



Evaluación de las variables determinantes de la probabilidad de depredación de nidos de la Ratona Aperdizada (*Cistothorus platensis*)

Tesis presentada para optar al título de Doctora en Biología
de la Universidad Nacional de Cuyo

Lic. María Milagros Jefferies

Director: Dr. Paulo Emilio Llambías

Tutores: Dr. Román Ruggera y Dr. Diego Vázquez

Laboratorio de Ecología del Comportamiento - Biología de Aves

Instituto Argentino de Investigaciones en Zonas Áridas

Centro Científico Tecnológico Mendoza

Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas

Mendoza 2022

Índice

Capítulo 1	4
Evolución de los rasgos de historia de vida las aves: la depredación de nidos como presión de selección sobre las estrategias reproductivas	5
Referencias	8
Capítulo 2	13
Metodología general	13
Referencias	22
Capítulo 3	25
Variación espacio-temporal de los patrones de éxito, inversión y productividad reproductiva de la Ratona Aperdizada	25
Métodos	26
Resultados	33
Discusión	47
Referencias	56
Capítulo 4	63
Efecto de la estructura de la vegetación y del tamaño del nido sobre la probabilidad de depredación de nidos de la Ratona Aperdizada	63
Métodos	65
Análisis Estadísticos	68
Resultados	70
Discusión	76
Referencias	80
Material suplementario	86
Capítulo 5	88
La actividad parental como clave visual para encontrar nidos de Ratona Aperdizada	88
Métodos	91
Análisis estadísticos	91
Resultados	96
Discusión	101
Referencias	105

Capítulo 6	110
Evaluación experimental del efecto la estructura de la vegetación y la actividad parental sobre la probabilidad de depredación de nidos de Ratona Aperdizada	110
Métodos	111
Resultados	114
Discusión	116
Referencias	119
Capítulo 7	
Discusión general	121
Referencias	127

Agradecimientos

Esta tesis fue posible gracias a innumerables personas e instituciones que me acompañaron, asesoraron y se interesaron en mis investigaciones.

En primer lugar, quiero agradecerle a Paulo Llambías por impulsar y financiar la construcción de una base de datos de 9 años, que gracias también al trabajo conjunto con Daniel Cáceres y Ramiro Arrieta se consiguió estudiar a la ratona en nuevas parcelas de estudio, que implicaron muchas horas de planeamiento, logística y trabajo de campo. Por las incontables charlas y horas de debate sobre las mejores formas de abordar el análisis de los rasgos de historia de vida de las aves y de los humanos también. A su vez, por los valiosos consejos y acompañamiento durante todo el doctorado, en el campo y siempre.

A Román Ruggera y Diego Vázquez por sus valiosos aportes como tutores de esta tesis.

A Juan Pablo Isacch, Myriam Mermoz y Victor Cueto por su valiosa revisión de esta tesis.

A mis compañeros de laboratorio Paula Garrido, Ramiro Arrieta y Agustín Zarco por compartir el trabajo de campo, charlas, mates y el amor por las aves.

A cada estudiante, pasante y ayudante de campo que me acompañaron en Uspallata y en el Laboratorio: Jacob, Joana, Fabiana, Silvina, Rosario, Emilia, Luisina, Antonella, Adrián, Sebastián, Holly, Kay y Kat.

A CONICET por la beca doctoral recibida y al IADIZA por facilitarme un sitio de trabajo en el instituto.

A la Animal Behavior Society y a la Association of Field Ornithologist por los subsidios para desarrollar el trabajo de campo. Además la presente tesis fue realizada con la financiación de los siguientes subsidios: CONICET subsidios D1791, PIP 11220100100039, 11220130100198; FONCYT subsidios PICT 2010-1033, 2015-0569, 2017-0460

A Centro Latinoamericano de formación interdisciplinaria por la beca de estudios para contribuir a mi formación en estadística.

A mis amigos y familia por apoyarme y acompañarme siempre.

Capítulo 1

Evolución de los rasgos de historia de vida las aves: la depredación de nidos como presión de selección sobre las estrategias reproductivas

Las historias de vida conforman el conjunto de adaptaciones que maximizan la integración entre un organismo y su entorno (Robinson *et al.* 2010). Uno de los principales desafíos de la teoría de historias de vida es comprender la variación intra e interespecífica de los rasgos de historia de vida. Considerando que la depredación es la principal causa de fracaso de los nidos de las aves (Ricklefs 1969, Martin *et al.* 2000a), es trascendental describir cómo es que la depredación de nidos modela la evolución de los rasgos de historias de vida de las aves (Ibáñez-Álamo *et al.* 2015).

El riesgo de depredación de nidos puede afectar las decisiones de cuándo y dónde nidificar y el grado de inversión en la reproducción actual o futura (Ricklefs 1969, Skutch 1985, Martin 1996, Matysiuková *et al.* 2018, Shew *et al.* 2019), teniendo un efecto indirecto sobre la supervivencia de los adultos (Cresswell 2011). Múltiples factores ecológicos, espacio-temporales y comportamentales operan simultáneamente y tejen un cuadro de interacciones complejas sobre los rasgos de historias de vida de las aves (Martin *et al.* 2000b). Es justamente un desafío para las investigaciones en ecología y biología del comportamiento poder discernir entre los mecanismos responsables de la variación en el riesgo de depredación, así como las decisiones y adaptaciones de los individuos para sortearla (Begon 2006).

Casi todas las aves construyen nidos para poner huevos y/o criar a la descendencia (Hansell 2000), con excepción de las aves parásitas de cría quienes depositan sus huevos en los nidos construidos por otras aves, delegándole al hospedador el cuidado de sus huevos y con escasas excepciones, también de los pichones (Rothstein 1990). El nido concentra una etapa crítica en la vida de las aves. En las aves altriciales; cuyos pichones una vez nacidos continúan su desarrollo en el nido durante varios días e incluso meses (*e.g.*, Sphenisciformes, Columbiformes, Passeriformes), los adultos no solo deben permanecer asociados al nido durante el periodo de incubación, sino también durante el periodo de pichones (Gill & Prum 2019). Por lo tanto, la naturaleza sésil del nido lo convierten en una presa asequible para los depredadores quienes pueden detectarlo por su tamaño, visibilidad, actividad, olor o sonidos (Moreno 2012). Las presiones selectivas que actúan durante este periodo crítico modulan una amplia variedad de rasgos de historias de vida tales como las decisiones de cuándo y dónde nidificar, los niveles de inversión reproductiva y de cuidado parental (Skutch 1949, Slagsvold 1984, 1989a, Martin 1992, 1995, Bosque & Bosque 1995, Martin & Briskie 2009) las cuales han sido de interés para esta tesis.

La identificación de factores temporales y espaciales sobre los patrones de depredación de nidos permiten clarificar su efecto sobre otras variables explicativas que operan simultáneamente. Por

ejemplo, diversos factores tales como la densidad de aves nidificando (Mwangi *et al.* 2018), la actividad parental (Matysioková *et al.* 2018) y el grado de cobertura vegetal del nido (Borgmann *et al.* 2013, Ringelman & Skaggs 2019) podrían estar asociados a fenómenos espacio-temporales. La integración de dichos efectos permitirá comprender de forma más amplia cómo opera la depredación de nidos como fuerza selectiva sobre las decisiones reproductivas de las aves (Cox *et al.* 2012b, Husby & Hoset 2018a).

La teoría de historias de vida predice que cuando el beneficio de la reproducción actual se devalúa con el aumento del riesgo de depredación del nido, los individuos invertirían menos por evento reproductivo (Eggers *et al.* 2006, Zanette *et al.* 2011). De acuerdo con esto, varios trabajos han reportado que las aves reducen el número de huevos por puesta en respuesta al aumento del riesgo de depredación (Doligez & Clobert 2003, Dillon & Conway 2018). La reducción en el tamaño de puesta permitiría acortar el periodo de exposición a depredadores durante la puesta de huevos, la incubación y la crianza de los pichones (Bosque & Bosque 1995, Martin 1995), economizando tiempo y energía invertidos por intento reproductivo. Dicha estrategia, facilitaría los reintentos de nidificación tanto dentro como entre temporadas reproductivas, distribuyendo el riesgo de depredación del nido entre nidadas y a lo largo de la temporada reproductiva (Slagsvold 1982, 1984, Schluter *et al.* 1991, Martin 1995, Martin & Clobert 1996, Julliard *et al.* 1997).

La reducción del tamaño de puesta permitiría también reducir la intensidad de las señales emitidas desde el nido debido a la menor intensidad de las llamadas de pedido de alimento de los pichones (McDonald *et al.* 2009), la menor propagación de olor del nido (Conover 2007) y la reducción del número de viajes de los adultos al nido (Skutch 1985). Si bien, el cuidado parental es vital para la supervivencia de la descendencia de las aves, podría aumentar la probabilidad de depredación del nido o incluso la del adulto (Lima 2009). Una intensa actividad parental sería utilizada por los depredadores visuales para localizar los nidos (Skutch 1985, Eggers *et al.* 2008). Entonces, las aves deberían minimizar la tasa de visita al nido para reducir la intensidad de las claves visuales emitidas que a su vez podrían contribuir a disminuir la probabilidad de que un depredador encuentre el nido (Martin 1996, Conway & Martin 2000, Martin *et al.* 2000a).

Alternativamente, se ha sugerido que el tamaño de puesta se encuentra positivamente correlacionado con el tamaño del nido. Un menor tamaño de puesta permitiría albergar los huevos en un nido de menor tamaño, haciéndolo menos conspicuo para los depredadores y por lo tanto más difícil de localizar (Møller 1990, Weidinger 2004). Esta hipótesis predice una relación positiva entre la probabilidad de depredación y el tamaño del nido, así como una reducción en el tamaño del nido ante un incremento en la probabilidad de depredación (Biancucci & Martin 2010).

Los efectos directos de la actividad parental sobre la probabilidad de depredación del nido, a su vez podrían influir en la evolución de la selección de los sitios de nidificación, favoreciendo la elección de lugares más protegidos en aquellas especies que se exponen más durante el cuidado parental (Lima & Dill 1990, Kelly 1993, Martin *et al.* 2000b, a). Dado que los huevos de las aves y muchas veces las crías quedan restringidas a un sitio de nidificación, los adultos deben seleccionar un lugar que sea seguro

para reducir la probabilidad de depredación, garantizando su éxito reproductivo y/o su supervivencia (Martin 1993a, Cresswell 1997a, Wiebe & Martin 1998, Davis 2005). Para explicar cómo las aves seleccionan el sitio de nidificación se han propuesto distintas hipótesis que abarcan diversos enfoques y escalas de análisis. Considerando el sitio inmediato donde el nido es construido, la escasa cobertura vegetal incrementaría la probabilidad de depredación del nido ya que facilitaría a los depredadores la detección de las señales auditivas, olfativas y/o visuales originadas en el nido (Martin & Roper 1988, Chalfoun & Martin 2009, Fogarty *et al.* 2017). Por otro lado, considerando el parche de vegetación donde el nido es construido, una mayor densidad y complejidad de la vegetación que rodea al sitio de nidificación, reduciría la probabilidad de depredación al disminuir la capacidad de maniobra o movilidad de los depredadores mediante la obstrucción física (Chalfoun & Martin 2009, Borgmann 2010). Alternativamente podría existir un compromiso entre ocultar el nido dentro del parche de nidificación para evitar que el contenido sea depredado (Kelly 1993) y ubicar el nido en un sitio despejado para tener un buen campo de visión y abandonar el nido a tiempo en caso de que se aproxime un depredador (Götmark *et al.* 1995). En conjunto, las tasas de depredación de nidos deberían ser el resultado de la compleja interacción entre efecto de la estructura de la vegetación, el tamaño del nido, el tamaño de puesta y la actividad parental (Kelly 1993; Martin *et al.* 2000b).

El estudio de los rasgos de historias de vida es central para esclarecer las relaciones entre un amplio abanico de adaptaciones que tienen asociaciones directas con el *fitness* y con las condiciones ambientales (Robinson *et al.* 2010). La mayoría de las investigaciones sobre rasgos de historias de vida se han realizado en ecosistemas templados del Paleártico y Neártico (Perrins 1970, Martin 1993b, 1995, Martin & Clobert 1996, Robinson *et al.* 2010, Matysioková *et al.* 2018). A pesar de que las aves neotropicales comprenden una gran parte de la diversidad global de aves (Fischer 1960), la información disponible sobre sus rasgos de historias de vida es aún muy limitada (Martin 1996, Matysioková *et al.* 2018, Lees *et al.* 2020). Si bien en los últimos años se ha incrementado el número de estudios sobre la biología reproductiva de muchas de las aves neotropicales (*e.g.*, Mezquida & Marone 2001, Fernández *et al.* 2007, Macedo *et al.* 2008, Roper *et al.* 2010, Llambías *et al.* 2019, Reboreda *et al.* 2019, Colombo *et al.* 2021) los ciclos reproductivos de las aves de regiones templadas del Neotrópico son menos conocidos aún que los de las regiones tropicales (Auer *et al.* 2007, Reboreda *et al.* 2019). Aún más, los patrones encontrados en el Paleártico y Neártico, así como las hipótesis explicativas propuestas no se aplican necesariamente a la avifauna del Neotrópico templado (*e.g.*, Norment 1993, Filliater *et al.* 1994, Xiao *et al.* 2017, Zhao *et al.* 2020).

Los nidos de las aves de pastizal están expuestos a altas tasas de depredación debido a la diversidad de depredadores y a su vulnerabilidad (Hanssel 2000, Azpiroz *et al.* 2012). La Ratona Aperdizada (*Cistothorus platensis*), es un ave especialista de pastizal cuya abundancia y comportamiento territorial la convierten en una excelente especie de estudio para evaluar y describir los factores ambientales, temporales, espaciales y comportamentales que afectan la supervivencia de los nidos (Llambías *et al.* 2018). Los objetivos de esta tesis consisten en analizar y describir los rasgos de historias de vida de la

Ratona Aperdizada para comprender las estrategias reproductivas tendientes a reducir el riesgo de depredación de nidos. La descripción de dichos patrones permitirá a futuro el planteo de mecanismos que permitan entender las estrategias reproductivas que determinan la ecología reproductiva de la Ratona Aperdizada en particular además de contribuir a comprender las estrategias reproductivas de las aves de pastizal en general.

En la presente tesis se describirá la variación espacio-temporal de los rasgos de historia de vida de la Ratona Aperdizada. Se evaluará a nivel correlativo y experimental el efecto de la estructura de la vegetación y actividad parental en el sitio de nidificación sobre la probabilidad de depredación del nido. Además, se analizará a nivel correlativo el efecto de la cobertura vegetal en el parche de nidificación sobre la probabilidad de depredación.

Referencias

- Auer, S.K., Bassar, R.D., Joseph, J. & Martin, T.E. 2007. Breeding biology of passerines in a subtropical montane forest in northwestern Argentina. *Condor* 109: 321–333.
- Azpiroz, A.B., Isacch, J.P., Dias, R.A., Di Giacomo, A.S., Fontana, C.S. & Palarea, C.M. 2012. Ecology and conservation of grassland birds in southeastern South America: a review. *J. Field Ornithol.* 83: 217–246.
- Begon, M. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Biancucci, L. & Martin, T.E. 2010. Can selection on nest size from nest predation explain the latitudinal gradient in clutch size? *J. Anim. Ecol.* 79: 1086–1092.
- Borgmann, K.L. 2010. Mechanisms underlying intra-seasonal variation in the risk of avian nest predation: implications for breeding phenology. Tesis doctoral. The University of Arizona.
- Borgmann, K.L., Conway, C.J. & Morrison, M.L. 2013. Breeding phenology of birds: mechanisms underlying seasonal declines in the risk of nest predation. *PLoS One* 8: e64909.
- Bosque, C. & Bosque, M.T. 1995. Nest predation as a selective factor in the evolution of developmental rates in altricial birds. *Am. Nat.* 145: 234–260.
- Chalfoun, A.D. & Martin, T.E. 2009. Habitat structure mediates predation risk for sedentary prey: experimental tests of alternative hypotheses. *J. Anim. Ecol.* 78: 497–503.
- Colombo, M.A., Jauregui, A., González, E. & Segura, L.N. 2021. Nesting biology and nest survival of the Grassland Sparrow (*Ammodramus humeralis*) in grazed grasslands of central-eastern Argentina. *Neotrop. Biodivers.* 7: 67–74.
- Conover, M.R. 2007. *Predator–prey dynamics: the role of olfaction*. Taylor & Francis Group, Florida.
- Conway, C.J. & Martin, T.E. 2000. Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution* 54: 670–685.
- Cox, W.A., Thompson III, F.R. & Faaborg, J. 2012. Species and temporal factors affect predator-specific rates of nest predation for forest songbirds in the Midwest. *Auk* 129: 147–155.

- Cresswell, W. 1997. Nest predation rates and nest detectability in different stages of breeding in Blackbirds *Turdus merula*. *J. Avian Biol.* 28: 296–302.
- Cresswell, W. 2011. Predation in bird populations. *J. Ornithol.* 152: S251–S263.
- Davis, S.K. 2005. Nest-site selection patterns and the influence of vegetation on nest survival of mixed-grass prairie passerines. *Condor* 107: 605–616.
- Dillon, K.G. & Conway, C.J. 2018. Nest predation risk explains variation in avian clutch size. *Behav. Ecol.* 29: 301–311.
- Doligez, B. & Clobert, J. 2003. Clutch size reduction as a response to increased nest predation rate in the collared flycatcher. *Ecology* 84: 2582–2588.
- Eggers, S., Griesser, M. & Ekman, J. 2008. Predator-induced reductions in nest visitation rates are modified by forest cover and food availability. *Behav. Ecol.* 19: 1056–1062.
- Eggers, S., Griesser, M., Nystrand, M. & Ekman, J. 2006. Predation risk induces changes in nest-site selection and clutch size in the Siberian Jay. *Proc. Biol. Sci.* 273: 701–706.
- Fernández, G.J., Mermoz, M.E., Llambías, P.E. & Manuela Pujol, E. 2007. Life history traits and breeding success of the Scarlet-headed Blackbird (*Amblyramphus holosericeus*) in the Argentinean Pampas. *Ornitol. Neotrop.* 18: 407–419.
- Filliater, T.S., Breitwisch, R. & Nealen, P.M. 1994. Predation on northern cardinal nests: does choice of nest site matter? *Condor* 96: 761–768.
- Fischer, A.G. 1960. Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution* 14: 64–81.
- Fogarty, D.T., Elmore, R.D., Fuhlendorf, S.D. & Loss, S.R. 2017. Influence of olfactory and visual cover on nest site selection and nest success for grassland-nesting birds. *Ecol. Evol.* 7: 6247–6258.
- Gill, F. B & Prum, R. O. 2019. *Ornithology*. W.H. Freeman, Macmillan Learning, New York.
- Götmark, F., Blomqvist, D., Johansson, O.C. & Bergkvist, J. 1995. Nest site selection: a trade off between concealment and view of the surroundings? *J. Avian Biol.* 26: 305–312.
- Hansell, M.H. 2000. *Bird nests and construction behaviour*. Cambridge University Press, New York.
- Husby, M. & Hoset, K.S. 2018. Seasonal variation in nest predation rates in boreal forests. *J. Ornithol.* 159: 975–984.
- 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. *J. Ornithol.* 156: 247–262.
- Julliard, R., McCleery, R.H., Clobert, J. & Perrins, C.M. 1997. Phenotypic adjustment of clutch size due to nest predation in the Great Tit. *Ecology* 78: 394–404.
- Kelly, J.P. 1993. The effect of nest predation on habitat selection by Dusky Flycatchers in limber pine-juniper woodland. *Condor* 95: 83–93.
- Lees, A.C., Rosenberg, K. V, Ruiz-Gutierrez, V., Marsden, S., Schulenberg, T.S. & Rodewald, A.D. 2020. A roadmap to identifying and filling shortfalls in Neotropical ornithology. *Auk* 137: 1–17.

