meses de octubre a febrero (datos del Servicio Meteorológico Nacional). Aunque la precipitación media anual es baja (~ 100 mm), los Arroyos Uspallata y San Alberto irrigan pequeñas ciénagas, formando un corredor fértil que se extiende sobre las márgenes del Río Mendoza (Martínez Carretero, 2000). La vegetación ribereña está compuesta principalmente por arbustos y pastos de cortadera (*Cortaderia seolloana*), pájaro bobo (*Tessaria absinthioides*) y chilca (*Baccharis salicifolia*).



La ratona aperdizada nidifica preferentemente en parches de pastizales de cortadera sobre los márgenes del Arroyo Uspallata y el Río Mendoza. En el sitio de

estudio definimos tres parcelas, las cuales fueron áreas con alta concentración de territorios separadas por zonas de baja densidad. En el sitio de estudio se observa la presencia de ganado vacuno (en pequeño número) y equino, el cual probablemente reduce la cobertura vegetal de los pastizales. La carga ganadera se encuentra principalmente en la parcela Arroyo, siendo muy baja en la parcela Río (Observación personal. Figura 3).



Figura 3. Vista general de Cortaderales en el sitio de estudio. Autor: Paula Garrido, 2018

3.3. METODOLOGÍA GENERAL DE CAMPO

3.3.1. Seguimiento de nidos y filmaciones durante la incubación

Para estudiar el comportamiento de incubación de la ratona aperdizada, se recolectaron datos durante cinco temporadas reproductivas (octubre - febrero; 2013- 2017). Se realizó una búsqueda intensiva de nidos de forma sistemática y a través de observaciones del comportamiento de los adultos. Una vez encontrado un nido, se le asignó una identificación única, se marcaron las plantas próximas con cinta biodegradable fluorescente para su posterior localización y se tomó su georreferencia (Garmin eTrex® 20). Los nidos se visitaron diariamente para determinar la fecha de inicio de puesta de huevos, cuantificar el tamaño de puesta (número de huevos puestos) y definir la fecha de inicio de la incubación. Se colocaron micro-cámaras (Mini 550) conectadas a un DVR (PV500 LITE), aproximadamente a 16 cm de la entrada del nido

(Figura 4). Los nidos fueron filmados durante las primeras horas del amanecer debido a que en el sitio de estudio: 1) se registran las temperaturas ambientales más bajas a la salida del sol y 2) durante las primeras horas de la mañana la temperatura ambiental suele mantenerse por debajo del cero fisiológico. Por estos dos motivos, se espera que durante la mañana los adultos enfrenten el mayor compromiso entre invertir tiempo y energía en la supervivencia de los embriones y su propio mantenimiento y supervivencia.

3.3.2. Registro de la temperatura ambiental

Durante cada temporada reproductiva se registró la temperatura ambiental utilizando tres termistores (uno por cada parcela de estudio) (Onset Hobo Pro V2, N° U23-001; Onset Computer, Pocasset, MA, E.E.U.U.). Los dispositivos se programaron para medir la temperatura cada 60 s y se colocaron a la sombra y ocultos en la vegetación. Se visitaron cada 15 días para realizar la descarga de los datos utilizando un *HOBO Shuttle* (HOBO® Waterproof Shuttle).

3.4. PROCESAMIENTO Y ANÁLISIS DE DATOS

Los videos del comportamiento de incubación se transcribieron utilizando el programa informático VLC media player (VideoLAN, 2019. Figura 4b). Para cada video se confeccionó una planilla donde se indicó la fecha de grabación, la identidad del nido y la identidad de los adultos. A cada nido filmado se le asignó un día de incubación, teniendo en cuenta el número de días transcurridos desde la puesta del último huevo (Llambías *et al.*, 2018).



Figura 4. a. Micro- cámaras (Mini 550) instalada en la entrada de nido (Paula Garrido, 2018). **b.** Hembra de Ratona Aperdizada (*Cistothorus platensis*) incubando.(Silvina Sorroche, 2018).

Para evaluar el efecto del avance de la temporada reproductiva sobre el comportamiento de incubación, se estandarizó la fecha de inicio de cada temporada y se calculó el día de referencia en el que cada nido había sido filmado. Se consideró como inicio de cada temporada la fecha en la que se encontró el primer huevo de dicha temporada reproductiva (día 1). A partir de esta fecha, se asignaron números consecutivos a cada día de cada temporada reproductiva. Así, cada fecha de filmación se asoció con un número que representaba el día de incubación estandarizado.

Por último, teniendo en cuenta la ubicación del nido, fecha y el horario de la filmación, se asoció cada video con el registro de temperaturas del termistor más cercano al nido (distancia promedio a nidos: 0,390 Km \pm 0,908 Km). Así, se calculó por video la temperatura ambiental máxima y mínima durante el tiempo que transcurrió la filmación. La exploración previa de los datos permitió establecer la falta de relación entre atención al nido y temperatura ambiental promedio como era esperable ya que dicha temperatura no considera los extremos a los cuales se encuentran sometidos los embriones (Diez-Mendez *et al.*, 2021)

Durante el análisis de las filmaciones se registró el horario de entradas y salidas de la hembra al nido como así también el horario de inicio y fin de cada filmación. Se calculó la *atención al nido* (tiempo total de incubación / tiempo total de filmación), el *largo*

promedio de sesiones de incubación (tiempo de permanencia de la hembra en el nido entre una entrada y una salida), el *largo promedio de recesos de incubación* (tiempo de permanencia de la hembra fuera del nido entre una salida y una entrada) y el número de recesos por hora. En todos los casos, para cada variable solo se consideraron las sesiones mayores a 30 s.

3.5. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Para evaluar la relación entre el comportamiento de incubación y la temperatura ambiental, se realizaron modelos lineales mixtos (MLM). Los modelos mixtos se emplearon para corregir la falta de independencia de los datos (Crawley, 2007), en aquellos casos donde se filmó a la misma hembra en diferentes intentos reproductivos. Para el desarrollo de estos modelos se utilizó el software estadístico R (R Core Team, 2017) y los paquetes lme4 (Bates *et al.*, 2015), lsmeans (Lenth, 2016), visreg (Breheny y Burchett, 2017) y ggplot2 (Wickham, 2009).

A fin de evaluar el efecto de la temperatura ambiental, tamaño de puesta, día incubación y fecha de incubación sobre el comportamiento de incubación, se plantearon cuatro modelos mixtos utilizando como variables respuestas cada una de las variables del comportamiento de incubación: atención al nido, el logaritmo del largo promedio de las sesiones de incubación, el logaritmo del largo promedio de los recesos de incubación y el número de recesos por hora. Se aplicó el logaritmo a las variables de duración para asegurar la simetría de los datos y el ajuste de los modelos (*e.g.*, Scholer *et al.*, 2020). Como variables explicativas (efectos fijos) se utilizaron la temperatura ambiental mínima y máxima, día de incubación, el tamaño de puesta (1-6 huevos) y la fecha estandarizada de incubación. En todos los modelos se utilizó la identidad de la hembra y el año de la temporada reproductiva como efectos aleatorios.

En todos los casos se utilizó un procedimiento de selección de variables explicativas (efectos fijos) para obtener el modelo mínimo adecuado (Crawley, 2007). Se removieron las variables explicativas no significativas ($p > 0,05$) una a una de acuerdo a un orden decreciente de valor p . Los valores que se reportan son los otorgados por las salidas estadísticas del modelo seleccionado. En aquellos casos donde las variables tenían más de dos niveles, se realizaron comparaciones múltiples *a posteriori* utilizando el paquete *lsmeans* (Lenth, 2016). Para cada análisis se utilizaron gráficos de la distribución de los residuos para verificar los supuestos de normalidad y ajuste de los modelos.