- Lima, S.L. 2009. Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 84: 485–513.
- Lima, S.L. & Dill, L.M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.* 68: 619–640.
- Llambías, P.E., Jefferies, M.M., Coria, P.G. & Fernández, G.J. 2019. Social mating system divergence between north and south temperate wrens. In: *Behavioral ecology of neotropical birds* (J. C. Reboreda, V. D. Fiorini, & D. T. Tuero, eds), pp. 1–20. Springer Nature, Switzerland AG.
- Macedo, R.H., Karubian, J. & Webster, M.S. 2008. Extrapair paternity and sexual selection in socially monogamous birds: are tropical birds different? *Auk* 125: 769–777.
- Macías-Duarte, A., Alvarado-Castro, J.A., Ortega-Rosas, C.I., Pool, D.B. & Gutiérrez-Ruacho Oscar G. & Sahagún, L-V. 2019. Factors influencing nesting phenology and nest success of the Rufous-winged Sparrow (*Peucaea carpalis*) at the center of its distribution in Sonora, Mexico. *Wilson J. Ornithol.* 131: 1–12.
- Martin, T.E. 1993a. Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the dogmas. *Am. Nat.* 141: 897–913.
- Martin, T.E. 1993b. Nest predation and nest sites new perspectives on old patterns. *Bioscience* 43: 522–532.
- Martin, T.E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecol. Monogr.* 65: 101–127.
- Martin, T.E. 1996. Life history evolution in tropical and south temperate birds: what do we really know? *J. Avian Biol.* 27: 263–272.
- 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. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1168: 201–217.
- Martin, T.E. & Clobert, J. 1996. Nest predation and avian life-history evolution in Europe versus North America: a possible role of humans? *Am. Nat.* 147: 1028–1046.
- Martin, T.E., Martin, P.R., Olson, C.R., Heidinger, B.J. & Fontaine, J.J. 2000a. Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science* 287: 1482–1485.
- Martin, T.E. & Roper, J.J. 1988. Nest predation and nest-site selection of a western population of the Hermit Thru. *Condor* 90: 51–57.
- Martin, T.E., Scott, J. & Menge, C. 2000b. Nest predation increases with parental activity: Separating nest site and parental activity effects. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 267: 2287–2293.
- Matysioková, B., Remeš, V. & Matysiokov, B. 2018. Evolution of parental activity at the nest is shaped by the risk of nest predation and ambient temperature across bird species. *Evolution* 72: 2214–2224.
- McDonald, P.G., Wilson, D.R. & Evans, C.S. 2009. Nestling begging increases predation risk, regardless of spectral characteristics or avian mobbing. *Behav. Ecol.* 20: 821–829.

- Mezquida, E.T. & Marone, L. 2001. Factors affecting nesting success of a bird assembly in the central Monte Desert, Argentina. *J. Avian Biol.* 32: 287–296.
- Møller, A.P. 1990. Nest predation selects for small nest size in the Blackbird. *Oikos* 57: 237–240.
- Moreno, J. 2012. Avian nests and nest-building as signals. *Avian Biol. Res.* 5: 238–251.
- Mwangi, J., Ndithia, H.K., Kentie, R., Muchai, M. & Tieleman, B.I. 2018. Nest survival in year-round breeding tropical red-capped larks *Calandrella cinerea* increases with higher nest abundance but decreases with higher invertebrate availability and rainfall. *J. Avian Biol.* 49: 1–11.
- Norment, C.J. 1993. Nest-site characteristics and nest predation in Harris' Sparrows and White-Crowned Sparrows in the northwest territories, Canada. *Auk* 110: 769–777.
- Perrins, C.M. 1970. The timing of birds' breeding seasons. *Ibis* 112: 242–255.
- Reboreda, J.C., Fiorini, V.D. & Tuero, D.T. 2019. Behavioral ecology of neotropical birds. Springer, Buenos Aires.
- Ricklefs, R.E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithson. Contr. Zool.* 9: 1–48.
- Ringelman, K.M. & Skaggs, C.G. 2019. Vegetation phenology and nest survival: diagnosing heterogeneous effects through time. *Ecol. Evol.* 1–10.
- Robinson, W.D., Hau, M., Klasing, K.C., Wikelski, M., Brawn, J.D., Austin, S.H., Tarwater, C.E. & Ricklefs, R.E. 2010. Diversification of life histories in new world birds. *Auk* 127: 253–262.
- Roper, J.J., Sullivan, K.A. & Ricklefs, R.E. 2010. Avoid nest predation when predation rates are low, and other lessons: testing the tropical-temperate nest predation paradigm. *Oikos* 119: 719–729.
- Rothstein, S.I. 1990. A model system for coevolution: avian brood parasitism. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 481–508.
- Schluter, D., Price, T.D. & Rowe, L. 1991. Conflicting selection pressures and life history trade-offs. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 246: 11–17.
- Shew, J.J., Nielsen, C.K. & Sparling, D.W. 2019. Finer-scale habitat predicts nest survival in grassland birds more than management and landscape: a multi-scale perspective. *J. Appl. Ecol.* 2019.
- Skutch, A.F. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91: 430–455.
- Skutch, A.F. 1985. Clutch size, nesting success, and predation on nests of Neotropical birds, reviewed. *Ornithol. Monogr.* 36: 575–594.
- Slagsvold, T. 1982. Clutch size variation in passerine birds: The nest predation hypothesis. *Oecologia* 54: 159–169.
- Slagsvold, T. 1984. Clutch Size variation of birds in relation to nest predation: on the cost of reproduction. *J. Anim. Ecol.* 53: 945–953.
- Slagsvold, T. 1989. On the evolution of clutch size and nest size in passerine birds. *Oecologia* 79: 300–305.
- Weidinger, K. 2004. Relative effects of nest size and site on the risk of predation in open nesting passerines. *J. Avian Biol.* 35: 515–523.

- Wiebe, K.L. & Martin, K. 1998. Costs and benefits of nest cover for ptarmigan: changes within and between years. *Anim. Behav.* 56: 1137–1144.
- Xiao, H., Hu, Y., Lang, Z., Fang, B., Guo, W., Zhang, Q., Pan, X. & Lu, X. 2017. How much do we know about the breeding biology of bird species in the world? *J. Avian Biol.* 48: 513–518.
- Zanette, L.Y., White, A.F., Allen, M.C. & Clinchy, M. 2011. Perceived predation risk reduces the number of offspring songbirds produce per year. *Science* 334: 1398–1401.
- Zhao, J.-M., Yang, C., Lou, Y.-Q., Shi, M., Fang, Y. & Sun, Y.-H. 2020. Nesting season, nest age, and disturbance, but not habitat characteristics, affect nest survival of Chinese grouse. *Curr. Zool.* 66: 29–37.

Capítulo 2

Metodología general

Área de estudio

Durante 9 temporadas reproductivas (15 de octubre – 15 de febrero, de 2010 a 2018) se estudió la biología reproductiva de la Ratona Aperdizada en los pastizales riparios del Valle de Uspallata, Mendoza, Argentina ($32^{\circ}38' S$, $69^{\circ}22' O$, 1800 m.s.n.m.). Los pastizales riparios se encuentran irrigados por los arroyos Uspallata y San Alberto, formando un corredor fértil con pequeñas charcas que se extienden hasta su confluencia con el Río Mendoza (Martinez Carretero 2000) (Fig. 2.1 A y B). La Ratona Aperdizada, construye sus nidos predominantemente en Cortaderas *Cortaderia rudiusscula*; una poácea perenne y rizomatosa que crece en matas densas y de gran tamaño, pudiendo superar los 2 m de diámetro y los 3 m de altura. Dicha especie de cortadera es dominante en los pastizales riparios; observándose en menor proporción ejemplares de *Baccharis neaei* y *Solidago chilensis* (Martinez Carretero 2000). Lejos de los cursos de agua, y en terrenos más altos, con mayor impacto de pastoreo, se observan parches dominados por Pájaro Bobo *Tessaria absinthioides*, y en menor proporción, ejemplares de *Glycyrrhiza astragalina*, *Lycium ciliatum*, *Baccharis salicifolia*, *Hypochoeris sp.* etc.

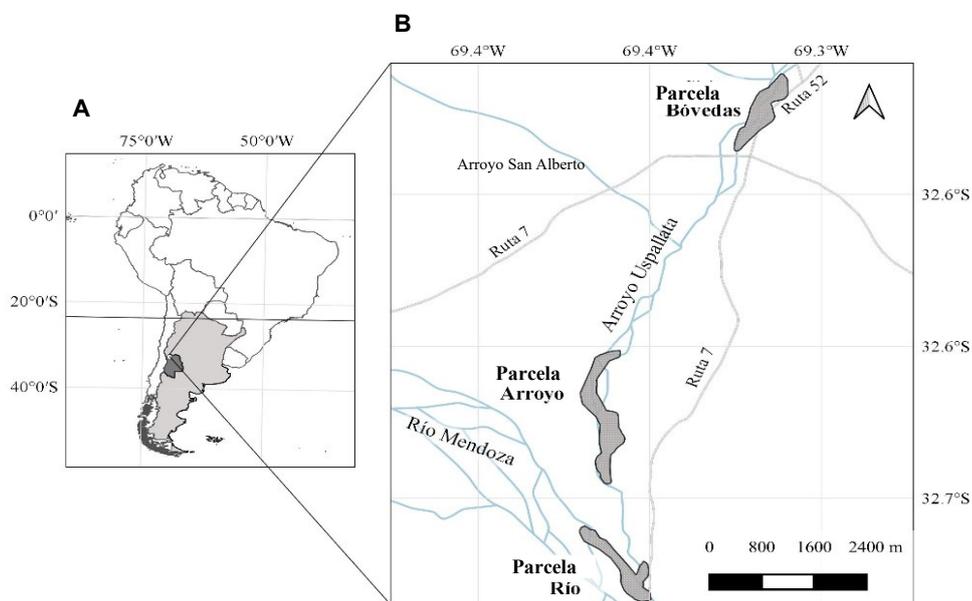


Figura 2.1. A) Mapa de América del Sur, Argentina en gris claro y la provincia de Mendoza en gris oscuro. El punto blanco señala la localización del Valle de Uspallata. B) Distribución de las tres parcelas de estudio en el Valle de Uspallata, señaladas con color gris. En el extremo sur, se encuentra la parcela de estudio Río (42 ha). Unos 1.75 km al norte, se encuentra la parcela Arroyo (80 ha). En el extremo norte, a 4.71 km de Arroyo se encuentra la parcela Bóvedas (39 ha). Mapa diseñado con el software libre QGIS (QGIS Development Team 2021).

(Martínez Carretero 2000). En zonas de suelos inundados y charcas, crece vegetación macrófita como *Juncus balticus*, *Scirpus sp.*, *Hydrocotyle ranunculoides* y *Trifolium repens* (Martínez Carretero 2000). En el área, se observan varias especies de aves asociadas con pastizales húmedos como el Verdón *Embernagra platensis*, el Junquero *Phleocryptes melanops*, el Pico de Plata *Hymenops perspicillatus* y el Tachurí Siete Colores *Tachuris rubigaster*.

El Valle de Uspallata se caracteriza por una pronunciada variación de temperatura entre estaciones, con temperaturas medias anuales de ~ 4.6 °C en invierno y de ~ 17.1 °C en verano. Durante el invierno austral la temperatura mínima media es de -2 °C y hay ocasionales caídas de nieve; mientras que en el verano la temperatura máxima media es de 25 °C (Martínez Carretero 2000). Las precipitaciones son poco frecuentes, con una media anual de ~ 100 mm.

Parcelas de estudio

El trabajo de campo fue realizado en tres parcelas (Arroyo, Río y Bóvedas) localizadas en pastizales riparios (Fig. 2.1B). La parcela Río fue monitoreada durante el periodo 2015–2018, estando ubicada en la confluencia del Arroyo Uspallata y el Río Mendoza. Abarca un área aproximadamente de 42 ha, y se caracteriza por tener una baja carga ganadera y pastizales altos y continuos de Cortaderas atravesados por pequeños canales secundarios. La parcela Arroyo fue monitoreada durante el periodo 2010–2018, encontrándose sobre el arroyo Uspallata, 1.71 km al norte de Río. Esta parcela abarca un área aproximada de 80 ha, estando conformada por parches de Cortaderas, Pájaro Bobo, Tamariscos *Tamarix*

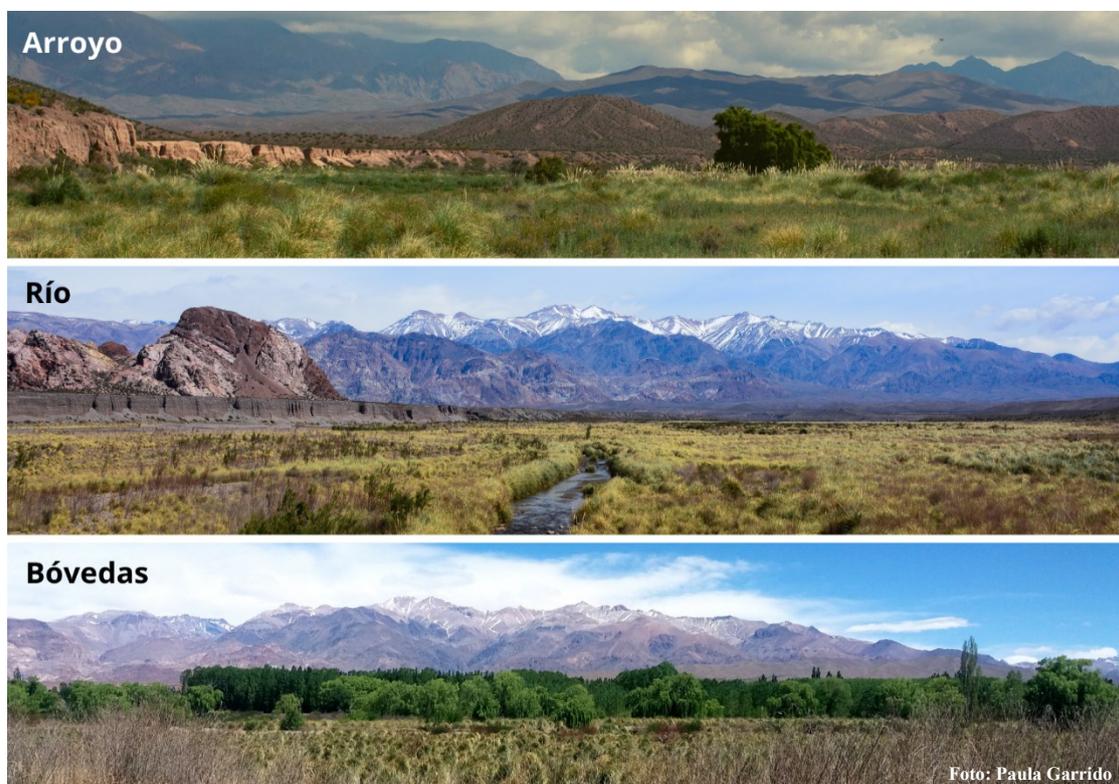


Figura 2.2. Fotografías de las tres parcelas de estudio, en Uspallata, Mendoza.

sp., vegetación xerófila y pequeñas charcas y zonas anegadas dominadas por macrófitas. La carga ganadera es moderada, por lo cual el pastizal alcanza alturas más bajas que en Río. La parcela Bóvedas, solo fue monitoreada en 2017, tiene un área aproximada de 39 ha, y se encuentra a 4.71 km aguas arriba de Arroyo. Esta parcela se encuentra altamente impactada por la ganadería, ya que está ubicada en las inmediaciones de la villa de Uspallata. A su vez se encuentra rodeada de plantaciones de Álamo Blanco *Populus alba*. Los parches de Cortadera se encuentran separados por zonas de pastos cortos, algunos parches de Tamariscos *Tamarix sp.* y canales secundarios del arroyo Uspallata con algunos ejemplares de Sauces *Salix sp.* (Fig. 2.2).

Especie de estudio

La Ratona Aperdizada *Cistothorus platensis* (Familia Troglodytidae) es un passeriforme insectívoro de pequeño tamaño (~9g), que habita en pastizales y humedales desde Cabo de Hornos hasta el norte de México (Remsen *et al.* 2021). El plumaje es críptico, de color pardo, con un patrón estriado en el dorso, no presenta dimorfismo sexual aparente. Durante la temporada reproductiva los machos de Ratona Aperdizada son particularmente conspicuos y fáciles de observar ya que cantan perchados en los tallos más altos de las Cortaderas (Fig. 2.3A). En contraste, durante la temporada invernal, los individuos son difíciles de observar ya que se desplazan rápido, a baja altura, ocultándose entre la vegetación.

El sistema de apareamiento predominante de la Ratona Aperdizada es la monogamia social (Zarco & Llambías 2018, Fujikawa & Tubelis 2020, Llambías *et al.* 2018) con tasas de fertilidad extra-pareja que van desde el 8.5 al 27.0 % entre temporadas (Arrieta 2022). Las poblaciones son sedentarias, permaneciendo los adultos en los territorios todo el año (Zarco & Llambías 2018, Llambías *et al.* 2018).

Durante la temporada reproductiva, la Ratona Aperdizada construye frecuentemente tres tipos de estructuras: nidos plataformas, nidos no reproductivos y nidos reproductivos (Llambías *et al.* 2020). En Uspallata, las tres estructuras son construidas predominantemente con tallos y flores secas de cortaderas, encontrándose ocultas entre la vegetación, a unos 70 cm del suelo casi exclusivamente en sustratos de Cortadera (Fig. 2.3B). Sin embargo, la arquitectura de los distintos tipos de nidos varía considerablemente entre sí. Los nidos plataforma son estructuras circulares planas y rudimentarias de tallos entrelazados (Zarco & Llambías 2018, Llambías *et al.* 2020). Tanto los nidos no reproductivos como los reproductivos son estructuras con forma de domo, con entrada lateral (Llambías *et al.* 2020). Si bien la estructura externa de ambos tipos de nidos es similar, los nidos reproductivos se caracterizan por la presencia de una capa interna de material fino compuesta por tallos de pastos secos, pelos de mamíferos, inflorescencias de cortaderas y plumas.

Solo los machos desarrollan cantos complejos que utilizan para defender el territorio de intrusiones de otros machos y cortejar o atraer a una hembra (Zarco & Llambías 2018). Ambos sexos colaboran en la construcción de los nidos (Zarco & Llambías 2018) pero solo las hembras desarrollan el parche de incubación para incubar huevos y empollar pichones (Mendoza 2020). Sin embargo, ambos sexos participan en la alimentación de los pichones y volantones (Llambías *et al.* 2018).

En el área de estudio, la temporada reproductiva comienza en octubre y se extiende hacia finales de febrero. El tamaño promedio de puesta es de cinco huevos (rango: 2 – 7 huevos) y no se han registrado fluctuaciones a lo largo de la temporada reproductiva ni entre temporadas (Llambías *et al.* 2018). Las ratonas pueden llegar a realizar hasta seis intentos reproductivos por temporada, siendo la depredación la principal causa de fracaso de los nidos (Llambías *et al.* 2018). Luego de un evento reproductivo exitoso, las ratonas generalmente vuelven a nidificar. En la población de estudio se registró un máximo de tres eventos reproductivos exitosos, sin embargo, es algo poco frecuente.



Figura 2.3. A) Macho de Ratona Aperdizada. B) Nido de Ratona Aperdizada, con su típica forma de domo construido con pastos entrelazados.