4. RESULTADOS

La temperatura ambiental varió entre $-3,36$ y $36,19$ °C durante las filmaciones de incubación, mostrando una gran amplitud térmica. El amplio rango de temperaturas registradas es típico de regiones áridas, caracterizadas por bajas temperaturas durante el amanecer y altas temperaturas a media mañana. Las temporadas reproductivas comenzaron entre el 22 de octubre y el 5 de noviembre según el año.

Se monitorearon 281 nidos durante cinco temporadas reproductivas. Se analizó el comportamiento de incubación en 273 nidos, pertenecientes a 138 hembras. Se excluyeron de los análisis ocho nidos: tres nidos sin registro de la temperatura ambiental, dos nidos donde los pichones eclosionaron el día de la filmación, un nido fuera de foco y por último un nido donde la hembra se comportó de forma anómala (posiblemente por la presencia de un caballo o vaca en las proximidades del nido).

4.1. COMPORTAMIENTO DE INCUBACIÓN

La ratona aperdizada incuba los huevos de forma intermitente. Las hembras realizaron una atención al nido promedio de $64,00 \pm 8,70$ % (rango: 24-83), intercalando sesiones continuas de incubación (media = $17,39 \pm 5,81$ minutos, rango: 2,99 – 44,35, $n = 2917$) con recesos fuera del nido (media = $9,37 \pm 4,12$ minutos, rango: 3,49 - 49,80, $n = 382$). En número de recesos por hora varió entre 1– 5 (media = $2,43 \pm 0,66$). Los machos alimentaron a la hembra dentro del nido con muy baja frecuencia (en 273 nidos analizados solo en 12 nidos se observó al macho alimentar a la hembra), por lo cual es probable que las hembras utilizaran los recesos de incubación para alimentarse y reponer energía.

4.2. TEMPERATURA AMBIENTAL

Las hembras de ratona aperdizada modificaron su comportamiento de incubación en función de las máximas temperaturas ambientales (Tabla 1). Cuando las máximas fueron bajas, las hembras incrementaron la atención al nido ($p < 0,01$; Tabla 1; Figura 5.a). El incremento del tiempo total de incubación fue consecuencia de un incremento en el largo de las sesiones de incubación ($p = 0,05$; Tabla 1; Figura 5.b), junto con una reducción en el largo de los recesos ($p < 0,01$; Tabla 1; Figura 5.c). Sin embargo, el número de recesos por hora no fue afectado por la temperatura máxima ($p = 0,70$; Tabla 1).

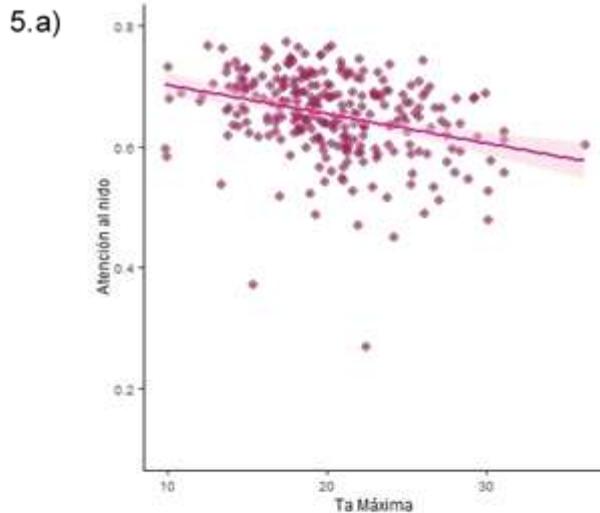
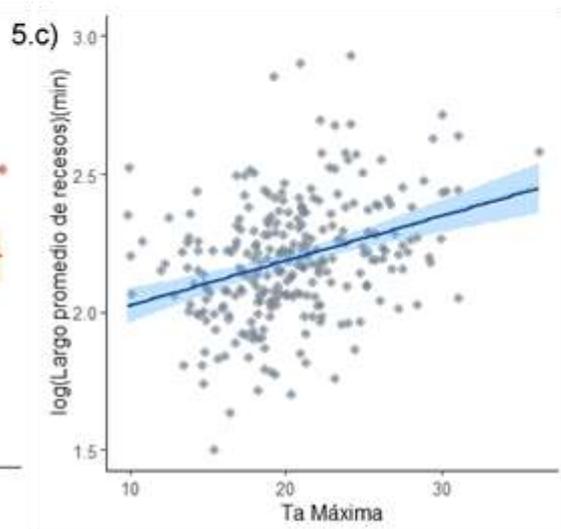
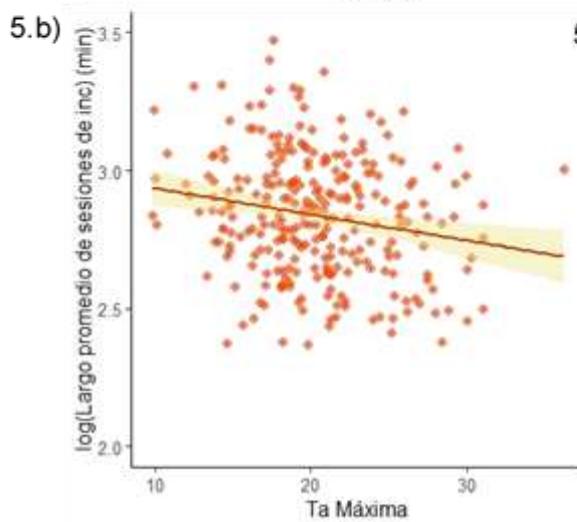


Figura 5. a) Relación entre comportamiento de atención al nido (tiempo total de incubación / tiempo total de filmación) de *Cistothorus platensis*, ratona aperdizada, y temperatura ambiental máxima. **b)** Relación entre el logaritmo del largo promedio de las sesiones de incubación (min, tiempo de permanencia de la hembra en el nido entre una entrada y una salida) y temperatura ambiente máxima. **c)** Relación entre el logaritmo del largo promedio de recesos (min, tiempo de permanencia de la hembra fuera del nido entre una salida y una entrada) y temperatura ambiental máxima. Las líneas sombreadas de cada figura representan las curvas de regresión predichas por los Modelos Lineales Mixtos (MLM), $n = 273$.



4.3. TAMAÑO DE PUESTA

Las hembras difirieron en el esfuerzo de incubación en función de la cantidad de huevos en el nido. La atención al nido aumentó con el tamaño de puesta ($p < 0,01$; Figura 6.a). El aumento en la atención al nido dado por un incremento en el largo de las sesiones de incubación ($p < 0,01$; Figura 6.b) junto con una reducción en el número de recesos por hora ($p < 0,05$; Figura 6.c).

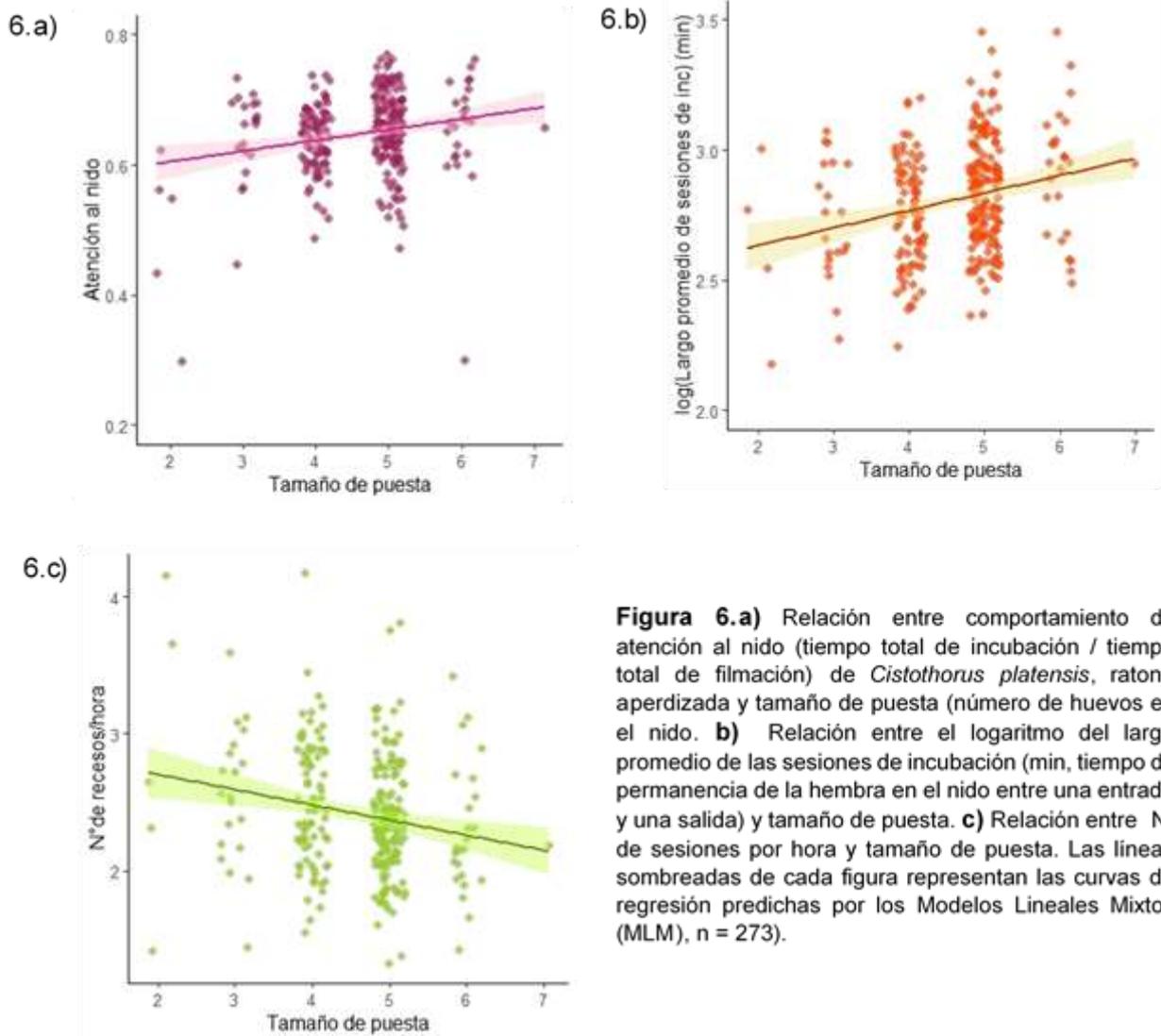
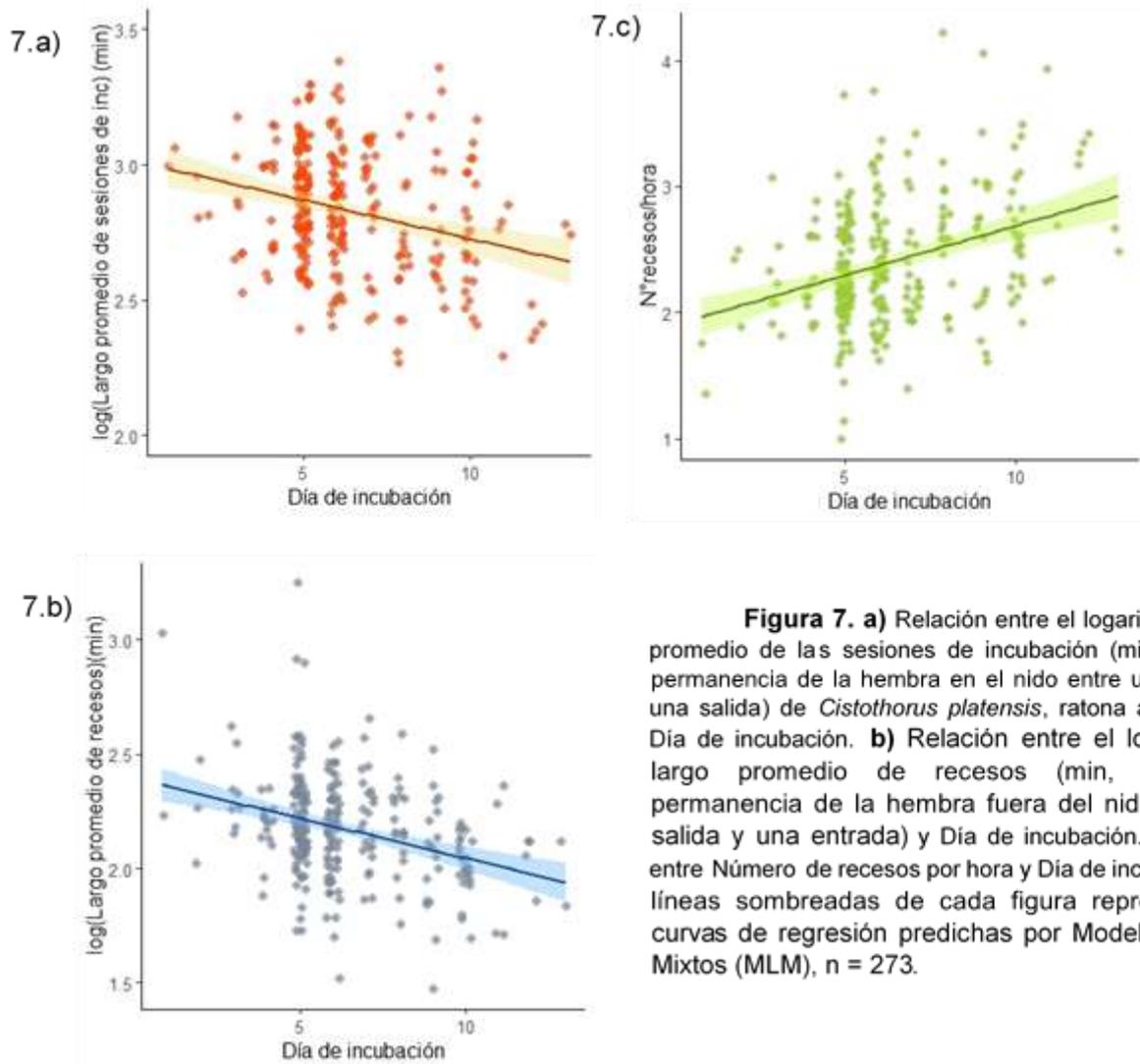


Figura 6.a) Relación entre comportamiento de atención al nido (tiempo total de incubación / tiempo total de filmación) de *Cistothorus platensis*, ratona aperdizada y tamaño de puesta (número de huevos en el nido. **b)** Relación entre el logaritmo del largo promedio de las sesiones de incubación (min, tiempo de permanencia de la hembra en el nido entre una entrada y una salida) y tamaño de puesta. **c)** Relación entre N° de sesiones por hora y tamaño de puesta. Las líneas sombreadas de cada figura representan las curvas de regresión predichas por los Modelos Lineales Mixtos (MLM), $n = 273$).