Principales depredadores

La identificación de los principales depredadores de nidos es fundamental para determinar las presiones de selección que deben afrontar las aves (Richardson *et al.* 2009). Los depredadores de nidos muestran una gran variedad de técnicas de alimentación, uso del espacio y preferencias de hábitat que desafían las adaptaciones y supervivencia de las aves (Martin 1993a, 1995; Chalfoun y Martin 2007, Fontaine et al. 2007). Los depredadores afectan a la elección del sitio de nidificación, al diseño del nido (Collias y Collias 1984, Hansell 2000, Colombelli-Négrel y Kleindorfer 2009, Mainwaring et al. 2014) y el comportamiento parental (Skutch 1985, Ghalambor y Martin 2002, Duré Ruiz et al. 2018). Los efectos específicos de la depredación de nidos pueden variar según el tipo de depredador (Reidy & Thompson 2012). Por lo tanto, fue preciso identificar a los principales depredadores de nidos de la Ratona Aperdizada para comprender su impacto en la ecología de la nidificación y en los rasgos de historia de vida.

Metodología empleada para identificar a los depredadores. Se identificaron los depredadores de nidos más frecuentes mediante filmaciones focales y observaciones oportunistas durante las tareas de campo. Los eventos de depredación diurnos se filmaron con 7 microcámaras (Mini 550 button screw

microcamera; LawMate, Taipei, Taiwán) conectadas a un DVR portátil (PV500 LITE; LawMate). Se instalaron en la primera hora después de la salida del sol. Cada nido se filmó continuamente durante 4–5 horas, una vez durante la incubación, y tres veces durante el período de pichones (pichones de 2–3, 7–8 y 11–12 días de edad). Las cámaras se colocaron a 15–20 cm de los nidos, disimuladas con tela de camuflaje y vegetación del entorno.

Para obtener imágenes de depredadores nocturnos, se utilizaron 2 microcámaras a color (PatrolEyes HD 1080P; Ada, Michigan, USA) con diodos emisores de luz infrarroja (860 nm) conectadas a un DVR (PatrolEyes Mini DVR) y a una batería (BLSA-12180-CBP 12V–18Ah; Probattery, Guangdong, China). Las microcámaras nocturnas se instalaron durante periodos de 24 horas en una submuestra de nidos durante dos temporadas reproductivas (2017 y 2018). Las cámaras se retiraron cuando el nido fue depredado o los pichones estaban próximos a abandonar el nido. Las microcámaras nocturnas se colocaron ocultas entre la vegetación a 0.3 m de la entrada de nido y se protegieron con una funda impermeable contra inclemencias climáticas. Se utilizó el software VLC de reproducción multimedia (VideoLAN; <https://www.videolan.org/videolan/>) para visualizar la filmación y así identificar al depredador a partir de los eventos de depredación registrados.

Principales depredadores identificados. A partir de las filmaciones y de observaciones a campo de los nidos activos se detectaron 9 casos de depredación de nidos, pudiéndose identificar tres especies diferentes de depredadores: la Culebra Ratonera (*Philodryas trilineata*; $n = 7$), el Zorro Gris Sudamericano (*Lycalopex griseus*; $n = 1$) y Hormigas de Fuego (género *Solenopsis*; $n = 1$) (Fig. 2.4). Las serpientes depredaron a los pichones secuencialmente, y en aquellos casos en los que había huevos en el nido sin eclosionar, no fueron consumidos ($n = 2$ nidos). Las serpientes demoraron entre 5 y 20 minutos en ingerir el contenido del nido. Además, en la área de estudio se observó con frecuencia la



Figura 2.4. Identificación de depredadores de nidos de la Ratona Aperdizada mediante filmaciones continuas. A) Culebra Ratonera *Philodryas trilineata* y B) Zorro Gris *Lycalopex griseus*.

presencia de ejemplares de Halconcito Colorado *Falco sparverius* y Chimango *Milvago chimango*, siendo ambas especies consideradas depredadores comunes de nidos de aves (Fernández *et al.* 2013, Menezes & Marini 2017). Todos los eventos de depredación filmados u observados durante las tareas de campo fueron registrados durante el día y tuvieron lugar durante la etapa de pichones (detallado en Jefferies *et al.* 2021).

Durante la construcción del nido y el periodo de incubación, se registraron visitas al nido de hembras de Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*) (Fig. 2.5). Si bien los tordos no son depredadores de nidos, su interferencia tienen efectos negativos en la supervivencia de los nidos (Massoni & Reboresda 2002). Los huevos parásitos del tordo son de mayor tamaño y de distinta coloración que los de la Ratona Aperdizada; su presencia en el nido durante la puesta frecuentemente induce la deserción del nido. Además, los tordos suelen picar huevos de ratona, independientemente de si parasitan o no el nido, incrementando la probabilidad de deserción del nido. Finalmente, cuando los tordos ingresan dentro del nido, agrandan el orificio de entrada del domo, lo cual podría facilitar el acceso a depredadores. Debido a que el presente proyecto se centró en estudiar los patrones de depredación y su relación con el cuidado parental entre otras variables, se retiraron los huevos de tordo en aquellos nidos que no fueron abandonados, ya que la presencia de huevos y pichones parásitos afectaría el comportamiento parental (Hoover & Reetz 2006) pudiendo atraer la atención de depredadores (*e.g.*, Massoni & Reboresda 1998). Por lo tanto, las estimaciones del éxito reproductivo no tuvieron en cuenta el costo de incubación de huevos ni el de crianza de pichones de tordo.



Fig. 2.5. Fotografía de una hembra de Tordo Renegrado *Molothrus bonariensis* durante la filmación del comportamiento de incubación temprana de la Ratona Aperdizada.

Anillamiento de adultos y pichones

Al principio de cada temporada reproductiva, se capturaron los adultos con redes de niebla y se los anilló con una combinación única: un anillo de aluminio numerado y 3 anillos de colores. Esto facilitó la identificación de los individuos durante las observaciones a campo y en los videos comportamentales. Para capturar a las parejas reproductivas, a comienzos de la temporada se colocaron redes de nieblas en los territorios y se ahuyentaron a los adultos hacia las redes. Además, para anillar a los machos que no fueron capturados con esta técnica, se utilizaron cantos de otros machos que fueron grabados y reproducidos mediante parlantes. Debido a que los machos son fuertemente territoriales, el canto de otro individuo en su propio territorio despierta un comportamiento de defensa que consiste en vuelos directos de ataque hacia el lugar donde es reproducido el canto. Se colocaron redes de niebla en forma

estratégica para interceptar a los machos en vuelo y poder así capturarlos, anillarlos y medirlos. En aquellos casos donde no se pudo anillar a la hembra al comienzo de la temporada reproductiva, se pospuso su captura hasta que los pichones alcanzaran los 7 días de edad. Se colocó una red de niebla a ~ 0.5 m de la entrada del nido y se capturó a la hembra en la red durante los viajes de alimentación a los pichones. A partir de los 7 días de edad de los pichones, si la hembra deserta el nido, los machos continúan alimentándolos. El anillado de los individuos se realizó con el máximo cuidado y celeridad para reducir al mínimo el tiempo de manipulación de las aves (Fair *et al.* 2010). Como consecuencia, durante el periodo de estudio nunca se observó la deserción de un nido con pichones de más de 8 días de edad por capturar a uno de los adultos. En cada captura se midió la masa, el largo del tarso, el largo del ala aplanada, el largo de la cola, el largo del pico, el ancho del pico y se registró el sexo. El sexo de las hembras fue determinado por la presencia del parche de incubación. El de los machos, por la protuberancia cloacal. Dado que esta especie no presenta dimorfismo sexual evidente, y que la presencia de tanto el parche de incubación como de la protuberancia cloacal depende del estadio de nidificación, en aquellos casos que no se pudieron observar dichas características morfológicas se procedió a determinar el sexo comportamentalmente. De esta forma, el sexo fue determinado a posteriori, al observar a un individuo cantado (macho) o incubando los huevos (hembra).

Se anillaron y midieron los pichones de Ratona Aperdizada a los 10 días de edad. Se les colocó un único anillo de aluminio numerado y se midió la masa, el largo del ala y el largo del tarso. Las medidas se realizaron a los 10 días de edad porque a partir del día 11 se corre el riesgo de que los pichones abandonen el nido de forma prematura al ser manipulados.

Delimitación de los territorios reproductivos

Para facilitar la búsqueda de los nidos y el seguimiento de los eventos reproductivos de las parejas se determinaron los límites aproximados de los territorios cada 15 días. La demarcación de los territorios se realizó mediante observaciones oportunistas del comportamiento de los machos. En cada visita se tomó nota de las perchas desde donde cantaban los machos, los sitios donde forrajeaban, los límites de los vuelos entre cortaderas y de los duelos vocales entre vecinos. Luego se transcribieron las observaciones sobre imágenes satelitales de Google Earth y se determinó los límites aproximados de los territorios. Además, para confirmar las relaciones socioespaciales de machos y hembras, en cada visita se determinó la identidad de las parejas a través de la combinación de anillos.

Búsqueda y seguimiento de nidos

Se localizaron los nidos utilizando claves comportamentales y por búsqueda sistemática según el protocolo de Martin y Geupel (1993). Se registró la geolocalización de los nidos mediante unidades de geoposicionamiento global (Garmin EtreX 20). Para poder volver a encontrar el nido durante los monitoreos subsiguientes, se marcaron dos cortaderas aledañas al nido con pequeños banderines de color. Un banderín fue colocado al sur y el otro al norte con respecto a la planta sustrato del nido. Los

banderines se colocaron a 1 ó 2 metros de distancia del nido y a ~1 m de altura con respecto al suelo, escondidos entre el follaje para evitar que depredadores visuales los asocien con la presencia del nido. Sin embargo, una vez localizada el área aproximada con el GPS, los banderines fueron fáciles de localizar por el observador y el nido era finalmente ubicado entre banderines.

El esfuerzo de muestreo para poder describir la biología reproductiva de la Ratona Aperdizada sumó un total de 978 días de trabajo de campo. La colecta de datos involucró una red de trabajo colaborativa entre dos a tres estudiantes de doctorales cuyos proyectos evaluaron diferentes aspectos de la ecología del comportamiento de la de la Ratona Aperdizada en Uspallata. También participaron durante las tareas de campos y análisis de video en el laboratorio numeroso/as estudiantes que realizaron pasantías el Laboratorio de Ecología y Comportamiento Animal en el IADIZA-CCT-CONICET-Mendoza. La metodología empleada para la búsqueda de nidos permitió localizar el 55 % de los nidos reproductivos durante el período de construcción o puesta ($n = 340$ nidos), logrando el seguimiento del ciclo de nidificación completo (construcción–puesta–incubación–pichones) para la mayoría de los nidos. Las dificultades asociadas a encontrar los nidos tardíamente (*i.e.*, durante el estadio de pichones) radican en el sesgo para el cálculo de la supervivencia. Si se calculara la probabilidad de supervivencia de nidos simplemente como el cociente entre número de nidos exitosos dividido el número total de nidos observados activos, se sobrestimaría el verdadero éxito debido a que los nidos que fueron encontrados en periodos avanzados sesgaría la muestra hacia nidos exitosos (Mayfield 1961). A su vez, en los nidos encontrados tardíamente es difícil de determinar ciertos rasgos de historia de vida como el tamaño de puesta, largo del periodo de incubación, etc.

Los nidos fueron revisados principalmente durante la mañana (8–13 h) y cada 2–3 días para monitorear su progreso y supervivencia. El tiempo promedio transcurrido entre visitas fue de 1.58 días (DE = 0.94 días, rango: 1 – 8, 7325 visitas realizadas a 619 nidos reproductivos). Para calcular la duración exacta del periodo de construcción, puesta, incubación y permanencia de pichones en el nido así como para determinar diversas variables reproductivas (*e.g.*, número de huevos puestos, número de huevos que eclosionaron y número de volantones que abandonaron exitosamente el nido), se revisaron los nidos diariamente cuando las hembras estaban próximas a iniciar la puesta (4-5 días desde el final de la construcción), los huevos estaban próximos a eclosionar (13 días desde la puesta del último huevo) o cuando los pichones estaban próximos a abandonar el nido (12 días desde el nacimiento del primer pichón). En cada visita al nido se registró la hora de visita y las condiciones en las que se encontraba (*e.g.*, depredado, con huevos, etc.). Durante el periodo de construcción se registró el grado de avance en la estructura del nido: plataforma, domo incipiente, domo sin cobertura interna, domo con cobertura interna suave de pelos y plumas. Durante el periodo de puesta, los nidos fueron revisados diariamente hasta que no se observó un incremento en el número de huevos (las ratonas ponen un huevo por día hasta completar la puesta). En cada visita se anotó el número de huevos y si se encontraban calientes o fríos (los huevos calientes marcan el inicio de la incubación y el fin de la puesta). Los huevos parásitos de tordo y los huevos de ratona picados por el tordo fueron removidos del nido para evitar la deserción

del nido. Durante el periodo de incubación, se registró el número de huevos presentes en cada visita y si se encontraban calientes (confirmación de la actividad parental en el nido). Durante el periodo de pichones, se contó el número de pichones en el nido previamente a instalar las cámaras para filmar la actividad parental a los 2-3, 7-8 días de edad (ver *comportamiento parental*) y al anillarlos a los 10 días de edad (Fig. 2.6). Cuando los pichones estuvieron próximos a abandonar el nido, se verificó su presencia dentro del nido con sumo cuidado, para evitar el abandono prematuro del nido. En cada visita al nido se registró cualquier aspecto llamativo del nido que pudiera servir para inferir su destino, en el caso de que no hubiera sido filmado.

Duración del ciclo de nidificación

Se asumió el final de la construcción del nido cuando los adultos dejaron de transportar material al nido por al menos cinco días consecutivos o si se observó la presencia de un huevo en su interior. La duración del período de puesta se calculó como el número de días entre la puesta del primer y del último huevo. El largo del período de incubación, se calculó como el número de días desde la puesta del último huevo, hasta la eclosión del primer pichón. La duración del período de pichones se determinó como el número de días desde la eclosión del primer pichón hasta que los volantones abandonaron el nido (el abandono del nido es sincrónico). Para calcular la edad de los pichones para la colocación de cámaras el día 2-3, 7-8 y 11-12 (ver *comportamiento parental* debajo), se consideró como el día cero a el día en que



Figura 2.6. Etapas del desarrollo de los pichones de Ratona Aperdizada

eclosionaron la mayor proporción de huevos (la eclosión es en general asincrónica; Llambías *et al.* 2012) (Fig. 2.6).

Comportamiento parental

Para cuantificar la tasa de actividad de los adultos se filmó cada nido con microcámaras (PV-500 Lite DVR) durante 5 horas seguidas a partir del amanecer (~6 y 7.30 hs) durante la construcción, la incubación y en tres etapas de pichones (2–3, 7–8 y 11–12 días de edad). Las microcámaras se disimularon con tela de camuflaje y se instalaron a 20 cm de la entrada del nido empleando un tallo delgado de *Tessaria absinthioides* (Fig. 4). Durante la instalación de las microcámaras se registró el estado de avance de la construcción de nido, el número



Figura 4. A) Microcámara frente al nido. B) Comparación del tamaño de la microcámara con respecto al de una navaja.

de huevos y el número de pichones, para los periodos de construcción, incubación y pichones respectivamente. Las filmaciones durante el periodo de construcción se realizaron durante la etapa de construcción del domo. Los nidos en incubación se filmaron una sola vez a lo largo de todo el periodo de incubación (rango de duración de la incubación: 14–18 días; Llambías *et al.* 2018).

La metodología general aquí descrita es común a todos los capítulos. En adelante, se encontrará el desarrollo de la metodología particular empleada en cada capítulo de la tesis.

Referencias

- Arrieta, R. S., Campagna, L., Mahler, B., Lovette, I. & Llambías, P. E. 2022. Local male breeding density affects extra-pair paternity in a south temperate population of Grass Wrens *Cistothorus platensis*. *J. Avian Biol.* e02887.
- Azpillaga, M., Real, J. & Hernández-Matías, A. 2018. Effects of rearing conditions on natal dispersal processes in a long-lived predator bird. *Ecol. Evol.* 8: 6682-6698.
- Baichich, P.J. & Harrison, C. J. O. 2005. A guide to the nests, eggs, and nestlings of North American birds. Princeton University Press.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. & Walker, S. 2015. Fitting linear mixed-effects models using *lme4*. *J. Stat. Softw.* 67: 1–48.
- Brewer, D. 2001. Wrens, Dippers and Thrashers. New Haven, CT: Yale University Press.
- Burns, J. 1982. Nests, territories, and reproduction of Sedge Wrens (*Cistothorus platensis*). *Wilson Bull.* 94: 338–349.

- Fair, J.M., Paul, E., Jones, J., Editors, A., Davie, C. & Kaiser, G. 2010. Guidelines to the use of wild birds in research.
- Fernández, G.J., Corral, M.G. & Llambías, P.E. 2013. Sexual differences in risk-taking behaviour of the Southern House Wren during the nestling rearing stage. *Acta Ethol.* 18: 11–18.
- Fujikawa, A. & Tubelis, D.P. 2020. Home range of *Cistothorus platensis* (Aves: Troglodytidae) in the Brazilian Cerrado. *Iheringia - Ser. Zool.* 110: 1–7.
- Hansell, M.H. 2000. *Bird Nests and Construction Behaviour*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Herkert, J.R., Kroodsma, D.E. & Gibbs, J.P. 2001. Sedge Wren (*Cistothorus platensis*). In Poole, A. (ed.) *The Birds of North America Online*. Ithaca, NY: Cornell Lab of Ornithology. Available at <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/582> (accessed 18 April 2013)
- Jefferies, M.M., Garrido Coria, P.S. & Llambías, P.E. 2021. Nest predator identity and nest predation rates of three songbirds in the central Andes of south temperate Argentina. *Wilson J. Ornithol.* DOI:10.1676/19-00149
- Kroodsma, D.E. & Verner, J. 2020. *Birds of the world*. Cornell Lab of Ornithology.
- Llambías, P.E., Garrido, P.S., Jefferies, M.M. & 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*). *J. Ornithol.* 159: 221–231.
- Llambías, P.E., Jefferies, M.M., Cáceres Apaza, D.P., Garrido, P.S., Zarco, A., Arrieta, R.S. & Bender, J.B. 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.
- 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. *Condor* 114: 629–638.
- Martin, T.E. & Geupel, G.R. 1993. Nest-monitoring plots: methods for locating nest and monitoring success. *J. F. Ornithol.* 64: 507–519.
- Martinez Carretero, E. 2000. Vegetación de los andes centrales de la Argentina. El Valle Uspallata, Mendoza. *Bol. Soc. Argent. Bot* 34: 127–148.
- Massoni, V. & Reborada, J.C. 2002. A neglected cost of brood parasitism: egg punctures by Shiny Cowbirds during inspection of potential host nests. *Condor* 104: 407–412.
- Mayfield, H. 1961. Nesting success calculated from exposure. *Wilson Bull.* 73: 255–261.
- Mendoza, F.C. 2020. Evaluación del efecto de variables ambientales y comportamentales sobre el empollamiento en la Ratona Aperdizada *Cistothorus platensis* en Uspallata, Mendoza, Argentina. Tesis de grado. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Cuyo.
- Menezes, J.C.T. & Marini, M.Â. 2017. Predators of bird nests in the Neotropics: a review. *J. F. Ornithol.* 88: 99–114.
- QGIS Development Team. 2021. QGIS geographic information system. Open source geospatial foundation project [cited 1 Febrero 2022]. <http://qgis.osgeo.org>

Remsen, J. V., Jr., J. I. Areta, E. Bonaccorso, S. Claramunt, A. Jaramillo, D. F. Lane, J. F. Pacheco, M. B. Robbins, F. G. Stiles, and K. J. Zimmer. 2021. A classification of the bird species of South America. American Ornithological Society.