4.4. DÍA DE INCUBACIÓN

Con el avance de la incubación y consecuente desarrollo embrionario, las hembras modificaron el comportamiento de incubación. Si bien la atención al nido no varió con el día de incubación ($p = 0,73$; Tabla 1), las hembras redujeron tanto el largo de las sesiones de incubación ($p < 0,01$; Tabla 1; Fig 7a) como el largo de los recesos ($p < 0,01$; Tabla; Fig 7b). No se observaron cambios en la atención al nido a pesar de que las hembras disminuyeron el largo promedio de las sesiones de incubación y el largo promedio de los recesos puede deberse a que incrementaron el número de recesos por hora ($p < 0,01$; Tabla 1; Fig. 7C)



4.5. DÍA ESTANDARIZADO

Con el avance de la temporada reproductiva las hembras modificaron el esfuerzo de incubación. Se observó un aumento en la atención al nido con la fecha estandarizada de incubación ($p < 0,01$; Tabla 1; Figura 8.a) junto con un incremento en el largo de las sesiones de incubación ($p < 0,01$; Tabla 1; Figura 8.b). En este caso, las hembras no modificaron el largo de los recesos ($p = 0,52$; Tabla 1), pero debieron reducir su número de recesos por hora para aumentar la atención al nido ($p < 0,01$; Tabla 1; Figura 8.c).

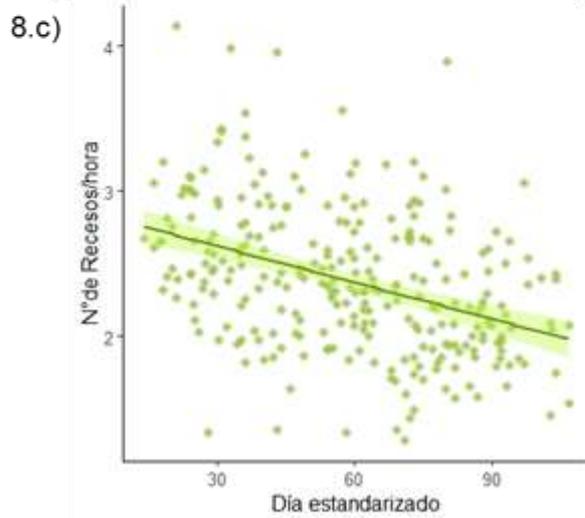
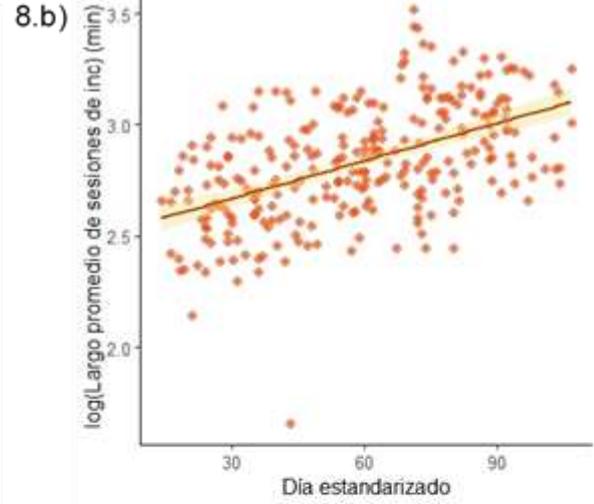
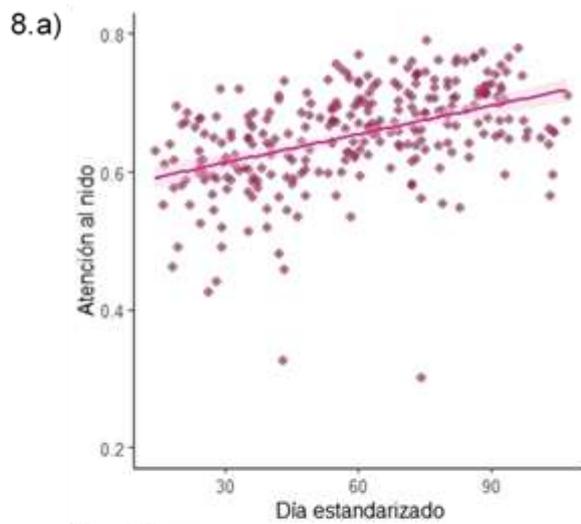


Figura 8. a) Relación entre comportamiento de atención al nido (tiempo total de incubación / tiempo total de filmación) de *Cistothorus platensis*, ratona aperdizada y Día estandarizado. b) Relación entre el logaritmo del largo promedio de las sesiones de incubación (min, tiempo de permanencia de la hembra en el nido entre una entrada y una salida) y Día estandarizado. c) Número de recesos por hora y Día estandarizado. Las líneas sombreadas de cada figura representan las curvas de regresión predichas por los Modelos lineales Mixtos (MLM), $n = 273$.

Tabla 1. Resumen de los resultados de los cuatro MLM independientes realizados para evaluar la relación entre comportamiento de incubación y temperatura en la ratona aperdizada (*Cistothorus platensis*). La primera columna representa las distintas variables respuestas: atención al nido (tiempo total de incubación / tiempo total de filmación), log del largo promedio de las sesiones de incubación (min, tiempo de permanencia de la hembra en el nido entre una entrada y una salida), log del largo promedio de los recesos de incubación (min, tiempo de permanencia de la hembra fuera del nido entre una salida y una entrada) y el número de recesos por hora (h^{-1}) de la ratona aperdizada. La segunda columna muestra los efectos fijos propuestos: día de incubación, tamaño de puesta, temperatura ambiental máxima (Ta máxima), temperatura ambiental mínima (Ta mínima) y fecha estandarizada de la temporada reproductiva. El año y la identidad de la hembra se ajustaron como factores aleatorios en todos los modelos. Se muestran en negrita las variables que resultaron significativas (n = 273 videos).

Variable respuesta	Efectos Fijos	Estimado	EE	t-valor	P valor (p < 0,05)
Atención al nido	Intercepto	0,593	0,036	16,261	---
	Temperatura máxima	-0,005	0,001	-4,447	< 0,01
	Temperatura mínima	-0,002	0,001	-1,911	0,054
	Tamaño de puesta	0,016	0,006	2,753	< 0,01
	Día de incubación	0,001	0,002	0,310	0,73
	Fecha estandarizada de incubación	0,002	0,000	7,342	< 0,01
Log (Largo promedio de sesiones de incubación)	Intercepto	2,439	0,136	17,854	---
	Temperatura máxima	-0,008	0,004	2,104	< 0,05
	Temperatura mínima	-0,001	0,004	-0,443	0,654
	Tamaño de puesta	0,085	0,022	3,859	< 0,01
	Día de incubación	-0,031	0,008	3,859	< 0,01
	Fecha estandarizada de incubación	0,005	0,000	7,632	< 0,01
Log (Largo promedio de recesos de incubación)	Temperatura máxima	0,016	0,004	4,085	< 0,01
	Temperatura mínima	0,008	0,004	1,909	0,069
	Tamaño de puesta	0,001	0,022	0,071	0,943
	Día de incubación	-0,034	0,008	-4,203	< 0,01
	Fecha estandarizada de incubación	-0,0004	0,000	-0,644	0,520
N° de recesos por hora	Temperatura máxima	0,003	0,008	0,384	0,700
	Temperatura mínima	-0,002	0,008	-0,277	0,777
	Tamaño de puesta	-0,117	0,045	-2,573	< 0,05
	Día de incubación	0,079	0,016	4,781	< 0,01
	Fecha estandarizada de incubación	-0,008	0,001	-5,300	< 0,01

5. DISCUSIÓN

El comportamiento de incubación de la ratona aperdizada fue plástico, siendo afectado tanto por factores extrínsecos como intrínsecos. Ante bajas temperaturas ambientales, las hembras respondieron incrementando el esfuerzo de incubación. A pesar de que se esperaba que las puestas de mayor tamaño retuvieran el calor por periodos más largos, las hembras destinaron más tiempo a la incubación en nidos con mayor cantidad de huevos. Contrariamente a lo esperado, conforme avanzó el desarrollo embrionario de los huevos, las hembras no modificaron la atención al nido. Sin embargo, con el avance de la incubación realizaron más sesiones y recesos de menor duración. Finalmente, con el avance de la temporada reproductiva, las hembras incrementaron el esfuerzo de incubación, aumentando la atención al nido, el largo de las sesiones de incubación y reduciendo el número de recesos.

5.1. TEMPERATURA AMBIENTAL

En las aves con incubación intermitente como la ratona aperdizada, la temperatura ambiental afecta la temperatura de los huevos durante los recesos. Para que no se detenga el desarrollo embrionario, los adultos deben evitar que la temperatura de los huevos descienda del cero fisiológico (24-26 °C; Drent, 1975; Vleck, 1981a; Hafton y Reinersten, 1985). En el presente estudio, la temperatura ambiental máxima solo superó el cero fisiológico en el 9 % de las filmaciones. De acuerdo con esto, ante bajas temperaturas ambientales máximas, las hembras de ratona aperdizada aumentaron la atención al nido, incrementando el largo de las sesiones de incubación y reduciendo el largo de los recesos. Esto sugiere que ante temperaturas subóptimas para el desarrollo embrionario, las hembras respondieron incrementando el esfuerzo de incubación, a expensas de la reducción del tiempo destinado para satisfacer sus propias demandas energéticas.

Sin embargo, el comportamiento de incubación de la ratona aperdizada no se vio afectado por la temperatura mínima (Tabla 1). Esto podría deberse a que la temperatura ambiental mínima no representa adecuadamente la temperatura ambiental durante la filmación con respecto al cero fisiológico (recién por debajo de los 26 °C donde se espera una relación lineal con atención al nido; Conway y Martin, 2000). Por ejemplo, durante una filmación se puede registrar una mínima de 10°C al amanecer, pero la temperatura puede subir por encima de los 26 °C durante la mañana. En contraste, las temperaturas máximas registradas representan un límite. Si a lo largo de la filmación se registró una temperatura máxima de 26 °C, entonces toda la filmación fue realizada por

debajo de esa temperatura. Por este motivo es probable que se observe una relación entre temperatura máxima y el comportamiento de incubación de ratona aperdizada y no se encuentre relación cuando se utiliza la temperatura mínima.

En aves, debido al compromiso existente entre la inversión parental y éxito reproductivo, el esfuerzo de incubación debería mostrar una alta variabilidad (Visser y Lessells, 2001). La teoría de historias de vida predice que los individuos de especies con alta mortalidad de adultos deberían invertir más tiempo y esfuerzo en cuidado parental que individuos de especies con baja mortalidad (Charnov y Schaffer, 1973; Williams, 1996; Ghalambor y Martin, 2001; Martin, 2015). De acuerdo con esto, el re-avistamiento anual de individuos anillados de ratona aperdizada en el sitio de estudio sugiere una baja supervivencia de adultos (45 %; datos inéditos), mientras que la evaluación del comportamiento de incubación sugiere un alto esfuerzo de incubación a bajas temperaturas. Sin embargo, para poder realizar conclusiones generales sobre el balance entre esfuerzo de incubación y el mantenimiento de los gastos energéticos de los adultos de ratona aperdizada será necesario evaluar el costo del esfuerzo de incubación a futuro.

Similarmente a lo reportado en esta tesis, algunos estudios observacionales han reportado una correlación negativa entre atención al nido y temperatura ambiental (e.g., Matysioková y Remeš, 2010; Bueno-Enciso *et al.*, 2017). Esta relación puede deberse a que, a mayores temperaturas ambientales, el costo de calentar los huevos luego de un receso disminuye, y las hembras podrían invertir más tiempo fuera del nido en otras actividades (Chalfoun y Martin, 2007). Sin embargo, en algunas especies se ha reportado un incremento en la atención al nido con la temperatura ambiental (e.g., Diez-Méndez *et al.*, 2021). En estos casos, se ha propuesto que dicha relación se debe a que, al aumentar la temperatura, disminuyen los costos de la incubación y las aves pueden incrementar el tiempo incubando los huevos (Hepp *et al.*, 2006; Nord y Nilsson, 2012; Coe *et al.*, 2015). Entonces, la variación en el esfuerzo de incubación y temperatura ambiental entre poblaciones y especies de aves estaría causado por las diferencias en los costos de la incubación y las estrategias de historia de vida.

La provisión de alimento por parte del macho a la hembra que incuba podría reducir los costos de incubación a bajas temperaturas ambientales (Boulton *et al.*, 2010). En el caso de la ratona aperdizada, si bien la provisión de alimento durante la incubación es rara, a futuro debería evaluarse el rol de dicho comportamiento en el esfuerzo de incubación.

5.2. TAMAÑO DE PUESTA

Trabajos previos han demostrado que los huevos de las aves se enfrían a una tasa menor en nidos con mayor cantidad de huevos (Reid *et al.*, 2000; Boulton y Cassey 2012; Cooper y Voss, 2013). Sin embargo, el costo de incubación aumenta con el número de huevos incubados (De Heij *et al.* 2006; Nord y Nillson 2012) debido a que puestas de mayor tamaño requieren una mayor cantidad de energía para calentar los huevos luego de una receso (Boulton y Cassey, 2012). De acuerdo con esto, varios trabajos han reportado que el tamaño de puesta afecta el comportamiento de incubación de las aves (*e.g.*, Reid *et al.*, 2002; Deeming, 2002; Boulton y Cassey, 2012).

En nidos de ratona aperdizada con mayor tamaño de puesta se observó una mayor atención al nido y sesiones de incubación de mayor duración, acompañado de un menor número de recesos. El aumento en el esfuerzo de incubación en nidos con mayor cantidad de huevos sugiere que las hembras de ratona aperdizada no ajustaron su esfuerzo de incubación a la mayor capacidad de retención de calor de la puesta. Tampoco parece que las hembras respondieron a un mayor gasto energético en la incubación de puestas de mayor tamaño, ya que deberían haber aumentado el largo de los recesos para obtener mayor cantidad de alimento en nidos con más huevos. Sin embargo, la disminución en el número de recesos de incubación podría reducir los costos de la incubación ya que esta estrategia minimizaría el número de veces que la hembra tiene que recalentar los huevos (Drent, 1975; Vleck, 1981a).

Trabajos publicados en otras aves también han reportado un incremento en el esfuerzo de incubación con el incremento del tamaño de puesta o con la masa total de la puesta. En el carbonero común las hembras realizan una mayor atención cuando el tamaño de puesta es mayor (Matysioková y Remeš, 2010) a pesar de que las nidadas con un menor número de huevos se enfrían más rápido que nidadas de mayor tamaño de puesta (Boulton y Cassey, 2012). Similarmente, un estudio que evaluó la atención al nido en función la masa total de puesta en 354 especies, reportó una correlación positiva entre la masa de la puesta y la atención al nido (Deeming, 2002).