<http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.htm>

R Core Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Shaffer, T.L. 2004. A unified approach to analyzing nest success. *Auk* 121: 526–540.

Zarco, A. & Llambías, P.E. 2018. Chercán de las vegas *Cistothorus platensis*. Atlas de las aves nidificantes de Chile. 25: 516–517.

Capítulo 3

Variación espacio-temporal de los patrones de éxito, inversión y productividad reproductiva de la Ratona Aperdizada

La fenología reproductiva es un aspecto crucial de la historia de la vida de los individuos debido a su profundo efecto sobre el éxito reproductivo (Visser *et al.* 2009, Fernández *et al.* 2020). Se piensa que los patrones estacionales y espaciales en los rasgos de historias de vida se encuentran relacionados principalmente con la variación climática (Visser *et al.* 2009), la disponibilidad de alimento (Visser *et al.* 2012), la depredación de los nidos (Grant *et al.* 2005) y la tasa de parasitismo de cría (Fiorini *et al.* 2009). Así, los individuos podrían posponer o adelantar la reproducción para reducir el riesgo de depredación de nidos (Mönkkönen *et al.* 2009) o evitar coincidir con el pico reproductivo de las aves parásitas de cría (Fiorini *et al.* 2009).

La depredación de nidos es una de las principales causas de fracaso de los nidos (Ricklefs 1969, Slagsvold 1984, Martin *et al.* 2000a), por lo cual sus efectos alcanzarían múltiples decisiones reproductivas. Según el riesgo de depredación percibido, las aves pueden variar su inversión reproductiva (Doligez & Clobert 2003), modificando el tamaño de puesta (Martin 1995, Eggers *et al.* 2006, Decker *et al.* 2012), el tamaño de los huevos (Fontaine & Martin 2006a) y el esfuerzo parental (Fontaine & Martin 2006a). La reducción en el tamaño de puesta contribuye a reducir el número de viajes que los adultos realizan al nido, minimizando a su vez las claves visuales que podrían alertar a un depredador sobre la ubicación del nido (Skutch 1949, Martin *et al.* 2000, Fontaine y Martin 2006). Además, una reducción en el tamaño de puesta podría incrementar la energía disponible para realizar otro intento reproductivo en caso de fracaso (Roper 2005). Entonces, si los individuos ajustan el tamaño de puesta y la actividad parental en función de la probabilidad de depredación del nido, se esperaría un ajuste de dichas variables a la variación temporal y espacial del riesgo de depredación (Delhey *et al.* 2010b, Hirsch-Jacobson *et al.* 2012, Husby & Hoset 2018b).

Varios factores ecológicos podrían ser responsables de la variación espacio-temporal de la depredación de nidos (Husby & Hoset 2018b) y del parasitismo de cría (Rothstein 1990, Mermoz & Reboreda 1998). Las fluctuaciones de las condiciones ambientales influyen sobre la temperatura ambiental y las precipitaciones (Englert Duursma *et al.* 2018), lo cual tiene una implicancia directa sobre la abundancia de alimento (Wiggins *et al.* 1994, Wardrop & Ydenberg 2003). Las fluctuaciones en la disponibilidad y abundancia de alimento afectan a su vez la diversidad y densidad de las presas u hospedadores preferidos (Schmidt 1999, Fiorini *et al.* 2009). Dichos factores, también podrían producir cambios estacionales en la actividad (Sperry *et al.* 2008, Cox *et al.* 2013), comportamiento (Burhans *et al.* 2002, Wilson *et al.* 2007) y abundancia de los depredadores (Grant *et al.* 2005) y aves parásitas de

cría (Fernández & Mermoz 2000). Por lo tanto, variables tales como fecha, hora y/o el área de nidificación pueden afectar al riesgo de depredación y/o parasitismo de cría debido a los diferentes patrones de forrajeo y actividad de los principales grupos de depredadores (Sperry *et al.* 2008, Vogt *et al.* 2003) y aves parásitas de cría (Robinson *et al.* 1995).

La variación estacional del éxito e inversión reproductiva ha sido ampliamente documentada en las aves del hemisferio norte. En el Paleártico y Neártico, el éxito y la inversión reproductiva suelen disminuir a medida que avanza la temporada reproductiva (Perrins 1970, Price *et al.* 1988, Verhulst & Nilsson 2008, Visser & Gienapp 2019). Sin embargo, el conocimiento sobre la ecología y fenología reproductiva de las aves neotropicales es aún limitado, a pesar de que comprenden más del 30 % de la diversidad total de las aves (Delhey *et al.* 2010). Si bien se han reportado resultados de varios estudios en especies tropicales y subtropicales (Poulin *et al.* 1992, Young 1994a, b, Wikelski *et al.* 2000, Hau *et al.* 2008), relativamente pocas investigaciones han examinado los patrones temporales de depredación de los nidos e inversión reproductiva en el sur templado (pero ver Delhey *et al.* 2010A, Segura & Reboreda 2012, Carro *et al.* 2014). El sur templado es una zona de particular interés, ya que los passeriformes que lo habitan se caracterizan por rasgos de historia de vida intermedios entre el norte templado y zonas tropicales (*e.g.*, Fernández *et al.* 2007, Bonacic *et al.* 2015, Llambías *et al.* 2015, 2018, Pretelli *et al.* 2015). Por este motivo, información sobre la variación temporal y espacial del éxito de los nidos de la Ratona Aperdizada contribuirá a una mejor comprensión de la evolución de sus rasgos de historia de vida y biología reproductiva de las aves del sur templado.

Por las razones expuestas anteriormente, en el presente capítulo se describe en detalle la biología reproductiva de la Ratona Aperdizada. En particular, se reportan datos sobre la variación estacional, interanual y espacial en: el éxito de nidificación, el éxito reproductivo, el inicio de la nidificación, las tasas diarias de supervivencia, las tasas diarias de depredación, las tasas de interferencia del Tordo Renegrido, el número de intentos reproductivos, tasas de visita al nido y la duración de los períodos de puesta, incubación y pichones. Además, se reportan datos sobre la variación fenológica de los parámetros de inversión reproductiva de los adultos tales como tamaño de puesta y la proporción de volantones que abandonan el nido. Finalmente, se analiza la variación en el tamaño de puesta entre intentos reproductivos.

Métodos

La descripción del sitio y la especie de estudio pueden encontrarse en el capítulo 2.

Determinación del destino de los nidos reproductivos

Los nidos se consideraron exitosos si al menos un volantón abandonó el nido. Durante el periodo de puesta e incubación, los nidos fueron considerados depredados si se observó la ausencia de todos los huevos. Durante el periodo de pichones, los nidos fueron considerados depredados si se registró la ausencia de todos los pichones antes de que pudiesen abandonar el nido por sus propios medios (día 0-

10). Luego de los 10 días de edad, se constató que los pichones estuviesen afuera del nido y/o que fueran alimentados por los adultos. Se registró si los huevos fueron picados (ovicidio) o si los pichones tuvieron lesiones por picoteo (infanticidio).

Se asumieron siete causas diferentes de deserción del nido: 1) por inclemencias climáticas, si el nido fue abandonado el día después de un frente frío, fuertes lluvias o por crecida e inundación de los cauces de agua; 2) por interferencia del Tordo Renegrado, si se producía una deserción después de que un Tordo Renegrado pusiera un huevo o picoteara los huevos de la Ratona Aperdizada; 3) interferencia del investigador/a, si el abandono del nido ocurrió el día después de capturar a la hembra; 4) causas desconocidas de deserción, si ambos adultos fueron observados con vida, mientras que los huevos se encontraron fríos por más de 2 días o se encontraron a los pichones muertos dentro del nido; 5) muerte de los adultos, si uno de los adultos no fue visto nuevamente en el sitio del estudio; 6) colapso del nido, cuando la estructura del nido no pudo soportar los huevos que contenía y colapsó el fondo del nido y 7) huevos sin eclosionar, si los huevos no eclosionaron después de transcurridos al menos siete días pasado el período medio de incubación. En un caso particular, se consideró que un nido fracasó por causa humana, cuando trabajadores rurales quemaron los pastizales donde las parejas reproductivas tenían nidos activos.

Supervivencia de los nidos

El enfoque general consistió en mantener los análisis lo más simple posibles. Por ello, solo se consideraron modelos con aquellas variables estrictamente necesarias para evaluar la hipótesis abordadas. Sin embargo, algunas variables podrían potencialmente confundir los resultados violando algunos supuestos de independencia. Por ejemplo, las tasas de depredación y supervivencia podrían ser afectadas por la parcela o el año de estudio. Además, las mismas parejas realizaron más de un intento reproductivo y los nidos fueron visitados repetidas veces para registrar su supervivencia.

Se estimó la tasa de supervivencia diaria de los nidos utilizando modelos lineales generalizados mixtos con una función de enlace logística que consideró a los días de exposición de los nidos (Shaffer 2004). Este modelo considera el destino del nido por cada intervalo de visita, sumando tantos días de supervivencia como visitas haya tenido el nido. La variable respuesta se modeló bajo una distribución de errores binomial (codificada como 0 = falló durante el intervalo y 1 = sobrevivió al intervalo). El modelo logístico de exposición asume que todos los nidos sobreviven o fracasan independientemente unos de otros y que las probabilidades diarias de supervivencia son homogéneas entre visitas al nido que tienen los mismos valores de variable explicativa (Shaffer 2004). La función de enlace fue modificada para poder considerar una longitud de días de exposición variable para cada nido, eliminando suposiciones sobre cuándo ocurren los fracasos de dichos nidos. Esta modificación fue necesaria debido a que la probabilidad de sobrevivir a un intervalo depende de su extensión (Shaffer 2004). Así, la probabilidad de sobrevivir un intervalo corto es mayor, respecto a la de sobrevivir un intervalo más extenso. Además, por ser un modelo lineal generalizado mixto, permite incluir efectos

aleatorios para corregir la falta de independencia entre observaciones agrupadas. Por ejemplo, la identidad de la pareja reproductiva o la identidad del nido son observaciones agrupadas que muchas veces provienen de la misma pareja o del mismo nido, por ello que violan el supuesto de independencia. A su vez dependiendo el análisis en cuestión se contemplaron diversas estructuras de efectos aleatorios para poder contemplar la varianza de los datos (*e.g.* día de filmación, al tamaño de puesta, al número pichones, la identidad del observador de las filmaciones o el año). Cuando la estructura de efectos aleatoria propuesta fue demasiado compleja para ser soportada debido al sobreajuste del modelo, se eliminó la parte más compleja para obtener un modelo más parsimonioso. Este procedimiento permitió seleccionar una estructura de efectos aleatorios más estable para asegurar la convergencia del modelo y a su vez representar la estructura de los datos (ver Azpillaga et al. 2018). Ver tabla 3.1 con la estructura de efectos aleatorios empleada en cada modelo.

La supervivencia (S) total de los nidos se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$S = PSD^D$$

En donde D es la duración media del período de nidificación y PSD es la probabilidad de supervivencia diaria de los nidos. La tasa de supervivencia diaria se puede modelar en términos de alguna variable explicativa X_i mediante la siguiente fórmula:

$$PSD = \frac{e^{\beta_0 + \beta_1 X_i}}{1 + e^{\beta_0 + \beta_1 X_i}}$$

Dicha fórmula es la inversa de la función vínculo con días exposición del modelo logístico (Shafer 2004).

El cálculo de la probabilidad diaria de depredación se realizó empleando la misma metodología explicada anteriormente, pero únicamente se consideraron nidos exitosos y depredados. Se excluyó cualquier otra causa de fracaso del nido. La tasa diaria de depredación se calculó entonces como:

$$\text{probabilidad diaria de depredación} = 1 - PSD$$

Se determinó la frecuencia de nidos exitosos, depredados, con interferencia del Tordo Renegrido, así como el fracaso de los nidos por otras causas conocidas. Para estimar la variación temporal, espacial e interanual de la tasa de supervivencia, la tasa diaria de depredación, la tasa de interferencia por el Tordo Renegrido, el número de intentos reproductivos, inversión y productividad reproductiva se compararon modelos que incluyeron las combinaciones biológicamente razonables y estadísticamente convergentes entre las tres variables elegidas: 1) día estandarizado, 2) parcela y 3) año (ver tabla 3.1).

La tasa diaria de supervivencia y la tasa diaria de depredación se estimaron ajustando regresiones logísticas con días de exposición de Shaffer (2004). Para los modelos de variación temporal se agregó el número de nidos activos por día como un *offset* para compensar el bajo número de nidos activos al principio y final de la temporada en dichas estimaciones diarias. Debido a que los patrones temporales de depredación de nidos varían de acuerdo al período de nidificación (Mayfield 1961, Wilson *et al.* 2007) se agregó el período (puesta, incubación o pichones) como covariable en los modelos de

probabilidad diaria de depredación. Para estos análisis se excluyó de las comparaciones la parcela Bóvedas por contar con un solo año de datos. Como efecto aleatorio se agregó la identidad del nido.

Interferencia del Tordo Renegrado

Se reportaron las tasas de 1) parasitismo de cría, 2) picadura de huevos y 3) de interferencia del Tordo Renegrado. Se calculó la tasa de parasitismo de cría del Tordo Renegrado como el número de nidos parasitados sobre el total de nidos de ratona con huevos. Dado que muchos nidos no fueron parasitados, pero fueron afectados por el Tordo Renegrado debido a la picadura de huevos se calculó la tasa de picadura por el Tordo Renegrado como el número de nidos de Ratona Aperdizada que recibieron la picadura de al menos un huevo sobre el total de nidos. Por último, se consideró la interferencia del Tordo Renegrado como la suma de nidos tanto parasitados como picados por el tordo sobre el total de nidos de Ratona Aperdizada. Se asumió que los huevos fueron picados por tordos si la entrada del nido estaba agrandada y los huevos se encontraban picados. Las picaduras causadas por el Tordo Renegrado pueden dejar un gran agujero de forma triangular en la cascara del huevo de la Ratona Aperdizada (*e.g.*, Tuero *et al.* 2007, registros en Uspallata Fig. 3.1A) o muchas veces las picaduras que dejan son de pequeño tamaño (Fig. 3.1B). Se comparó la variación interanual y entre parcelas de estudio de las tasas de parasitismo de cría mediante un modelo lineal generalizado (ver tabla 3.1).

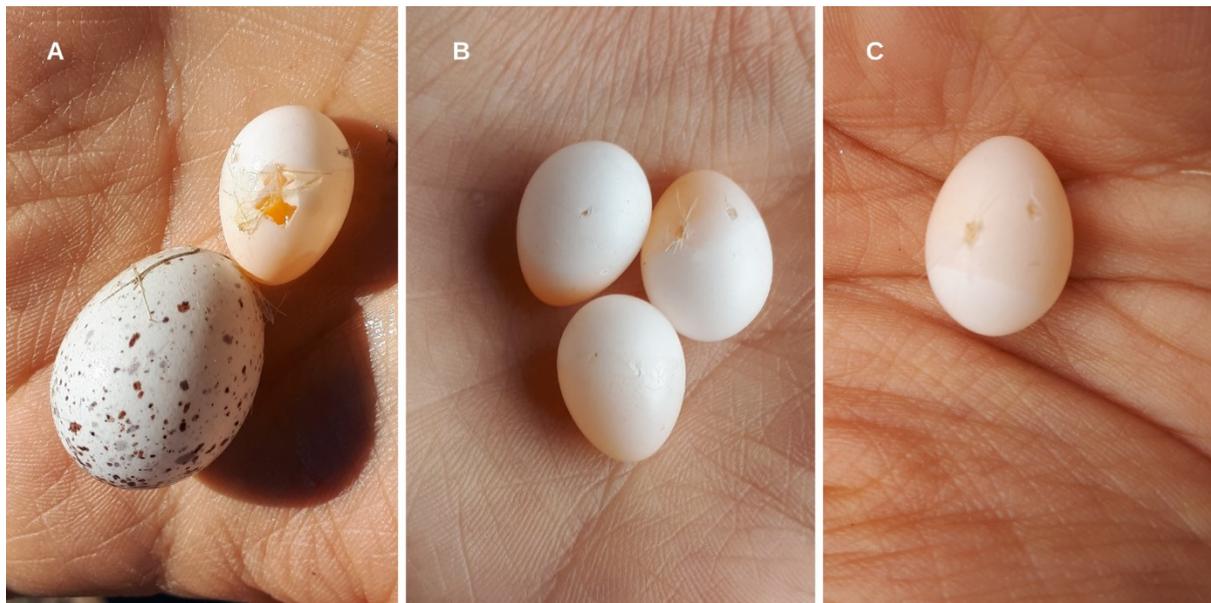


Figura 3.1. Registros del patrón de picaduras encontrado en los huevos de Ratona Aperdizada (color blanco). A) Huevo de Ratona Aperdizada con patrón triangular de picadura muy probablemente realizado por el Tordo Renegrado, debido a que además se encontró un huevo parásito (huevo con manchas marrones). B y C) Huevos de Ratona Aperdizada con un patrón de picadura distinto que A). Las picaduras son de pequeño tamaño y apenas traspasan la cáscara del huevo, se asume que las picaduras fueron causadas por una hembra de tordo debido a que se observó la entrada del nido agrandada.

Tamaño de puesta

El tamaño de la puesta promedio de la Ratona Aperdizada se determinó sólo para nidos que sobrevivieron el período de puesta y en los que no hubo indicios de interferencia del Tordo Renegrido (*e.g.*, huevos picados, huevos parásitos, o en los que se observó la entrada del nido agrandada; Llambías *et al.* 2018).

Las diferencias en el tamaño de puesta a lo largo de la temporada, entre años, parcelas e intentos reproductivos de las parejas anilladas se evaluaron con modelos lineales generalizados mixtos (MLGM) con distribución de errores Conway-Maxwell Poisson (función vínculo *log*) (Tabla 3.1). Dicha distribución de errores considera la subdispersión de datos tales como el tamaño de puesta, cuya variación oscila entre 1 y 6 huevos, siendo la variación mucho menor que la predicha bajo una distribución de Poisson (Francis *et al.* 2012). El día estandarizado de la temporada, el año y la parcela se evaluaron como efectos fijos. La identidad de la hembra se incorporó como efecto aleatorio.

Dado que numerosos nidos fueron intentos de renidificación (luego de fracaso) o segundos intentos (luego de éxito) de una misma hembra durante la temporada, se comparó el tamaño de puesta como efecto fijo para el primer y segundo intento reproductivo considerando el destino del nido (exitoso o fracasado) del primer intento reproductivo mediante pruebas de Wilcoxon pareadas (Tabla 3.1).

Productividad

Pichones. El número de pichones que eclosionaron exitosamente se determinó a partir de nidos con tamaño de puesta conocido. Se consideraron solo los nidos en los que al menos un pichón eclosionó, sin contar los nidos que se perdieron en el transcurso de la incubación. A su vez, se calculó el éxito de eclosión, como la proporción entre el número de pichones que eclosionaron y el tamaño de puesta del nido. Se evaluaron con MLGM las diferencias espacio-temporales en el número de pichones producidos (distribución Conway-Maxwell-Poisson) y en éxito de eclosión (distribución binomial). Para el análisis del éxito de eclosión, se utilizó el tamaño de puesta como factor de ponderación para el cálculo de las probabilidades. Como variables explicativas de ambos modelos se incorporó el efecto aditivo del día estandarizado, la parcela y el año. Como efecto aleatorio se incorporó la identidad de la hembra (Tabla 3.1). Para los análisis solo se consideraron aquellos nidos a los que se les pudo determinar el número preciso de pichones que eclosionaron.