La relación positiva entre el esfuerzo de incubación y el tamaño de puesta podría deberse tanto a factores endógenos como exógenos. Por ejemplo, es posible que las hembras en mejor condición física o en territorios con mayor disponibilidad de alimento depositen una mayor cantidad de huevos por puesta y puedan realizar un esfuerzo de incubación mayor. Alternativamente, si las hembras que depositan puestas de mayor tamaño realizan una mayor inversión materna, se esperaría también un incremento en el esfuerzo de incubación con el tamaño de puesta.

5.3. DÍA DE INCUBACIÓN

Con el avance en el desarrollo embrionario, aumenta la tasa de enfriamiento de los huevos (Cooper y Voss, 2013). Por este motivo, se asume que, durante los recesos, los huevos en incubación avanzada se enfrían más rápidamente que los huevos en incubación temprana. En línea con esto, se observó que las hembras de ratona aperdizada redujeron el largo de los recesos a medida que avanzó la incubación. Sin embargo, no se observó un incremento en la atención al nido. Esto fue debido a que las hembras redujeron también el largo de las sesiones de incubación a la vez que aumentaron el número de recesos. Estos resultados sugieren que las hembras ajustaron el comportamiento de incubación estratégicamente con el avance de la incubación, compensando la menor cantidad de tiempo fuera del nido al realizar un número mayor de recesos. Resultados similares fueron reportados en otras aves (*e.g.*, Camfield y Martin 2009; Cooper y Voss, 2013). Sin embargo, también se han reportado diferentes estrategias para satisfacer los cambios en los requerimientos de los embriones con el avance de la incubación. Por ejemplo, a medida que progresa la incubación algunas especies aumentan la atención al nido (Bueno-Enciso *et al.*, 2017; Simmonds *et al.*, 2017; Bambini *et al.*, 2019; Díez-Méndez, 2021) mientras que otras solo reducen el largo de los recesos (Cox y Martin, 2009; Walters *et al.*, 2016, Schöll *et al.*, 2019).

El patrón de incubación observado en las hembras de ratona aperdizada junto con los resultados reportados en otras especies demuestra que el esfuerzo de incubación es un comportamiento dinámico que cambia con el avance de la incubación. Por este motivo al comparar el esfuerzo de incubación entre especies y poblaciones es fundamental tener en cuenta el periodo de incubación (*e.g.*, temprano vs. tardío) en el cual el nido fue estudiado para evitar así sesgos en los resultados.

5.4. AVANCE DE TEMPORADA REPRODUCTIVA

Con el avance de la temporada reproductiva se produce un aumento en el largo del día, la temperatura ambiental y probablemente la disponibilidad de insectos (Nilsson y Smith, 1988; Simmonds *et al.*, 2017). Como consecuencia, muchas aves aumentan el esfuerzo de incubación debido a que cuentan con mayor disponibilidad de recursos energéticos (Rostogi *et al.*, 2006; Ardía *et al.*, 2009 Bueno-Enciso *et al.*, 2017; Londoño *et al.*, 2018). Sin embargo, también se ha propuesto una disminución en la disponibilidad de alimento a lo largo de toda la temporada reproductiva en ciertos ambientes (Drent, 2006). En este caso, se predice una reducción en el valor reproductivo de la nidada (pichones con menor calidad y menor probabilidad de sobrevivir) a lo largo de la temporada, el cual se manifestaría como una reducción en el esfuerzo de incubación (Revisado por Reed y

Clark, 2011). Por otro lado, durante la primavera-verano también podría producirse un aumento en el número de depredadores visuales, los cuales utilizarían los viajes de los adultos para localizar los nidos. De acuerdo con esta hipótesis, ante el incremento en la percepción del riesgo de depredación, los adultos reducirían el número de viajes al nido incrementando el largo de los recesos para no delatar la presencia del nido a los depredadores (Ghalambor y Martin, 2002; Conway y Martin, 2000b; Basso y Richner, 2015).

Con el avance de la temporada reproductiva, las hembras de ratona aperdizada aumentaron la atención al nido mediante el aumento del largo de las sesiones de incubación. El hecho de que el largo de los recesos no cambió significativamente a lo largo de la temporada reproductiva podría deberse a que no existieron cambios en la disponibilidad de alimento. Sin embargo, la reducción en el número de recesos podría estar relacionada con un aumento en la calidad nutricional del alimento a lo largo de la temporada reproductiva o con un menor costo metabólico. Alternativamente, una reducción en el número de viajes al nido también podría ser consecuencia de un incremento en la percepción del riesgo de depredación (Ghalambor y Martin, 2002; Basso y Richner, 2015). Finalmente, un incremento en la atención al nido hacia el final de la temporada reproductiva podría indicar un incremento estacional en la inversión materna. Es posible que hacia el final de la temporada las hembras incrementen el esfuerzo de incubación para acelerar el desarrollo embrionario y así reducir el largo del periodo de incubación. De esta forma, los pichones abandonarían el nido más rápidamente y tendrían tiempo suficiente para desarrollarse y adquirir habilidades de supervivencia antes del inicio de la temporada invernal (Carey, 1996).

Para lograr una mejor comprensión sobre las variables que afectan el comportamiento de incubación a lo largo de la temporada reproductiva es necesario estudiar a futuro cómo varía la abundancia de alimento, la probabilidad de depredación de los nidos, la inversión materna durante el periodo reproductivo y el posible efecto del intento reproductivo. Con respecto a este último punto, es importante destacar que en este trabajo se analizó el efecto del avance de la temporada reproductiva sobre el esfuerzo de incubación mediante el día estandarizado de la temporada reproductiva. Es posible que el día estandarizado de la temporada reproductiva se encuentre correlacionado con el intento reproductivo debido a que al aumentar el número de días de la temporada reproductiva también aumenta el número de intentos reproductivos de las parejas. La correlación permitiría predecir el mismo comportamiento de ambas variables sobre el esfuerzo de incubación. Sin embargo, será necesario evaluar y

ahondar a futuro en esta relación esperada para conocer con precisión el efecto del número de intento reproductivo sobre el esfuerzo de incubación.

6. CONCLUSIONES

La presente tesis es la primera descripción detallada del comportamiento de incubación de la ratona aperdizada, ampliando el conocimiento de su biología reproductiva (Llambías *et al.*, 2018, 2020; Arrieta, 2020; Mendoza, 2020; Arrieta *et al.*, 2021; Jefferies *et al.*, 2021). Los resultados obtenidos proveen una fuerte base de conocimiento sobre el cuidado parental de la ratona aperdizada, lo cual permitirá evaluar a futuro preguntas más complejas sobre el comportamiento de incubación.

El comportamiento de incubación de las hembras de ratona aperdizada fue plástico y afectado por la temperatura ambiental, tamaño de puesta, avance de la incubación y de la temporada reproductiva. Una mayor atención al nido fue lograda mediante un aumento en el largo de las sesiones de incubación acompañadas por una reducción en los recesos o por un aumento en el largo de las sesiones y una disminución en el número de recesos. Además, las hembras pudieron mantener constante la atención al nido realizando una mayor cantidad de sesiones y recesos de menor duración. Estos resultados demuestran que las hembras responden de forma adaptativa a diversos factores, modificando el esfuerzo de incubación de diferentes maneras. Dicha diversidad de respuesta podría depender de la disponibilidad de alimento y de la probabilidad de depredación de los nidos, así como de estrategias parentales.