Volantones. Se calculó la productividad reproductiva de las hembras como el número de volantones producidos por nido, sin considerar nidos que fracasaron. Además, se calculó la proporción entre el número de volantones que abandonaron exitosamente el nido sobre el tamaño de puesta. Las diferencias espacio-temporales en el número de volantones (distribución Conway-Maxwell-Poisson) y en la proporción de volantones producidos (distribución binomial) se evaluaron mediante MLGM (Tabla 3.1). Para el análisis que consideró la proporción de volantones producidos, se utilizó el tamaño de puesta como factor de ponderación para el cálculo de las probabilidades. Como variables explicativas

se incorporó el efecto aditivo del día estandarizado, la parcela y el año. Como efecto aleatorio se agregó la identidad de la hembra. Para los análisis solo se consideraron aquellos nidos exitosos a los que se le pudo determinar el número preciso de volantones producidos.

Intentos reproductivos

La fecha de inicio de la nidificación se calculó a partir de la fecha de puesta del primer huevo. Se calculó con precisión en el 81% de los nidos (porcentaje de nidos encontrados durante la construcción, puesta e incubación temprana). Aquellos nidos con fecha de inicio desconocida debido a que fueron encontrados avanzados en el ciclo de nidificación, se estimó el día de inicio a partir de alguna fecha conocida (eclosión o grado de desarrollo de pichones) que sirviera de referencia para calcular hacia atrás el inicio del nido. La fecha estimada de inicio se calculó teniendo como referencia el tamaño de puesta – 1, la duración promedio de la incubación (15 días) y la duración promedio del período de pichones (16 días). En caso que el nido con pichones fracasara antes de abandonar el nido se determinó la edad aproximada de los pichones en función del grado de desarrollo y del tamaño de los pichones (*i.e.*, movilidad, tamaño, apertura de los ojos, presencia de plumas y grado desarrollo corporal, largo y coloración del pico, largo del tarso y largo de las alas). De acuerdo a la fecha de puesta del primer huevo para cada temporada (día cero), se asignó para cada nido un día estandarizado y una semana estandarizada. Se cuantificó el número de intentos reproductivos iniciados por semana, así como el número total de nidos activos por día y por semana para cada parcela (Arroyo, Rio y Bóvedas). Se calculó el número de intentos reproductivos por hembra en cada temporada. Por último, se calculó el número de nidadas exitosas como el número de eventos que produjeron al menos un volantón por hembra en cada temporada.

Cuidado parental

La variación estacional, anual y entre parcelas de la actividad parental se estimó a partir de 184 (2013–2016) filmaciones durante el periodo de construcción, 374 (2011–2018) durante el periodo de incubación y 720 (2011–2018) durante el periodo de pichones de 2-3, 7-8 y 11-12 días de edad. Los videos se analizaron en el laboratorio para determinar el número total de viajes desde y hacia el nido para cada período. En cada filmación, el número total de viajes se relativizó respecto al total de horas filmadas. La variación estacional, anual y espacial de la actividad parental durante la construcción, incubación y el período de pichones se analizaron mediante tres modelos lineales mixtos (Tabla 3.1). Se consideró el número de viajes al nido^h como variable respuesta por cada período de nidificación. Como variables explicativas de los tres modelos se incorporaron el año, la parcela y términos polinomiales del día estandarizado (cuadráticos y cúbicos). Para el modelo de viajes de construcción, se incorporó la identidad de la pareja reproductiva y el día de construcción como efectos aleatorios. Para el modelo de incubación se incorporó la identidad de la pareja, el tamaño de puesta, y el día de incubación. Para el modelo de viajes de alimentación se incorporó también la edad de los pichones

como variable explicativa y como efecto aleatorio el número de pichones (tamaño nidada), la edad del nido y la identidad del observador de las grabaciones comportamentales.

Duración del estadio de nidificación

Se calculó el largo del período de puesta como el número de días que transcurrieron desde la puesta del primer huevo hasta la puesta del último. El periodo de incubación se calculó como el número de días que transcurrieron desde la puesta del último huevo hasta la eclosión del primer pichón. El periodo de pichones, como el número de días desde la eclosión del primer pichón hasta que los volantones abandonaron el nido exitosamente. La duración del estadio de nidificación como el número de días entre la puesta del primer huevo hasta que los pichones abandonaron el nido.

Selección de modelos

Todos los análisis se realizaron en R (R Core Team, 2019) mediante el paquete *lme4* (Bates *et al.* 2015) y *glmmTMB* (Brooks *et al.* 2017). La comparación entre modelos anidados se realizó mediante prueba de hipótesis. Sin embargo, la comparación entre distintas estructuras de modelos no anidados entre sí se realizó aplicando teoría de la información de Akaike. Se realizaron pruebas *post hoc* de Tukey para las comparaciones por pares.

Tabla. 3.1. Construcción de modelos para evaluar la variación espacio-temporal en la supervivencia diaria, la probabilidad diaria de depredación del nido, la interferencia del Tordo Renegrado, el tamaño de puesta, la productividad y el cuidado parental. La tabla resume el diseño de los modelos evaluados con sus respectivas variables respuestas, efectos fijos, aleatorios y *offsets*. MLGM: modelo lineal generalizado mixto, MLG modelo lineal generalizado, MLM: modelo lineal mixto, CMP: distribución *Conway-Maxwell Poisson*.

Variable respuesta	Efectos fijos	Efecto aleatorio	<i>offset</i>
Supervivencia diaria <i>MLGM logístico</i>	año, día de la temporada, parcela	nido	número nidos activos
Probabilidad diaria de depredación <i>MLGM logístico</i>	año, día de la temporada, parcela, periodo	nido	número nidos activos
Interferencia Tordo Renegrado <i>MLGM proporción</i>	día de la temporada, parcela	pareja, año	número nidos en puesta
Tasa parasitismo de cría <i>GLM proporción</i>	año, parcela	-	-
Tamaño de puesta <i>MLGM CMP</i>	año, día de la temporada, parcela, intento reproductivo	hembra	-
<i>Comparación pareada de Wilcoxon</i>	éxito/fracaso entre intentos nidificación	-	-
Número de pichones <i>MLGM CMP</i>	año, día de la temporada, parcela	hembra	-
Tasa de eclosión <i>MLGM proporción</i>	año, día de la temporada, parcela	hembra	-
Número de volantones <i>MLGM CMP</i>	año, temporada parcela	hembra	-

Volantones/tamaño de puesta <i>MLGM proporción</i>	año, día de la temporada, parcela	hembra	-
Intentos reproductivos <i>MLGM CPM</i>	año, día de la temporada, parcela	hembra	-
Viajes de construcción ^{-h} <i>LMM</i>	año, día de la temporada, parcela	pareja, día de construcción	-
Viajes de incubación ^{-h} <i>LMM</i>	año, día de la temporada, parcela	pareja, tamaño de puesta, día incubación	-
Viajes alimentación ^{-h} <i>LMM</i>	año, día de la temporada, parcela, edad pichones	nido, tamaño nidada, id. observador	-

Resultados

Éxito de nidificación

Se localizaron 619 nidos reproductivos, 356 nidos no reproductivos (nidos en los cuales no se observaron huevos) y 231 plataformas (nidos incompletos) a lo largo de 9 temporadas reproductivas (2010 a 2018). Además, 5 nidos que no se pudo clasificar como reproductivos o no reproductivos. Se pudo determinar el destino de 587 (94.82%) nidos, de los cuales 192 (32.71%) tuvieron volantones y 395 (67.28%) fracasaron. La

Tabla 3.2. Causas de fracaso y deserción de nidos de la Ratona Aperdizada en Uspallata, Mendoza, Argentina (2010 a 2018).

Destino (<i>n</i> = 587 nidos)	%
Depredación	30.83
Ovicidio e infanticidio	3.41
Fracaso por causa humana	3.07
<i>Causas de deserción de los nidos:</i>	
Inclencencias meteorológicas	2.90
Interferencia del Tordo Renegrido	18.91
Deserción por causas desconocidas	7.15
Colapso del nido	1.19
No eclosión de huevos	0.51

probabilidad de supervivencia diaria para un nido promedio fue de 0.965 ($IC_{2.5-97.5\%} = 0.939 - 0.980$) y la probabilidad de sobrevivir todo el estadio de nidificación fue de 0.298. En la Tabla 3.2 se reportan los porcentajes de fracaso de los nidos por depredación, interferencia del Tordo Renegrido, inclencencias meteorológicas, deserción y otras causas.

La probabilidad de supervivencia diaria no varió entre años ($X^2 = 0.62, P = 0.43$), pero sí entre parcelas ($X^2 = 13.91, P < 0.001$) y dentro de la temporada reproductiva (Tabla 3.2 y 3.6). Para la parcela Arroyo la supervivencia diaria promedio fue de 0.963 ($IC_{2.5-97.5\%} = 0.958 - 0.968$) y la probabilidad de sobrevivir todo el estadio de nidificación fue de 0.276 ($IC_{2.5-97.5\%} = 0.231 - 0.330$), menor valor que para Río en donde la supervivencia diaria promedio fue de 0.977 ($IC_{2.5-97.5\%} = 0.972 - 0.981$) y la supervivencia acumulada para todo el estadio de nidificación fue de 0.452 ($IC_{2.5-97.5\%} = 0.380 - 0.520$). Las tasas de supervivencia diaria variaron de forma cuadrática con el día de la temporada reproductiva (Tabla 3.3 y 3.6, $w_i = 0.98$). La variación entre parcelas se reflejó también en el patrón temporal de supervivencia diaria de los nidos. Para Arroyo, la probabilidad acumulada de supervivencia de los nidos al inicio de la temporada (día 1) fue de 49.32% ($IC_{2.5-97.5\%} = 46.00-52.51$) y al final (día 105) de la

temporada fue de 42.15 % ($IC_{2.5-97.5\%} = 40.01-44.73$). A mediados de temporada (días 56 a 70), se registró el punto mínimo de supervivencia, alcanzando el 37.28% ($IC_{2.5-97.5\%} = 36.77-38.62$). El patrón estacional de supervivencia para Arroyo estuvo representado por una curva cóncava, Fig. 3.2). Para Río, el patrón temporal de supervivencia indica una disminución gradual de las tasas diarias de supervivencia, con una curva convexa (Fig. 3.2). La tasa de supervivencia acumulada al inicio (día 10) fue de 53.25% ($IC_{2.5-97.5\%} = 49.33-57.27$) y con el avance de la temporada (día 112) disminuyó a 40.56% ($IC_{2.5-97.5\%} = 38.35 - 43.05$).

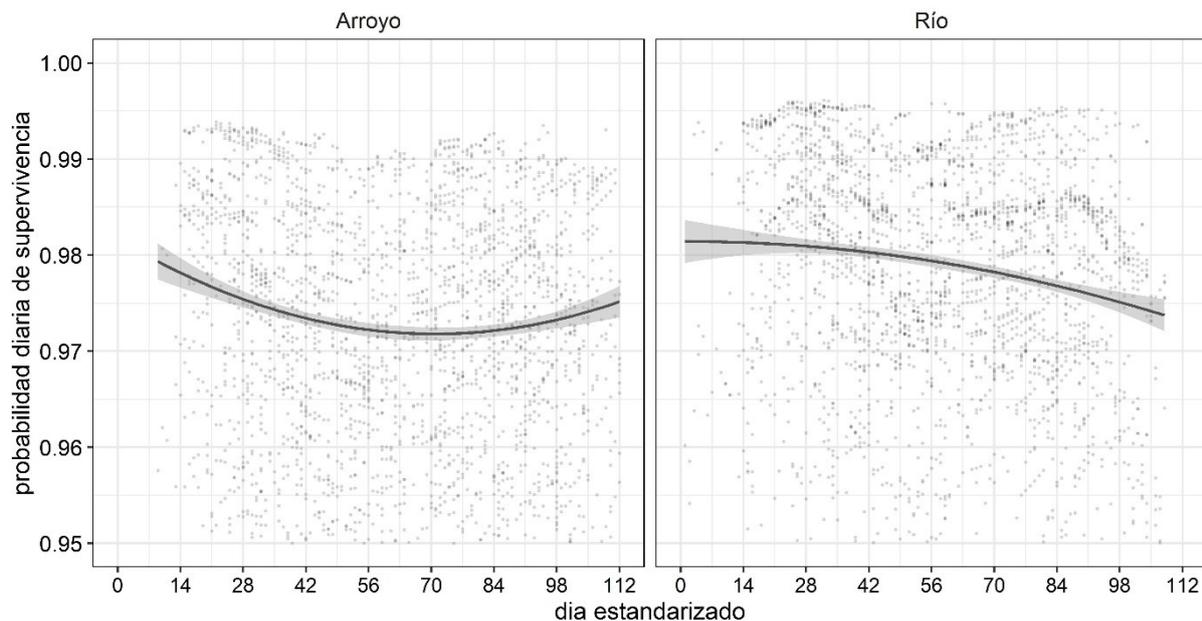


Figura 3.2. Variación temporal de la probabilidad diaria de supervivencia de nidos de Ratona Aperdizada en dos parcelas de estudio (Arroyo y Río). Los puntos indican las estimaciones diarias de supervivencia de cada nido monitoreado por cada día de visita al nido. Las sombras de las líneas indican intervalos de confianza del 95% en torno a los valores predichos de la tasa diaria de supervivencia de los nidos. El número de nidos activos por día se incorporó al modelo como *offset* o factor de compensación para poder detectar algún pico temporal en la frecuencia de éxitos en la supervivencia. La identidad del nido se modeló como efecto aleatorio.

Probabilidad de depredación de nidos

La depredación de nidos fue la principal causa de fracaso de los nidos (Tabla 3.2) con una probabilidad diaria promedio de depredación de nidos de 0.016 ($IC_{2.5-97.5\%} = 0.008 - 0.029$). Las tasas diarias de depredación fueron similares entre años ($\chi^2 = 8.94, P = 0.26$), pero variaron de forma cuadrática con la temporada reproductiva (Tabla 3.3 y 3.6, $w_i = 0.99$) y entre parcelas de estudio ($\chi^2 = 20.10, P < 0.001$). La parcela Arroyo tuvo la mayor tasa de depredación, con una probabilidad diaria del 0.029 ($IC_{2.5-97.5\%} = 0.020 - 0.042$), mientras que en la parcela Río fue del 0.009 ($IC_{2.5-97.5\%} = 0.005 - 0.014$).

Las tasas diarias de depredación durante el estadio de nidificación (puesta + incubación + pichones) aumentaron de forma cuadrática con el día de la temporada para las parcelas Arroyo y Río (Tabla 3.3 y

3.6, $w_i = 0.99$, Fig. 3.3A). Sin embargo, al analizar el período de puesta, incubación o pichones por separado, las tasas diarias de depredación fueron máximas a mediados de temporada para la parcela Arroyo (Fig. 3.3B), mientras que para la parcela Río, el pico a mediados de temporada fue menos pronunciado (Fig. 3.3B). Las diferencias en las tasas diarias de depredación entre períodos de nidificación se encuentran extensamente desarrolladas en el capítulo 5, donde se evalúa el efecto de la actividad parental sobre la probabilidad de depredación de nidos.

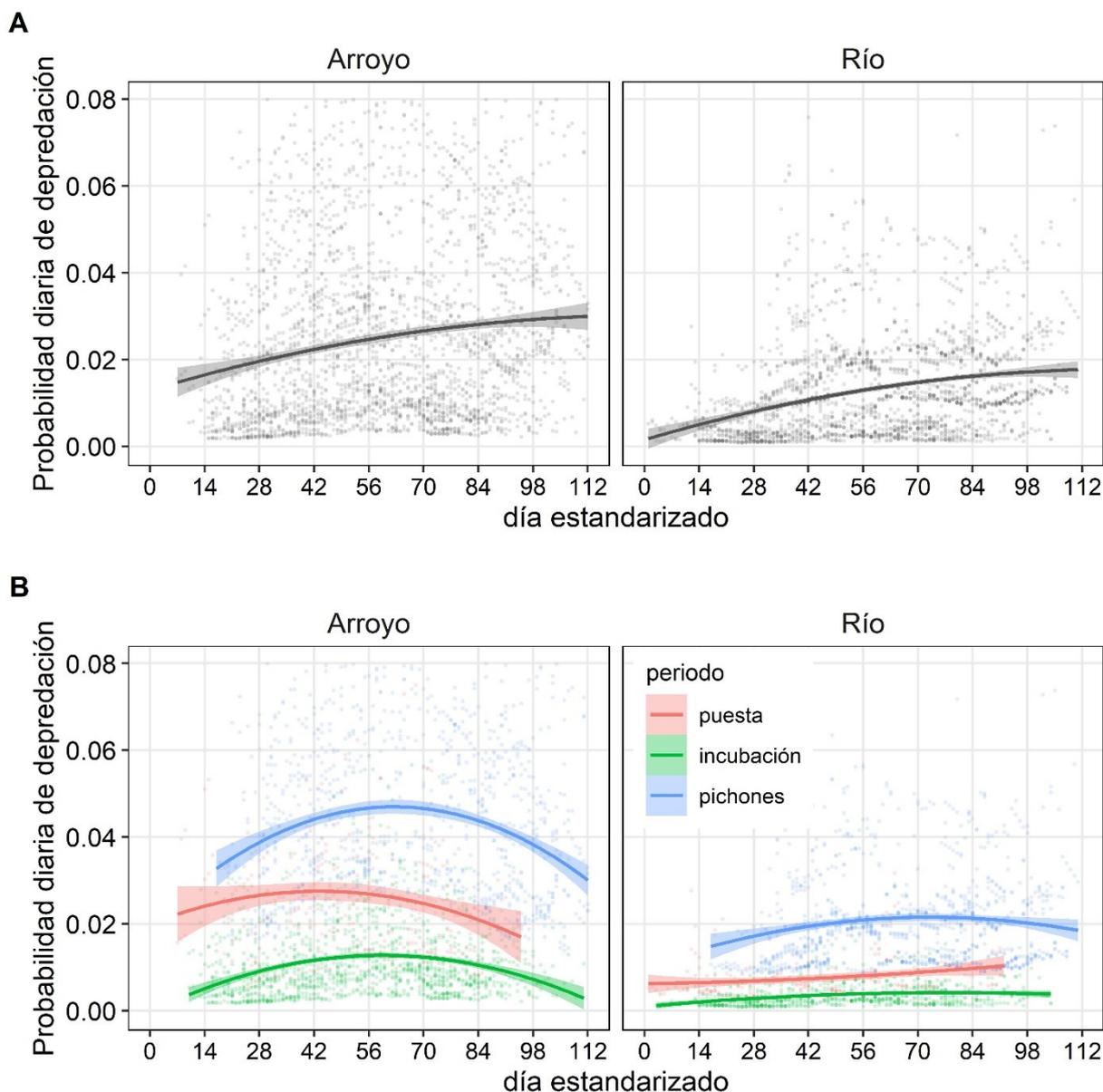


Figura 3.3. A) Variación temporal de la probabilidad diaria de depredación de nidos de Ratona Averdizada durante el estadio de nidificación en dos parcelas de estudio (Arroyo y Río) y B) variación temporal de la probabilidad diaria de depredación de nidos de Ratona Averdizada en dos parcelas de estudio (Arroyo y Río) para el periodo puesta, incubación o pichones. Los puntos indican las estimaciones diarias de supervivencia de cada nido monitoreado por cada día de visita al nido. Las sombras de las líneas indican intervalos de confianza del 95% en torno a los valores predichos de la tasa diaria de depredación de los nidos. El número de nidos activos por día se incorporó al modelo como *offset* o factor de compensación para poder detectar algún pico temporal en la frecuencia de eventos de depredación. La identidad del nido se incorporó como efecto aleatorio.