El cuidado parental durante el periodo de incubación es fundamental para garantizar la supervivencia y calidad de las crías. El estudio de la plasticidad comportamental puede ayudar a desarrollar predicciones más exactas sobre las respuestas poblacionales al cambio climático. De incrementarse la tendencia observada en la temperatura, esta alteración podría tener un alto impacto en el manejo y regulación de los caudales del río Mendoza. La ratona aperdizada frente los aumentos de temperatura ambiente en el momento de la incubación, podría acomodarse a los requerimientos del embrión variando el comportamiento, pero no así a la pérdida de pastizales en los márgenes del río ya que es un factor que podría colocar a la ratona aperdizada en estado vulnerable en este sitio.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Álvarez, E., y Barba, E. (2014). Behavioural responses of great tits to experimental manipulation of nest temperature during incubation. *Ornis Fennica*, 91: 220-230.
- Ardia, D. R., Pérez, J. H., Chad, E. K., Voss, M. A., y Clotfelter, E. D. (2009). Temperature and life history: Experimental heating leads female tree swallows to modulate egg temperature and incubation behaviour. *Journal of Animal Ecology*, 78: 4-13.
- Ardia, D. R., Pérez, J. H., y Clotfelter, E. D. (2010). Experimental cooling during incubation leads to reduced innate immunity and body condition in nestling tree swallows. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277: 1881-1888.
- Arrieta, R. S. (2020). Evaluación de los determinantes comportamentales y demográficos del sistema de apareamiento genético en una población de Ratona Aperdizada (*Cistothorus platensis*) del Sur templado. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires.
- Arrieta, R. S., Campagna, L., Mahler, B., Lovette, I., Llambías, P. E. (2021). Double-digest RAD sequencing reveals low rates of conspecific brood parasitism and no cases of quasi-parasitism in a Neotropical passerine. *The Wilson Journal of Ornithology* 132: 733-739.
- Bambini, G., Schlicht, E., y Kempenaers, B. (2019). Patterns of female nest attendance and male feeding throughout the incubation period in Blue Tits *Cyanistes caeruleus*. *Ibis*, 161: 50-65.
- Basso, A. y Richner, H. (2015). Predator-Specific effects on incubation behaviour and offspring growth in Great Tits. *Plos One*, 10: 1-17.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., y Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67: 1-48.
- Boulton, R. L., Richard, Y., y Armstrong, D. P. (2010). The effect of male incubation feeding, food and temperature on the incubation behaviour of New Zealand robins. *Ethology*, 116: 490-497.
- Boulton, R. L., y Cassey, P. (2012). How avian incubation behaviour influences egg surface temperatures: Relationships with egg position, development and clutch size. *Journal of Avian Biology*, 43: 289-296.
- Breheny, P. y Burchett W. (2017). Visualization of Regression Models Using visreg. *The R Journal*, 9: 56-71.
- Brewer, D. (2001). Wrens, dippers and thrashers. Yale University Press.
- Bueno-Enciso, J., Barrientos, R. y Sanz, J. J. (2017). Incubation behaviour of blue *Cyanistes caeruleus* and great tits *Parus major* in a Mediterranean habitat. *Acta Ornithologica*, 52: 21-34.
- Camfield, A. y Martin, K. (2009). The influence of ambient temperature on incubation behaviour in an alpine temperature. *Behaviour*, 146: 1615-1633.

- Capp, E., Liebl, A. L., Cones, A. G., y Russell, A. F. (2017). Advancing breeding phenology does not affect incubation schedules in chestnut-crowned babblers: Opposing effects of temperature and wind. *Ecology and Evolution*, 8: 696-705.
- Carey, C. (1996). *Avian Energetics and Nutritional Ecology*. Chapman and Hall.
- Chalfoun, A. D., y Martin, T. E. (2007). Assessments of habitat preferences and quality depend on spatial scale and metrics of fitness. *Journal of Applied Ecology*, 44: 983-992.
- Charnov, E. L., y Schaffer, W. M. (1973). Life-History consequences of natural selection: Cole's result revisited. *The American Naturalist*, 107: 791-793.
- Coe, B. H., Beck, M. L., Chin, S. Y., Jachowski, C. M. B., y Hopkins, W. A. (2015). Local variation in weather conditions influences incubation behavior and temperature in a passerine bird. *Journal of Avian Biology*, 46: 385-394.
- Conway, C. J., y Martin, T. E. (2000a). Effects of ambient temperature on avian incubation behavior. *International Society for Behavioral Ecology*, 11: 178-188.
- Conway, C. J., y Martin, T. E. (2000b). Evolution of Passerine incubation behaviour: Influence of food, temperature, and nest predation. *The Society for the Study of Evolution*, 54: 670-685.
- Cooper, C. B., y Voss, M. A. (2013). Avian incubation patterns reflect temporal changes in developing clutches. *Plos One*, 8: 1-6.
- Cox, W. A., y Martin, T. E. (2009). Breeding Biology of the Three-Striped Warbler in Venezuela: A contrast between Tropical and Temperate Parulids. *The Wilson Journal of Ornithology*, 121: 667-678.
- Crawley, M. J. (2007). *The R Book*. Segunda edición. John Wiley and Sons Inc.
- Dawson, A., y Goldsmith, A. R. (1983). Plasma prolactin and gonadotrophins during gonadal development and the onset of photorefractoriness in male and female starlings (*Sturnus vulgaris*) on artificial photoperiods. *Journal of Endocrinology*, 97: 253-260.
- De Heij, M. E., Van den Hout, P. J. y Tinbergen, J. M. (2006). Fitness cost of incubation in great tits (*Parus major*) is related to clutch size. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273: 2353-2361.
- Deeming, D. C. (2002). *Avian Incubation Behaviour, Environment, and Evolution*. Oxford University Press.
- Diez-Méndez, D., Cooper, C., Sanz, J. J., Verdejo, J. y Barba, E. (2021). Deconstructing incubation behaviour in response to ambient temperature over different timescales. *Journal of Avian Biology*, DOI: 10.1111/jav.02781
- Drent, R. H. (1975). Incubation. *Journal of Avian Biology*, 5: 333-420.
- Drent, R. H. (2006). The timing of birds' breeding seasons: The Perrins hypothesis revisited especially for migrants. *Ardea*, 94: 5-22.
- Du, W., y Shine, R. (2015). The behavioural and physiological strategies of bird and reptile embryos in response to unpredictable variation in nest temperature. *Biological Reviews*, 90: 19-30.