Interferencia del Tordo Renegrado

La segunda causa de fracaso más importante fue por deserción debido a la interferencia del Tordo Renegrado afectando el 18.91 % de los nidos ($n = 587$ nidos) (Tabla 3.2). El parasitismo de cría del Tordo Renegrado afectó al 30.85 % de los nidos ($n = 619$ nidos). No obstante, todos los huevos parásitos encontrados fueron removidos por lo que el impacto de la interferencia del tordo sobre el éxito de nidificación y el éxito reproductivo de la ratona probablemente hubiera sido mayor. La picadura de huevos afectó al 3.88 % de los nidos ($n = 619$ nidos). La tasa de interferencia del Tordo Renegrado (parasitismo + picadura de huevos) afectó al 36.63 % de los nidos ($n = 619$ nidos). El porcentaje de interferencia por parte del Tordo Renegrado varió entre años ($\chi^2 = 25.83$, $P = 0.001$) y parcelas de estudio ($\chi^2 = 65.55$, $P < 0.001$) (Tabla 3.4 y 3.6). El mayor porcentaje de nidos afectados por la interferencia del Tordo Renegrado tuvo lugar en Bóvedas (96.8%, $n = 95$ nidos). En Arroyo y en Río el porcentaje de interferencia por el tordo fue de 37.9 % y 20.4% respectivamente ($n = 343$ nidos y $n = 181$ nidos, respectivamente). La variación temporal de la interferencia del Tordo Renegrado disminuyó cuadráticamente con el avance de la temporada (comparación solo entre Arroyo y Río, debido a que Bóvedas solo fue monitoreado un año, Tabla 3.3 y 3.6, Fig. 3.4).

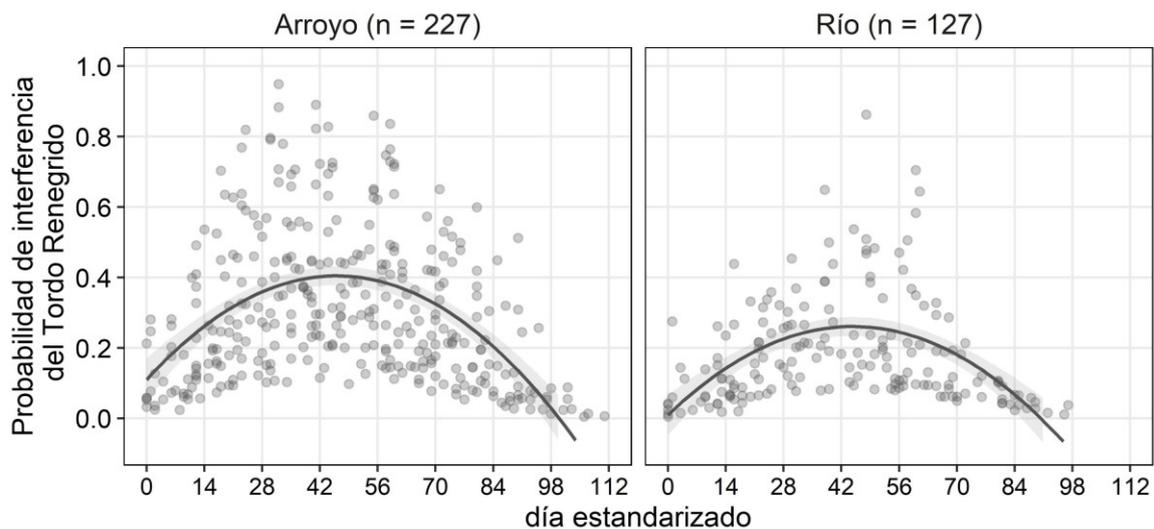


Figura 3.4. Variación temporal de la probabilidad de interferencia del Tordo Renegrado en nidos de Ratona Aperedizada. Los puntos representan la fecha de inicio de la puesta de los nidos de Ratona Aperedizada encontrados en puesta en función de su probabilidad de parasitismo y picadura de huevos. Las curvas negras corresponden a los valores predichos de probabilidad de parasitismo y picadura de huevos, las sombras grises indican intervalos de confianza del 95% en torno a los valores predichos. El número de nidos en puesta se incorporó como *offset*. La identidad del nido y el año se modelaron como efectos aleatorios.

Tabla 3.3. Resultado de la selección de modelos de supervivencia de nidos para las variables temporales y las covariables parcela y periodo de nidificación de la Ratona Aperdizada, en Uspallata, Mendoza, Argentina (2010-2018). La identidad del nido se utilizó como efecto aleatorio en todos los modelos. A su vez, se incorporó el año como efecto aleatorio en los modelos de interferencia del Tordo Renegrido. Los modelos se compararon utilizando el criterio de información de Akaike corregido para un tamaño de muestra pequeño (AIC_c). Los modelos fueron clasificados según el mayor grado de soporte ($\Delta AIC_c = 0$) hasta los de menor soporte; k es el número de parámetros en cada modelo. El peso de Akaike (w_i) es el peso de la evidencia para el modelo i , dados los datos. En **negrita**, modelos con mayor soporte. El número de nidos activos por día se incorporó al modelo como *offset* o factor de compensación para poder detectar algún pico temporal en la frecuencia de supervivencia, depredación o parasitismo.

Modelos	$-logLik$	AIC_c	ΔAIC_c	w_i
<i>Probabilidad de supervivencia diaria</i>				
día² + parcela + período	1179.637	2371.286	0.000	0.998
día + parcela + período	1186.551	2385.115	13.829	0.001
día ³ + parcela + período	1187.201	2386.414	15.128	0.001
nulo	1234.332	2472.665	101.379	0.000
<i>Probabilidad diaria de depredación</i>				
día² + parcela + período	649.941	1311.898	0.000	0.987
día + parcela + período	654.927	1321.871	9.973	0.007
día ³ + parcela + período	654.938	1321.892	9.994	0.007
nulo	708.972	1421.946	110.047	0.000
<i>Probabilidad de interferencia del Tordo Renegrido</i>				
día² + parcela	301.941	613.998	0.000	0.782
día ²	304.236	616.549	2.551	0.218
día + parcela	311.523	633.161	19.163	0.000
Parcela	313.036	634.150	20.151	0.000
día ³ + parcela	312.485	635.085	21.087	0.000
día	314.326	636.730	22.731	0.000
nulo	315.430	636.906	22.907	0.000

Tabla 3.4. Variación entre años y parcelas del porcentaje de parasitismo de cría del Tordo Renegrido en los nidos de la Ratona Aperdizada.

Año	Parcela	Total de nidos	Nidos parasitados	Parasitismo (%)
2010	Arroyo	10	3	30.00
2011	Arroyo	41	13	31.71
2012	Arroyo	61	39	63.93
2013	Arroyo	41	28	68.29
2014	Arroyo	43	8	18.60
2015	Arroyo	39	6	15.38
2016	Arroyo	31	6	19.35
2017	Arroyo	42	13	30.95
2018	Arroyo	35	14	40.00
2017	Bóvedas	95	92	96.84
2015	Río	42	9	21.43
2016	Río	59	7	11.86
2017	Río	46	6	13.04
2018	Río	34	15	44.12

Tamaño de puesta

El tamaño de puesta promedio fue de 4.76 huevos ($n = 311$, $DE \pm 0.04$ huevos, rango: 2 – 7 huevos, moda = 5 huevos). La inversión en tamaño de puesta fue constante entre años ($X^2 = 1.06$, $P = 0.99$) y la evidencia a favor del incremento en el tamaño de puesta a lo largo de la temporada reproductiva fue muy débil ($X^2 = 3.09$, $P = 0.08$). Sin embargo, varió entre parcelas de estudio. El tamaño de puesta en Arroyo fue de 4.84 huevos ($n = 227$ nidos, $DE = 0.71$), el Río de 4.64 huevos ($n = 127$ nidos, $DE = 0.73$) y en Bóvedas de 4.56 huevos ($n = 25$ nidos, $DE = 0.58$). En Arroyo, el tamaño de puesta fue significativamente mayor que en Río ($X^2 = 5.03$, $P = 0.02$, Tabla 3.5 y 3.6). La comparación del tamaño de puesta entre Bóvedas, Arroyo y Río (evaluado solo para el 2017) no alcanzó a ser significativa ($X^2 = 5.58$, $P = 0.06$). El tamaño de puesta aumentó con el número de intentos reproductivos ($X^2 = 6.69$, $P = 0.01$, Fig. 3.5A). La mayor diferencia ocurrió entre el primer y segundo intento de nidificación, con un aumento de 0.27 en el tamaño de puesta promedio (1^{er} vs 2^{do} intento: $z_{radio} = 3.31$, $P = 0.01$).

El aumento del tamaño de puesta en el segundo intento reproductivo no estuvo explicado por éxito o fracaso del primer intento. Tanto las hembras que tuvieron una primera nidada exitosa ($Z = -3.08$, $P = 0.04$, $n = 26$ hembras), como aquellas que perdieron su nidada debido a la interferencia del tordo o a la depredación ($z = -3.26$, $P = 0.02$, $n = 33$ hembras), aumentaron el tamaño de puesta a partir de su segundo intento reproductivo (Fig. 3.5B).

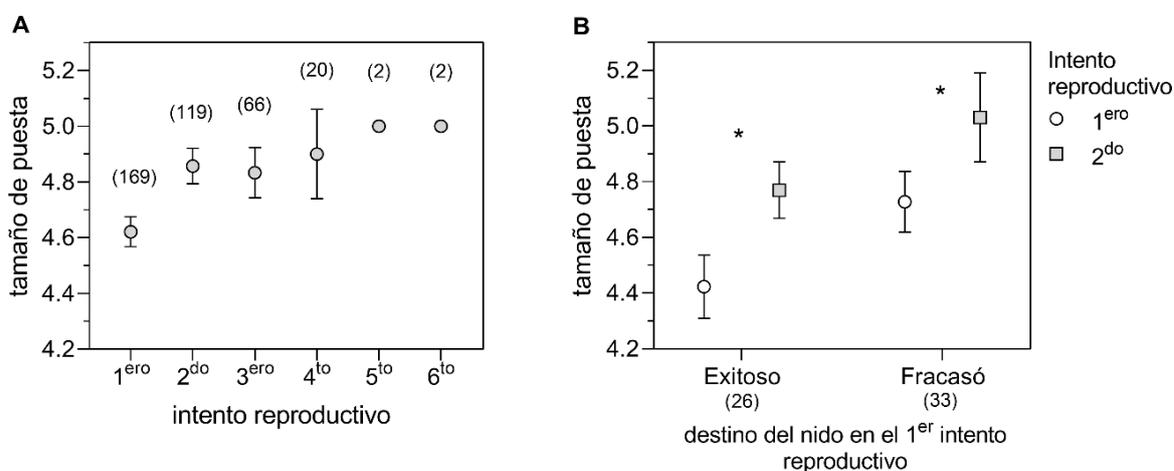


Figura 3.5. A) Incremento del tamaño de puesta con el número de intentos reproductivos de la Ratona Aperdizada. Los puntos indican el tamaño de puesta promedio y las barras de error representan el error estándar obtenido mediando un MLGM con la identidad la hembra modelada como efecto aleatorio. Los valores entre paréntesis indican el número de nidos por cada intento reproductivo. B) El aumento del tamaño de puesta fue independiente al del éxito o fracaso de intento reproductivo anterior. Los asteriscos indican diferencias significativas de las pruebas de Wilcoxon pareado entre el primer y segundo intento reproductivo.

Productividad

Pichones. El número de pichones que eclosionaron fue constante entre años ($X^2 = 2.20$, $P = 0.97$) y a lo largo de la temporada ($X^2 = 2.73$, $P = 0.10$). En promedio, el número de pichones que eclosionó por nido en Arroyo fue de 3.99 pichones ($n = 141$ nidos, $DE = 1.36$), en Río de 4.10 pichones ($n = 88$ nidos,

DE = 0.94), y en Bóvedas de 3.13 pichones ($n = 22$ nidos, DE = 1.39). Sin embargo, la variación en el número de pichones que eclosionaron entre parcelas no alcanzó a ser significativa entre Río y Arroyo ($X^2 = 3.51, P = 0.06$). Tampoco, cuando se compararon las tres parcelas activas durante 2017 ($X^2 = 5.41, P = 0.07$). No obstante, el número de nidos que sobrevivió desde la puesta hasta la eclosión disminuyó un 38% para Arroyo ($n_{puesta} = 227$ nidos vs. $n_{eclosión} = 141$ nidos) y un 31 % para Río ($n_{puesta} = 127$ nidos vs. $n_{eclosión} = 88$ nidos).

El éxito de eclosión (proporción de pichones que eclosionaron respecto al tamaño de puesta) no varió entre años ($X^2 = 3.95, P = 0.86$). Dentro de la temporada reproductiva, la variación en el éxito de eclosión fue muy leve y no significativa ($X^2 = 3.10, P = 0.07$). En contraste, se encontró una fuerte variación espacial en el éxito de eclosión de los huevos ($X^2 = 9.80, P = 0.007$). En Río, el 93.68% de los huevos eclosionaron exitosamente (DE = 2.13 %, $n = 72$ nidos), mientras que en Arroyo, el 85.83% (DE = 2.12%, $n = 122$ nidos) y en Bóvedas, el 84.24 % de los huevos eclosionaron (DE = 6.86 %, $n = 11$ nidos) (Tabla 3.5).

Volantones. El número de volantones producidos varió marginalmente entre años ($X^2 = 14.46, P = 0.07$), pero aumentó con el avance de la temporada ($X^2 = 10.33, P = 0.001$). En promedio, el número de

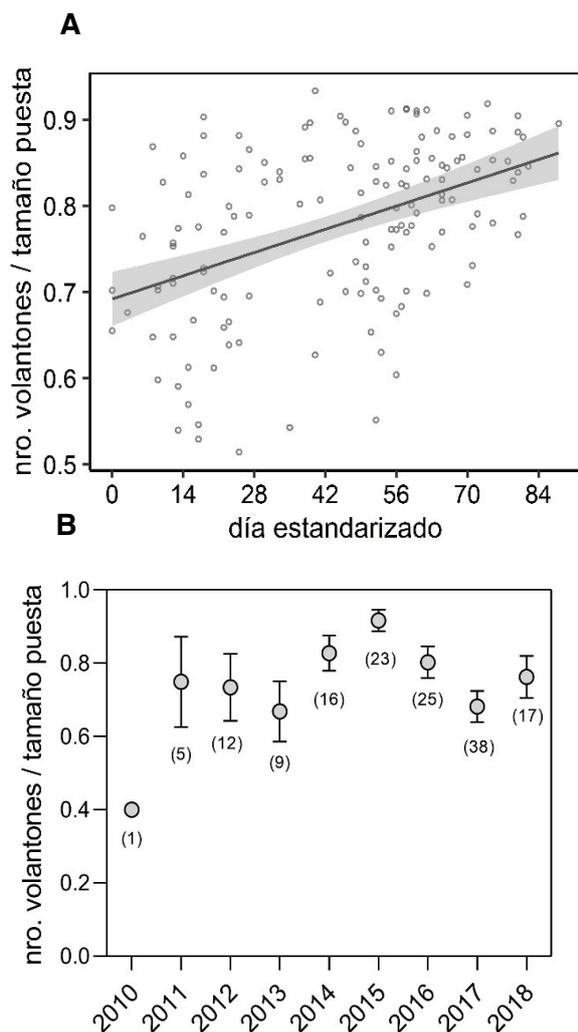


Figura 3.6. Variación estacional (A) e interanual (B) en la proporción de huevos que produjeron volantones en la Ratona Aperdizada. A) Curva de valores ajustados (negra) con sus respectivos intervalos de confianza del 95% señalados mediante una sombra de gris. Los puntos blancos representan los valores observados de la proporción de huevos que sobrevivieron hasta volantón. B) Los puntos grises indican la proporción media anual de la cantidad de huevos que sobrevivieron hasta volantón y las barras de error representan el error estándar. Los valores entre paréntesis indican el número de nidos por cada intento reproductivo. La productividad no varió entre parcelas, por ello se reportan los datos sin agrupar por parcela. Notar que 2010-2014 son datos exclusivamente de Arroyo, mientras que 2015 a 2018 corresponde a Arroyo y Río. La identidad la hembra se modeló como efecto aleatorio.

volantones producidos por nido en Río fue de 3.72 volantones ($n = 78$ nidos, $DE = 1.20$), en Arroyo de 3.60 volantones ($n = 82$ nidos, $DE = 1.36$) y en Bóvedas de 2.84 volantones ($n = 25$ nidos, $DE = 1.31$). Sin embargo, la variación en el número de volantones por nido entre parcelas no fue significativa entre Río y Arroyo ($X^2 = 0.81, P = 0.37$) (Tabla 3.5). Tampoco, cuando se compararon las tres parcelas activas durante 2017 ($X^2 = 5.41, P = 0.07$). El número de nidos que sobrevivió desde la eclosión hasta que los volantones abandonaron el nido disminuyó un 42% en Arroyo ($n_{eclosión} = 141$ nidos vs. $n_{volantón} = 82$ nidos) y un 11% en Río ($n_{eclosión} = 88$ nidos vs. $n_{volantón} = 78$ nidos).

La proporción de huevos que produjeron volantones en nidos exitosos fue del 72% al inicio y aumentó un 10% hacia el final de la temporada ($X^2 = 3.69, P = 0.049, n = 146$ nidos, Tabla 3.6, Fig. 3.6A). No se encontraron diferencias estadísticas entre parcelas ($X^2 = 1.71, P = 0.42$). La proporción de huevos en nidos exitosos que produjeron volantones en Arroyo fue del 77.60% ($DE = 3.04 \%, n = 66$ nidos), en Río del 79.03 % ($DE = 2.85\%, n = 67$ nidos) y en Bóvedas del 65.51 % ($DE = 7.63 \%, n = 13$ nidos) (Tabla 3.5 y 3.6). La producción de volantones varió moderadamente entre años ($X^2 = 17.61, P = 0.02$, Fig. 3.6B). El 2015 fue el año con la mayor proporción de huevos en nidos exitosos que llegaron a volantones, mientras que el 2013 y el 2017 fueron los años de menor productividad.

Intentos reproductivos

La variación interanual en el inicio de la reproducción no difirió entre parcelas ($X^2 = 2.30, P = 0.11$). La variación en la fecha de inicio de la reproducción entre temporadas reproductivas fue de 16 días (rango: 20 de octubre – 5 de noviembre). El inicio del intento reproductivo más tardío se registró el 19 de febrero. El mayor número de intentos reproductivos ocurrió en la semana 2 (fines de octubre principios de noviembre) y se extendió hasta la semana ocho (mediados de diciembre). Luego de la semana ocho, el número de intentos reproductivos decayó (Fig. 3.7).

La mayoría de las ratonas realizaron el primer intento reproductivo durante la primera mitad de la temporada reproductiva (Fig. 3.8A). El número máximo de nidos activos por semana y por parcela tuvo lugar entre las semanas 7 a 10 de cada temporada reproductiva variando

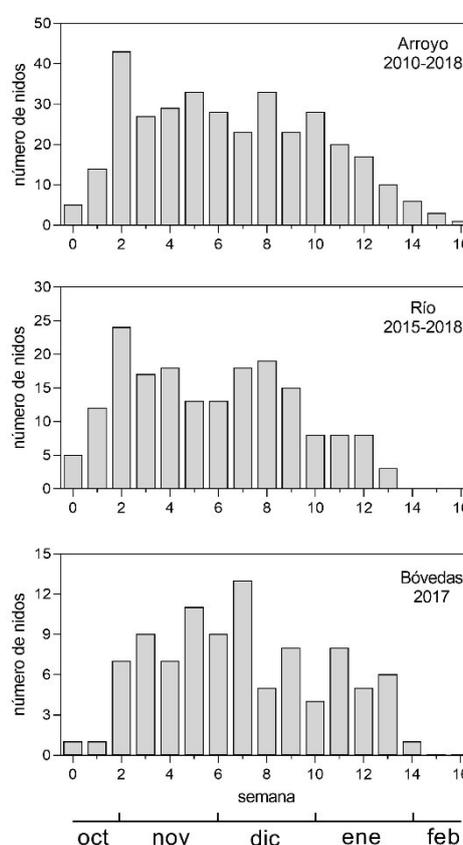


Figura 3.7. Número de inicios de intentos de nidificación de la Ratona Aperdizada iniciados por semana en tres parcelas de estudio (Arroyo, Río y Bóvedas). La semana 0 corresponde a la fecha de inicio de primer nido (determinada como la puesta del primer huevo) de cada temporada. Las barras indican el número de nidos que iniciaron la puesta por cada semana de la temporada.

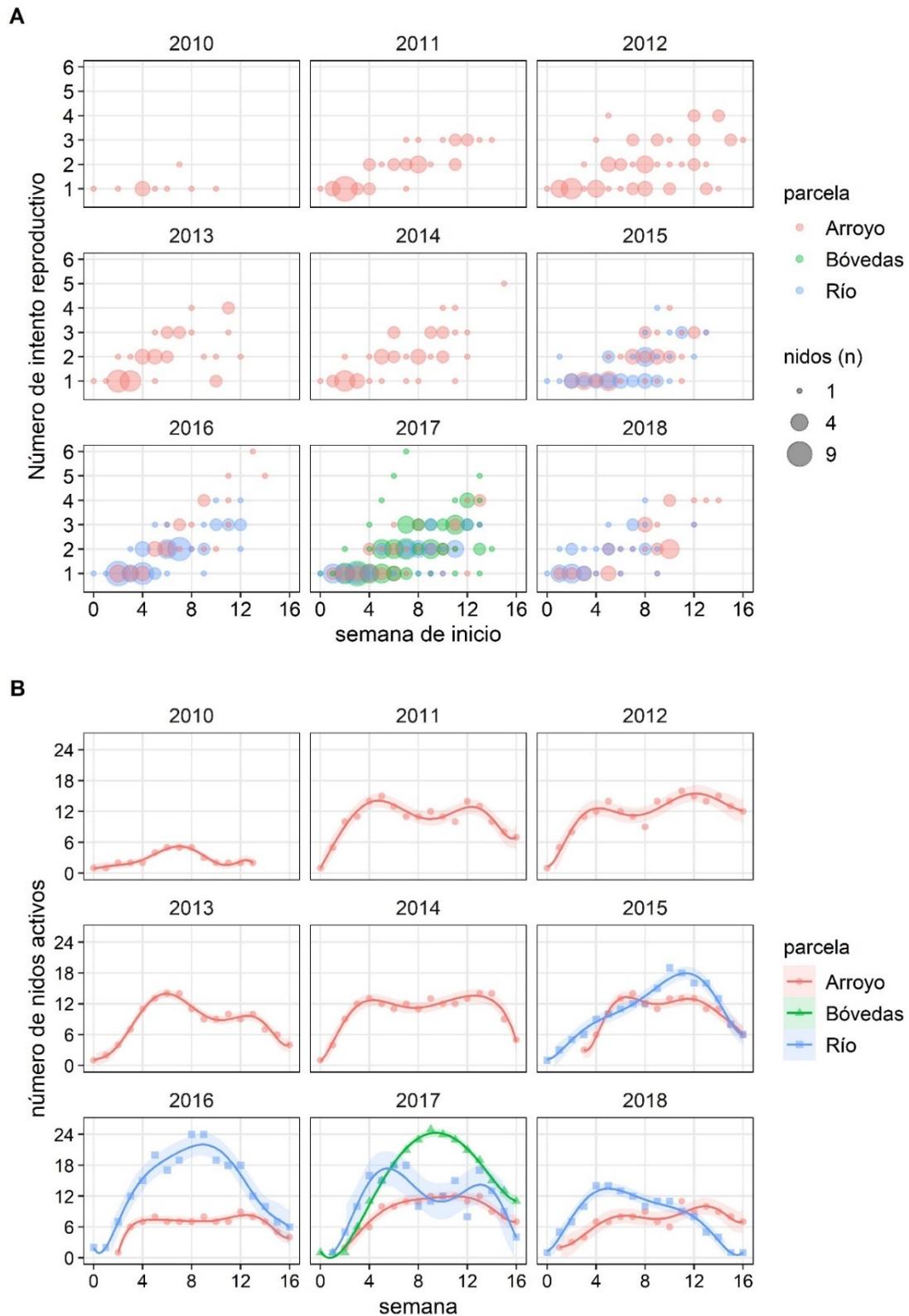


Figura 3.8. A) Variación semanal en el número de intentos reproductivos iniciados entre años (2010 a 2018) y parcelas de estudio (Arroyo, Río y Bóvedas) en la Ratona Aperdizada. El tamaño de los círculos indica el número de nidos iniciados. Notar que hay círculos de distintos colores que representan parcelas de estudios distintas que se encuentran solapados en algunas semanas. B) Variación semanal en el número de nidos activos de Ratona Aperdizada por temporada reproductiva y en las tres parcelas de estudio (Arroyo, Río y Bóvedas).

entre parcelas y años (Fig. 3.8B). Sin embargo, se observaron cuatro parejas iniciando la reproducción hacia finales de enero (la semana 13–14 de la temporada, Fig. 3.8A). Dicha demora fue debido a la formación tardía del vínculo social entre el macho y la hembra. En el sitio de estudio las parejas monogámicas permanecen juntas en los territorios todo el año, pero un pequeño porcentaje forma vínculos sociales tardíos durante la temporada reproductiva, ya sea por un divorcio dentro de la pareja o por la muerte de uno de los adultos. El número máximo de intentos reproductivos luego de fracasar fue de seis ($n = 2$ hembras), pero lo más frecuente es que las ratonas tengan en promedio 2.2 intentos reproductivos por temporada ($n = 280$, $DE = 0.06$) (Fig. 3.8A). Durante las 9 temporadas reproductivas un total de 98 hembras (44.75% de las hembras, $n = 219$) tuvieron al menos un intento reproductivo exitoso en la temporada.

Del total de dichas hembras, 10 (10.20 %, $n = 98$) tuvieron una nidada exitosa en dos temporadas distintas, una (1.02 %, $n = 98$) en tres temporadas distintas y una (1.02 %, $n = 98$) en cuatro temporadas distintas. El número máximo de nidadas exitosas registradas por temporada es de dos nidadas. Un total de 27 hembras tuvieron al menos dos nidadas exitosas en una misma temporada (12.33% las hembras, $n = 219$). Del total de hembras con dos intentos reproductivos exitosos, cuatro hembras (14.82 %, $n = 27$) tuvieron dos intentos reproductivos exitosos en dos temporadas distintas, y una sola hembra (3.70 %, $n = 27$) logró tener dos intentos reproductivos exitosos en tres temporadas seguidas.

La diferencia en el número de intentos reproductivos entre Arroyo y Río no alcanzó a ser estadísticamente significativa ($X^2 = 3.75$, $P = 0.05$), pero fue mayor en Arroyo que en Río. En el 2017, Bóvedas tuvo un mayor número de intentos reproductivos debido al alto número de fracasos por interferencia y parasitismo del Tordo Renegrido ($X^2 = 7.04$, $P = 0.03$), pero las comparaciones *post hoc* entre parcelas no resultaron estadísticamente significativas (Arroyo vs. Río: $z_{radio} = 0.32$, $P = 0.94$, Arroyo vs. Bóvedas: $z_{radio} = -1.86$, $P = 0.16$, Bóvedas vs. Río: $z_{radio} = 2.21$, $P = 0.08$).

Cuidado parental

Los viajes de construcción e incubación no variaron entre años (construcción: $X^2 = 1.04$, $P = 0.79$; incubación: $X^2 = 7.08$, $P = 0.42$), ni entre parcelas de estudio (construcción: $X^2 = 1.04$, $P = 0.31$, incubación: $X^2 = 2.94$, $P = 0.09$). El número promedio de viajes al nido para alimentar a los pichones sí varió entre las parcelas Arroyo y Río ($X^2 = 7.30$, $P = 0.007$) y entre años ($X^2 = 21.48$, $P = 0.003$). En la parcela Río, las ratonas realizaron en promedio 3.71 (17%) más viajes de alimentación^h que en Arroyo (Tabla 3.5 y 3.6). Para el 2017, el número de viajes de alimentación no varió entre las tres parcelas de estudio ($X^2 = 0.87$, $P = 0.65$). Las ratonas hicieron un mayor número de viajes de alimentación durante el 2014, mientras que el menor número de viajes al nido fue registrado en el 2017 ($X^2 = 35.79$, $P < 0.001$).

El patrón de variación del número de viajes al nido^h con la temporada reproductiva fue distinto entre los períodos de nidificación. Durante la construcción del nido, el número de viajes no varió con la temporada ($X^2 = 1.54, P = 0.22$). Sin embargo, durante la incubación y durante el período de pichones el número de viajes al nido disminuyó con el avance de la temporada reproductiva (Incubación: $X^2 = 36.89, P < 0.001$, Fig. 3.9; Pichones: $X^2 = 8.72, P = 0.01$, Fig. 3.10) (Tabla 3.5 y 3.6).

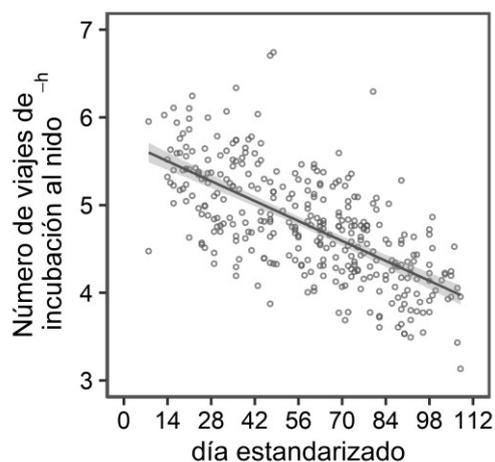


Figura 3.9. Variación temporal en el número de viajes al nido^h en la Ratona Aperdizada durante el período de incubación. Las rectas representan de valores ajustados obtenidos mediante MLM con sus respectivos intervalos de confianza del 95% señalados mediante una sombra de color más claro. Los puntos representan los valores observados del número de viajes al nido para la incubación. El tamaño de puesta, la identidad de la pareja reproductiva y el día asumido de incubación se incorporaron como efectos aleatorios

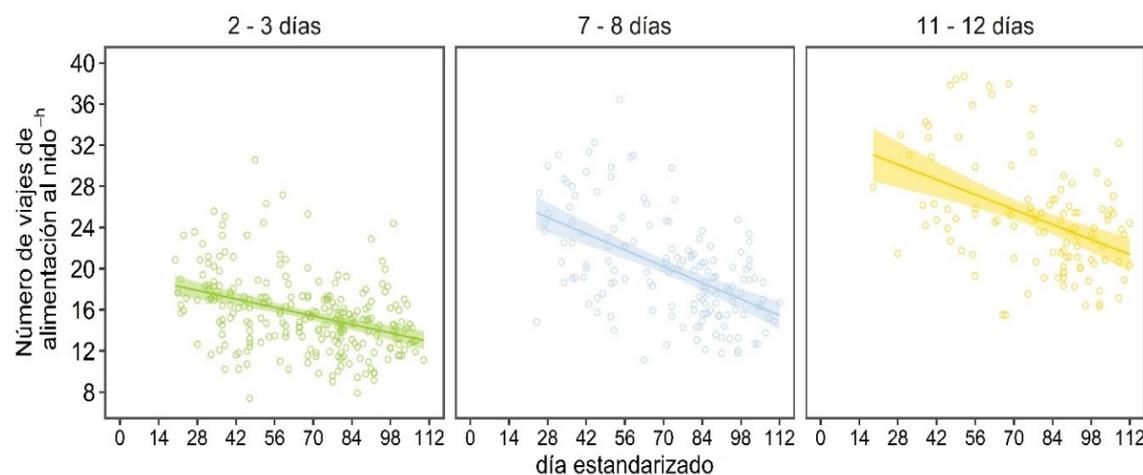


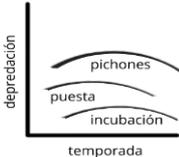
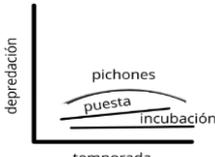
Figura 3.10. Variación temporal en el número de viajes al nido^h en la Ratona Aperdizada durante el período de pichones de 2-3 (verde), 7-8 (azul) y 11-12 (amarillo) días de edad. Las rectas representan de valores ajustados obtenidos mediante MLM con sus respectivos intervalos de confianza del 95% señalados mediante una sombra de color más claro. Los puntos representan los valores observados del número de viajes al nido para las tres edades de pichones. El número de pichones y la identidad de la pareja reproductiva fue incorporado como efecto aleatorio.

Duración del período de nidificación

El período de puesta duró en promedio 3.74 días ($n = 360$ nidos, $DE \pm 0.75$ días, rango: 1–7 días), el período de incubación duró en promedio 14.60 días ($n = 266$, $DE \pm 0.89$ días, rango: 12 – 18 días) y el período de pichones duró en promedio 15.77 días ($n = 146$, $DE \pm 1.33$ días, rango: 12 – 19 días). El ciclo de nidificación duró en promedio 34.12 días ($n = 116$, $DE \pm 1.62$ días, rango: 29 – 38 días).

El largo promedio del periodo de incubación no varió entre años ($X^2 = 7.62, P = 0.47$), ni entre las parcelas Arroyo y Río ($X^2 = 0.41, P = 0.52$). El largo del período de pichones no varió entre años ($X^2 = 4.92, P = 0.77$) ni entre las parcelas de estudio ($X^2 = 0.91, P = 0.33$) (Tabla 3.5).

Tabla 3.5. Comparación de los parámetros reproductivos de los principales rasgos de historia de vida de la Ratona Aperdizada entre las parcelas Arroyo y Río que fueron monitoreadas por más de un año.

Parámetros reproductivos	Parcela (\pm DE)	
	Arroyo	Río
Supervivencia		
· Probabilidad diaria de supervivencia	0.963	0.977
· Supervivencia estadio nidificación	27.60 %	45.20 %
· Patrón cuadrático de supervivencia a lo largo de la temporada	Cóncavo	Convexo
Depredación		
· Probabilidad diaria de depredación	0.029	0.009
· Variación temporal de la probabilidad diaria de depredación del estadio de nidificación	Aumenta	Aumenta
· Variación temporal de la probabilidad de depredación entre períodos (puesta, incubación y pichones)		
Interferencia del Tordo Renegrido		
· Porcentaje de interferencia	37.90 %	20.40%
· Variación temporal del patrón de interferencia	Disminuye	Disminuye
Tamaño de puesta y productividad		
· Tamaño de puesta	4.85 \pm 0.05 huevos	4.64 \pm 0.06 huevos
· Tasa de eclosión	85.83 %	93.68 %
· Número de pichones nacidos por nido	3.99 \pm 1.36 pichones	4.10 \pm 0.94 pichones
· Productividad de volantones:		
Volantones/tamaño de puesta	77.60 %	79.03 %
Variación temporal de la proporción de volantones producidos respecto tamaño de puesta	Aumenta	Aumenta
Número de volantones por nido	3.72 \pm 1.2 volantones	3.60 \pm 1.36 volantones
Variación temporal del número de volantones producidos	Aumenta	Aumenta

Cuidado parental

Construcción		
· Viajes al nido de construcción	45.51 ± 2.68 viajes ^{-h}	48.29 ± 3.86 viajes ^{-h}
· Variación temporal del número de viajes de construcción	Constante	Constante
Incubación		
· Viajes al nido para incubar	4.62 ± 0.09 viajes ^{-h}	4.99 ± 0.13 viajes ^{-h}
· Variación temporal del número de viajes para incubar	Disminuye	Disminuye
· Duración del período de incubación	14.52 ± 0.08 días	14.59 ± 0.84 días
Pichones		
· Viajes de provisión de alimento		
2-3 días de edad	15.01 ± 0.38 viajes ^{-h}	16.18 ± 0.49 viajes ^{-h}
7-8 días de edad	18.42 ± 0.72 viajes ^{-h}	22.31 ± 1.06 viajes ^{-h}
11-12 días de edad	22.63 ± 1.28 viajes ^{-h}	28.71 ± 2.12 viajes ^{-h}
· Variación temporal del número de viajes de provisión de alimento	Disminuye	disminuye
· Duración del período de pichones	15.69 ± 0.17 días	15.90 ± 0.15
Nidos reproductivos	343 nidos	181 nidos
Número de temporadas reproductivas	9 temporadas (2010-2018)	4 temporadas (2015-2018)

Fig. 3.5. Reporte de los valores estimados de los modelos finales. Los valores de los coeficientes estimados se reportan en la escala de la función vínculo.