- Durant, S. E., Hopkins, W. A., Hepp, G. R., y Walters, J. R. (2013). Ecological, evolutionary, and conservation implications of incubation temperature-dependent phenotypes in birds. *Biological Reviews*, 88: 499-509.
- Durant, S. E., Willson, J. D., y Carroll, R. B. (2019). Parental effects and climate change: Will avian incubation behavior shield embryos from increasing environmental temperatures? *Integrative and Comparative Biology*, 59: 1068-1080.
- Fujikawa, A. y Tubelis, D. P. (2020). Home range of *Cistothorus platensis* (Aves: Troglodytidae) in the Brazilian Cerrado. *Iheringia. Série Zoologia*, 110: 1-7.
- Ghalambor C. K. y Martin T. E. (2002) Comparative manipulation of predation risk in incubating birds reveals variability in the plasticity of responses. *Behavioral Ecology*, 13: 101-108.
- Gill, F.B. (1995). Ornithology. W. H. Freeman and Company.
- Haftorn, S., y Reinertsen, R. E. (1985). The effect of temperature and clutch size on the energetic cost of incubation in a free-living Blue Tit (*Parus caeruleus*). *The Auk*, 102: 470-478.
- Hepp, G. R., DuRant, S. E., y Hopkins, W. A. (2015). Influence of incubation temperature on offspring phenotype and fitness in birds. En: Nests, Eggs, and Incubation. New Ideas About Avian Reproduction (eds. D. C. Deeming y S. J. Reynolds), pp. 172-178. Primera edición. Oxford University Press.
- Hepp, G. R., Kennamer, A., Johnson M.H. (2006). Maternal effects in Wood Ducks: incubation temperature influences incubation period and neonate phenotype. *Functional Ecology*, 20 : 308 – 314.
- Jefferies, M. M., Garrido, P. S. y Llambías, P. E. 2021. Nest predator identity and nest predation rates of three songbirds in the central Andes of south temperate Argentina. *The Wilson Journal of Ornithology*, 133: 117-124.
- King, J. R. (1973). Energetics of avian reproduction. En: *Breeding Biology of Birds* (ed. D.S. Farner), pp. 78-107. National Academy of Science, Washington DC.
- Lack, D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Primera edición. Chapman and Hall. Methuen.
- Lenth, R. V. (2016). Least-Squares Means: The R Package lsmeans. *Journal of Statistical Software*, 69: 1-33.
- Lilljethrom, M. (2011). Biología reproductiva de la golondrina patagónica *Tachycineta meyeni* en Ushuaia, Tierra del Fuego. Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires.
- Llambías, P. E., Garrido, P. S., Jefferies, M. M., y Fernández, G. J. (2018). Social mating system, male parental care contribution and life history traits of a southern Sedge Wren (*Cistothorus platensis platensis*) population: a comparison with northern Sedge Wrens (*Cistothorus platensis stellaris*). *Journal of Ornithology*, 159: 221-231.
- Llambías, P. E., Jefferies, M. M., Cáceres Apaza, D. P., Garrido, P. S., Zarco, A., Arrieta, R. S., y Bender, B. J. (2020). Building multiple nests is associated with reduced breeding performance in a south temperate population of Grass Wrens *Cistothorus platensis platensis*. *Ibis*, 162: 75-89.

- Londoño, G. A., Levey, D. J. y Robinson, S. K. (2008). Effects of temperature and food on incubation behaviour of the northern mockingbird, *Mimus polyglottos*. *Animal Behaviour*, 76: 669-677.
- MacDonald, E. C., Camfiel, A. F., Jankowski, J. E., y Martin, K. (2013). Extended incubation recesses by alpine-breeding Horned Larks: A strategy for dealing with inclement weather? *Journal of Field Ornithology*, 84: 58-68.
- Martin, T. E. (2002). A new view of avian life-history evolution tested on an incubation paradox. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269: 309-316.
- Martin, T. E. (2015). Age-related mortality explains life history strategies of tropical and temperate songbirds. *Science*, 349: 966 – 970.
- Martinez Carretero, E. (2000). Vegetación de los andes centrales de la Argentina. El Valle Uspallata, Mendoza. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 34: 127-148.
- Matysioková, B., y Remeš, V. (2010). Incubation feeding and nest attentiveness in a socially monogamous songbird: Role of feather coloration, territory quality and ambient environment. *Ethology*, 116: 596-607.
- Mendoza, F. C. (2020). Evaluación del efecto de variables ambientales y comportamentales sobre el empollamiento en la Ratona Aperdizada *Cistothorus platensis* en Uspallata, Mendoza. Tesis de grado. Universidad Nacional de Cuyo.
- Nilsson, J. A., y Smith, H. G. (1988). Effects of dispersal date on winter flock establishment and social dominance in Marsh Tits *Parus palustris*. *The Journal of Animal Ecology*, 57: 917-928.
- Nord, A. y Nilsson, J. A. (2012). Context-dependent costs of incubation in the pied flycatcher. *Animal Behaviour*, 84: 427-436.
- Servicio Meteorológico Nacional. Observaciones meteorológicas (periodo 1981-2010). Buenos Aires, Argentina. <https://www.smn.gob.ar/observaciones>.
- R Core Team. (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rastogi, A. D., Zanette, L. y Clinchy M. (2006). Food availability affects diurnal nest predation and adult antipredator behaviour in song sparrows, *Melospiza melodia*. *Animal Behaviour*, 72: 933-940.
- Reed, W. L., y Clark, M. E. (2011). Beyond maternal effects in birds: Responses of the embryo to the environment. *Integrative and Comparative Biology*, 51: 73-80.
- Reid, J. M., Monaghan, P. y Ruxton, G. D. (2000). The consequences of clutch size for incubation conditions and hatching success in starlings. *Functional Ecology*, 14: 560- 565.
- Reid, J. M., Ruxton, G. D., Monaghan, P., y Hilton, G. M. (2002). Energetic consequences of clutch temperature and clutch size for a uniparental intermittent incubator: The starling. *The Auk*, 119: 54-61.

- Remsen, J. V., Jr., Areta, J. I., Bonaccorso, E., Claramunt, S., Jaramillo, A., Pacheco, J. F., Robbins, M. B., Stiles, F. G., Stotz, D. F. y Zimmer, K. J. (2020). A classification of the bird species of South America. *American Ornithological Society*. <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.htm>
- Scholer, M. N., M. Strimas-Mackey y J. E. Jankowski. (2020). A meta-analysis of global avian survival across species and latitude. *Ecology Letters*, 23: 1537-1549.
- Schöll, E. M., Aparisi, M. P., y Hille, S. M. (2019). Diurnal patterns of ambient temperature but not precipitation influence incubation behavior in Great Tits. *Journal of Ornithology*, 161: 529-538.
- Simmonds, E. G., Sheldon, B. C., Coulson, T., y Cole, E. F. (2017). Incubation behavior adjustments, driven by ambient temperature variation, improve synchrony between hatch dates and caterpillar peak in a wild bird population. *Ecology and Evolution*, 7: 9415-9425.
- Stutchbury, B. J. M. y Morton E. S. (2001). Behavioral ecology of tropical birds. Primera Edición. Academic Press.
- Thomson, D. L., Monaghan, P., y Furness, R. W. (1998). The demands of incubation and avian clutch size. *Biological Reviews*, 73: 293-304.
- VideoLan Organization 2019. VLC Media Player. Available at <https://www.videolan.org/vlc/>
- Visser, M. E., y Lessels, C. M. (2001). The costs of egg production and incubation in Great Tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London*, 268: 1271-1277.
- Vleck, C. M. (1981a). Hummingbird incubation: female attentiveness and egg temperature. *Oecologia*, 51: 199-205.
- Vleck, C. M. (1981b). Energetic Cost of Incubation in the Zebra Finch. *The Condor*, 83: 229-237.
- Walters, L. A., Webber, J. A., Jones, B. A., y Volker, C. L. (2016). Taking a break: The relationship between ambient temperature and nest attendance patterns of incubating Carolina Chickadees (*Parus carolinensis*). *The Wilson Journal of Ornithology*, 128: 719-726.
- Webb, D. R. (1987). Thermal tolerance of avian embryos: a review. *The Condor*, 89: 874-898.
- Wickham, H. (2009). Ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Segunda edición. Springer.
- Williams, J. B. (1996) Energetics of Avian Incubation. En: Avian Energetics and Nutritional Ecology (Ed, Carey C.) pp. 375-415. Chapman & Hall.
- Zarco, A. y Llambías, P. E. (2018). Chercán de las vegas *Cistothorus platensis*. Atlas de las aves nidificantes de Chile, 25: 516-517.
- Zerba, E., y Morton, M. L. (1983). The rhythm of incubation from egg laying to hatching in Mountain White. *Scandinavian Journal of Ornithology*, 14: 188-197.