Variable respuesta	Efecto fijo	Estimado	EE	z/t	P
Supervivencia diaria <i>MLGM logístico</i> $n_{nidos} = 512, n_{obs} = 6478$	Int. (parcela Arroyo)	0.13	0.17	0.74	0.46
	temporada ²	0.24	0.06	3.75	<0.001
	parcela Río	0.37	0.16	2.33	0.02
Probabilidad diaria de depredación <i>MLGM logístico</i> $n_{nidos} = 332, n_{obs} = 5229$	Int. (parcela Arroyo, periodo puesta)	1.49	0.35	4.25	<0.001
	temporada ²	0.32	0.11	3.07	0.002
	parcela Río	0.76	0.23	3.28	0.001
	periodo incubación	1.22	0.37	3.27	0.001
periodo pichones	-0.91	0.34	-2.68	0.01	
Interferencia tordo renegrado <i>MLGM binomial</i> $n_{pareja} = 247, n_{año} = 9, n_{obs} = 524$	Int. (parcela Arroyo)	-1.94	0.29	-6.65	<0.001
	temporada ²	-0.65	0.15	-4.21	<0.001
	parcela Río	-0.81	0.39	-2.10	0.04
Frecuencia parasitismo de cría <i>GLM binomial</i> $n_{obs} = 14$	Int. (Arroyo, año 2010)	-0.85	0.69	-1.23	0.22
	Bóvedas	4.58	0.66	7.00	<0.001
	Río	-0.26	0.27	-0.96	0.34
	año 2011	0.08	0.77	0.10	0.92
	año 2012	1.42	0.74	1.92	0.06
	año 2013	1.62	0.77	2.10	0.04
	año 2014	-0.63	0.79	-0.79	0.43
año 2015	-0.51	0.76	-0.67	0.51	

	año 2016	-0.77	0.77	-0.99	0.32
	año 2017	-0.31	0.75	-0.42	0.68
	año 2018	0.65	0.74	0.88	0.98
Tamaño de puesta	Int. (parcela Arroyo)	1.54	0.01	130.80	<0.001
<i>MLGM CMP</i>	parcela Río	-0.04	0.02	-1.60	0.11
$n_{hembras} = 183, n_{obs} = 379$	parcela Bóvedas	-0.05	0.03	-1.64	0.10
Numero de pichones producidos por nido	Int. (parcela Arroyo)	1.38	0.03	47.94	<0.001
<i>MLGM CMP</i>	parcela Río	0.08	0.04	1.80	0.07
$n_{hembras} = 146, n_{obs} = 251$	parcela Bóvedas	-0.24	0.08	-2.89	0.004
Éxito de eclosión	Int. (parcela Arroyo)	2.47	0.31	7.96	<0.001
<i>MLGM binomial</i>	parcela Río	1.40	0.47	2.96	0.003
$n_{hembras} = 129, n_{obs} = 211$	parcela Bóvedas	0.03	0.76	0.03	0.97
Numero de volantones producidos	Int.	1.28	0.09	14.39	<0.001
<i>MLGM CMP</i>	temporada	0.10	0.03	3.21	0.001
$n_{hembras} = 122, n_{obs} = 185$					
Proporción de huevos que produjeron volantones	Int (año 2010)	1.43	0.20	7.25	<0.001
<i>MLGM proporción</i>	temporada	0.25	0.12	1.96	0.04
$n_{hembras} = 101, n_{obs} = 146$	año 2011	1.84	1.27	1.44	0.15
	año 2012	1.54	1.18	1.31	0.19
	año 2013	1.31	1.18	1.11	0.27
	año 2014	2.13	1.17	1.82	0.07
	año 2015	3.02	1.18	2.57	0.01
	año 2016	1.86	1.14	1.62	0.10
	año 2017	1.46	1.34	1.29	0.20
	año 2018	2.03	1.16	1.74	0.08
Intentos reproductivos	Int. (parcela Arroyo)	0.76	0.05	14.91	<0.001
<i>MLGM CMP</i>	parcela Río	-1.13	0.08	-1.69	0.09
$n_{hembras} = 219, n_{obs} = 279,$	parcela Bóvedas	0.17	0.09	1.82	0.07
Viajes de incubación ^h	Int.	4.82	0.13	37.25	<0.001
<i>MLM</i>	temporada	-0.04	0.07	-6.26	<0.001
$n_{pareja} = 205, n_{dia\ inc} = 13,$ $n_{tño\ puesta} = 6, n_{obs} = 335$					
Viajes de alimentación ^h	Int. (pichones 2-3 días de edad, parcela Arroyo)	12.22	0.66	21.60	<0.001
<i>MLM</i>	Temporada	-0.87	0.46	-1.87	0.06
$n_{pareja} = 170, n_{id.\ observador} =$ $13, n_{tño\ nidada} = 6, n_{obs} = 487$	Pichones 7-8 días de edad	5.00	0.66	7.65	<0.001
	Pichones 11-12 días de edad	10.78	0.77	13.93	<0.001
	parcela Río	2.67	0.83	3.20	0.002
	Temporada: 7-8 días de edad	-1.53	0.65	-2.36	0.02
	Temporada: 11-12 días de edad	-1.90	0.74	-2.59	0.01

Discusión

El estudio detallado de la biología reproductiva de la Ratona Aperdizada en Uspallata durante 9 temporadas permitió describir los patrones estacionales, interanuales y espaciales asociados al éxito de nidificación, al éxito reproductivo, las tasas diarias de supervivencia, las tasas diarias de depredación, la interferencia del Tordo Renegrado, la variación en inversión y la productividad. A continuación, se discuten los resultados obtenidos comparándolos con otras especies neotropicales que habitan pastizales templados. Cuando no se encontraron antecedentes en especies neotropicales ecológicamente equivalentes, los resultados se discutieron en base a antecedentes disponibles para otras regiones biogeográficas.

Éxito de nidificación

Los passeriformes que habitan el sur templado se caracterizan por un bajo éxito de nidificación. Los valores mínimos reportados oscilan entre el 0.11 y 0.16 (Mermoz & Reboresda 1998, Fernández & Mermoz 2000, Browne *et al.* 2021, Colombo *et al.* 2021) mientras que los máximos varían entre 0.23 y 0.25 (Fernández & Mermoz 2000, Di Giacomo *et al.* 2011, Pretelli & Isacch 2013A, Chiaradia *et al.* 2017b). Sin embargo, se ha reportado una alta tasa de supervivencia en nidos de Espartillero Enano *Spartonoica maluroides* a partir del monitoreo de 34 nidos en la provincia de Buenos Aires (0.51; Llambías *et al.* 2009). En este contexto, el éxito reproductivo de la Ratona Aperdizada (0.30) es moderado para un passeriforme del sur templado, ya que se ubica sobre el rango máximo reportado, pero no es tan alto como el del espartillero.

Varios antecedentes sobre el éxito reproductivo de passeriformes neotropicales de pastizal indican que la probabilidad de supervivencia del nido disminuye con el avance de la temporada, al igual que los patrones de supervivencia descriptos para el Neártico (Perrins 1970, Both & Visser 2005). Se ha reportado una disminución del éxito reproductivo conforme avanza la temporada en el Leñatero *Anumbius annumbi*, (Delhey *et al.* 2010A), el Yetapá de Collar *Alectrurus risora*, el Capuchino Iberá *Sporophila iberaensis* y el Capuchino Canela *S. hypoxantha* (Di Giacomo *et al.* 2011, Browne *et al.* 2021, Franz & Fontana 2021). En la Ratona Aperdizada solo se observó una disminución en el éxito reproductivo a lo largo de la temporada en Río, mientras que en Arroyo la supervivencia diaria de los nidos tuvo una relación no lineal (Fig. 3.2), siendo máxima al inicio, mínima a mitad e intermedia al final de la temporada. En contraste, el patrón inverso fue descripto para el Pecho Amarillo Chico *Pseudoleistes virescens* cuyo éxito reproductivo es máximo a mediados de la temporada reproductiva (Mermoz & Reboresda 1998). La densidad de aves nidificando podría tener efectos positivos, promoviendo el comportamiento de defensa como se propuso para el Pecho Amarillo Chico o negativos, aumentando la mortalidad debido a depredación o parasitismo, como podría ser el caso de las ratonas de Arroyo. Interpretando el conjunto de patrones temporales reportados, puede inferirse que la supervivencia de nidos temprano en la temporada es mayor que hacia el final, y que tanto los picos como las depresiones de supervivencia a mediados de temporada son menos frecuentes. Las hipótesis

para explicar la disminución estacional del éxito reproductivo proponen que estarían asociadas al deterioro de las condiciones climáticas con la temporada (Mares *et al.* 2017) y/o con la reducción en la disponibilidad de alimento para los pichones (García-Navas & Sanz 2011). Además, se ha propuesto que, los individuos de baja calidad iniciarían la reproducción tardíamente, ya sea porque se encuentran en malas condiciones físicas, tienen menos experiencia y/o demoran en conseguir pareja y territorio. La reducción estacional en el éxito reproductivo entonces podría deberse a un efecto conjunto de la calidad fenotípica del individuo, la calidad del territorio y su interacción con condiciones ambientales desfavorables (Nilsson 1994, Nilsson & Svensson 1996, Moreno-Rueda 2004).

Los nidos de la Ratona Aperdizada fueron más exitosos en Río que en el resto de las parcelas. Las ratonas en Arroyo parecieran tener un mayor éxito de nidificación y éxito reproductivo que las de Bóvedas, pero este resultado debe ser considerado con precaución debido a que las ratonas de Bóvedas fueron monitoreadas un solo año. Las diferencias en el éxito de nidificación y en el éxito reproductivo entre Río y Arroyo muy probablemente se deban al impacto diferencial que las perturbaciones antrópicas tales como la quema de pastizales y la ganadería tienen sobre la estructura de la vegetación. Las características de la vegetación tanto en el sitio como en el parche de nidificación aumentaron las tasas diarias de depredación de nidos de la ratona, por lo que las diferencias en el nivel de cobertura vegetal entre Arroyo y Río podrían explicar las diferencias en el éxito de nidificación de las ratonas (ver capítulo 4). Los efectos de la ganadería, la agricultura y la quema de pastizales son mayores en Arroyo que en Río, los cuales repercuten negativamente en la altura y densidad de los cortaderales de Arroyo. En contraste, en Río la frecuencia e intensidad con la que se realizan dichas perturbaciones ambientales es mucho más leve. La comparación de los parámetros reproductivos entre Arroyo y Río (Tabla 3.5) muestran que las ratonas de Río tuvieron una mejor performance reproductiva, excepto en la inversión en el tamaño de puesta, dado que en Río fue menor que en Arroyo.

Probabilidad de depredación de nidos

La principal causa de fracaso de los nidos de la Ratona Aperdizada fue la depredación (31%, respecto al total de nidos). El porcentaje de nidos depredados respecto al total de nidos monitoreados en especies con características ecológicas afines oscila entre el 31 % y el 78%. La Ratona Aperdizada junto con el Espartillero Enano (31%, Llambías *et al.* 2009), el Capuchino Canela (33%, Franz & Fontana 2021) y el Capuchino Iberá (48%, Browne *et al.* 2021) tienen porcentajes de depredación de nidos relativamente bajos. En contraste, el Pecho Amarillo Chico (78%, Fernández & Mermoz 2000) y el Doradito Pampeano *Pseudocolopteryx flaviventris* (77%, Cardoni *et al.* 2016) se caracterizan por tener los porcentajes de depredación más altos. La menor tasa aparente de depredación podría estar relacionada con la variación en la disponibilidad de sustratos óptimos para nidificar (Fernández & Mermoz 2000) y al beneficio que ofrece una mayor densidad vegetal que resulta en una mayor cobertura vegetal del nido en sitios con menor impacto antrópico (Cardoni *et al.* 2012).

La tasa diaria de depredación de nidos fue considerablemente mayor en Arroyo que en Río. Dado que los sistemas depredador-presa dependen de las condiciones locales (Robinson *et al.* 1995, Thompson 2007, Weidinger 2009) no es sorprendente encontrar diferencias entre parcelas. Los picos de depredación encontrados al considerar el período de nidificación (puesta, incubación o pichones) en Arroyo podrían reflejar los patrones de actividad de los depredadores (Sperry *et al.* 2008), la variación estacional en la abundancia de presas preferidas por los depredadores (Sieving & Willson 1999) o la respuesta de los diversos tipos de depredadores en dicha parcela a los pulsos en la disponibilidad de las presas (Schmidt 1999). A su vez, el patrón contrastante de depredación de nidos entre parcelas muy probablemente refleje las diferencias del impacto antrópico que a su vez repercuten en la comunidad de meso-depredadores (Azpiroz *et al.* 2012, Jiménez *et al.* 2019).

El patrón temporal de las tasas diarias de depredación durante el estadio de nidificación aumentó con el avance de la temporada en Río y Arroyo (Fig. 3.3A). El análisis de las tasas diarias de depredación para el periodo de puesta, incubación y pichones por separado, permitió identificar un pico máximo de depredación (mucho más intenso en Arroyo que en Río) entre los días 56 a 76 (semanas 8 a 10) tanto para el periodo de pichones como para el de incubación; mientras que durante el periodo de puesta, el pico de eventos de depredación varió entre parcelas (en el capítulo 5, se analiza y discute en detalle la variación de las tasas de depredación entre periodos). A su vez, la separación entre periodos permitió identificar que hacia el final de la temporada no hubo nidos en puesta, mientras que los nidos activos contenían fundamentalmente pichones y en menor medida huevos en incubación (Fig. 3.3B). Dado que muchas serpientes y aves rapaces prefieren depredar pichones en lugar de huevos (Cox *et al.* 2012b, Menezes & Marini 2017), para poder consumir sus ítems preferidos, deben esperar a que se produzca el pulso de nidos activos con pichones. Por otro lado, si los principales depredadores de nidos fuesen roedores, probablemente no se hubiera observado un pico de depredación a mediados de temporada en Arroyo, dado que los roedores aparentemente no muestran preferencias entre huevos y pichones (Cox *et al.* 2012A). La variación de las tasas de depredación entre periodos del ciclo de nidificación puede reflejar los patrones temporales de la comunidad de depredadores, la disponibilidad de presas alternativas (Peak *et al.* 2004) y/o las señales utilizadas por los principales depredadores para localizar los nidos (Eichholz & Koenig 1992, McDonald *et al.* 2009, Cox *et al.* 2012a)

Se sospecha que, en Uspallata, el depredador más frecuente de nidos de Ratona Aperdizada es la Culebra Ratonera *Philodrias trilineata* (Capítulo 2, Jefferies *et al.* 2021). Dado que la Culebra Ratonera depreda principalmente sobre nidos con pichones (Jefferies *et al.* 2021), es probable que el pico de depredación en el periodo de pichones coincida con el incremento de la actividad de las culebras, favorecido por el aumento de la temperatura ambiental a lo largo de la temporada reproductiva. La relación entre actividad de las serpientes, temperatura ambiental y probabilidad de depredación fue descrita en el Vireo Cabecinegro *Vireo atricapilla* y en el Chipe Mejilla Dorada *Dendroica chrysoparia* (Sperry *et al.* 2008). Alternativamente, el incremento en la tasa de depredación de nidos a mediados de la temporada reproductiva podría ser consecuencia de un incremento en la actividad de los

depredadores causada por el aumento en la cantidad de nidos activos en las parcelas. La teoría de forrajeo óptimo propone que los depredadores responden de forma adaptativa a la densidad de nidos activos (Arcese *et al.* 1996, Crombie & Arcese 2018), alternando el tipo de presa a lo largo del año en función de su disponibilidad y abundancia. Así, los patrones de actividad de los depredadores podrían estar acoplados a las variaciones estacionales del ciclo de vida de las aves (Husby & Hoset 2018b). Si bien se consideró la abundancia de nidos activos de ratona en los análisis de las tasas de depredación, la sincronización y densidad de intentos reproductivos de otras especies de aves en el área de estudio también podrían influir en la probabilidad de depredación de nidos de la Ratona Aperdizada.

Interferencia del Tordo Renegrado

La deserción causada por la interferencia del Tordo Renegrado fue la segunda causa más importante de fracaso de los nidos. Las mayores tasas de interferencia fueron observadas en Bóvedas, mientras que en Arroyo y Río las tasas fueron menores (97%, 38% y 20% respectivamente). La alta tasa de interferencia del Tordo Renegrado en Bóvedas probablemente esté asociada con la alta carga ganadera. La presencia de ganado, aumenta la disponibilidad de alimento para los tordos dado que se alimentan de los insectos cerca del ganado y del grano que se usa como alimento para los animales (Azpiroz *et al.* 2012). El aumento en la disponibilidad de alimento para los tordos facilitaría que puedan destinar más tiempo a la búsqueda de nidos para parasitar y que tengan más energía disponible para la producción de huevos.

Es importante considerar la interferencia del Tordo Renegrado como el efecto conjunto de la picadura de huevos del hospedador y la puesta de huevos parásitos, debido a su alto costo en el éxito reproductivo de los hospedadores (Massoni & Reboreda 1999, Tuero *et al.* 2007, Fiorini *et al.* 2014, Cossa *et al.* 2021). Por ejemplo, en el Varillero Ala Amarilla *Agelasticus thilius*, tanto los nidos parasitados como los que solo reciben picaduras de huevos, tienen una menor supervivencia durante la incubación, menor éxito de eclosión y mayor probabilidad de ser abandonados que aquellos nidos que no son parasitados y cuyos huevos no son picados (Massoni & Reboreda 2002). A su vez, la picadura de huevos por parte del tordo en nidos de Ratona Común *Troglodytes aedon* afecta el éxito de eclosión de hasta el 20 % de los nidos y el parasitismo hasta el 80% de los nidos (Tuero *et al.* 2007).

El análisis de la interferencia del Tordo Renegrado, no representa el efecto total que podría haber tenido si no se hubieran removido los huevos parásitos encontrados (ver metodología general, capítulo 2). Quizás en la población de estudio, el mayor perjuicio sobre el éxito reproductivo de los nidos sea la interferencia por parte del Tordo Renegrado y no debido a la depredación (considerando que la Ratona tiene una presión de depredación baja respecto a otras especies). A futuro se deberían monitorear los nidos de Ratona Aperdizada sin remover los huevos de tordo para evaluar el impacto que podría ocasionar la presencia de los pichones de tordo sobre el éxito reproductivo y productividad de la ratona (*e.g.*, Tuero *et al.* 2007).

Tamaño de puesta

El tamaño de puesta promedio de la Ratona Aperdizada fue 4.7 huevos, un valor alto si se lo compara con el de otras especies especialistas de pastizales y humedales del sur templado. Por ejemplo, el rango de tamaño de puesta promedio para el Junquero (Chiaradia *et al.* 2017), el Espartillero Enano (Llambías *et al.* 2009), el Yetapá de Collar (Di Giacomo *et al.* 2011), el Pico de Plata (Pretelli & Isacch 2013b), el Federal (Fernández & Mermoz 2000), el Pecho Amarillo Chico (Fernández & Mermoz 2000) y el Cachilo Ceja Amarilla (Colombo *et al.* 2021) es de 2.7 – 4.61 huevos.

En el Neártico, el tamaño de puesta disminuye de forma pronunciada con la temporada reproductiva (Rowe *et al.* 1994, Young 1994b, Pärt *et al.* 2017). Se ha propuesto que la reducción en el tamaño de puesta a lo largo de la temporada reproductiva podría ser causada por una reducción en la disponibilidad de alimento (Lack 1947, Burger *et al.* 2012), debido a que los individuos de peor calidad y/o menor experiencia se reproducen más tarde (Moreno-Rueda 2004, Öberg *et al.* 2014) o porque los juveniles de nidadas tardías tienen menor probabilidad de sobrevivir (Young 1994a, Pärt *et al.* 2017). Por lo tanto, las hembras reducirían el tamaño de puesta tarde en la temporada debido a su alto costo reproductivo que compromete la probabilidad de supervivencia de la hembra y los juveniles durante el invierno afectando el éxito reproductivo futuro (Nilsson & Svensson 1996).

En el Neotrópico templado no existe un patrón claro. Los antecedentes han reportado una disminución en el tamaño de puesta a lo largo de la temporada (Di Giacomo *et al.* 2011), un incremento (Delhey *et al.* 2010b) o falta de un patrón temporal consistente (Segura 2011, Llambías *et al.* 2012). En la Ratona Aperdizada, si bien el aumento en el tamaño de puesta con el avance de la temporada no alcanzó a ser estadísticamente significativo, las hembras incrementaron el tamaño de puesta a partir del segundo intento de nidificación independientemente del éxito o fracaso del primer intento. Dado que las segundas puestas más tempranas fueron iniciadas entre 7 y 28 días después del primer intento reproductivo (dependiendo del año), tanto primeras como segundas puestas de distintas parejas tuvieron un solapamiento temporal considerable (Fig. 3.8A). Por ello es probable que no se hayan encontrado diferencias en el tamaño de puesta con el avance de la temporada.

El tamaño de puesta fue mayor en Arroyo que en Río, mientras que en Bóvedas no difirió con respecto al de Arroyo y Río. El mayor tamaño de puesta en Arroyo es llamativo dado que dicha parcela tuvo un menor éxito de nidificación debido mayor probabilidad de depredación de nidos e interferencia del Tordo Renegrado. La teoría de historias de vida predice que un individuo debería invertir menos en reproducción cuando existe un mayor riesgo de mortalidad que reduciría el potencial beneficio de dicho intento reproductivo (Zanette *et al.* 2011, Dillon & Conway 2018). Entonces, ¿por qué las ratonas de Arroyo invertirían en un mayor tamaño de puesta si hay un mayor riesgo de fracasar? Queda pendiente evaluar el costo de dicha inversión sobre la supervivencia de las hembras y su efecto sobre el éxito reproductivo futuro.

Productividad

Se observó una variación espacio-temporal en el éxito de eclosión de los huevos de Ratona Aperdizada. Si bien la variación entre años y dentro de la temporada reproductiva fue leve, se observó una gran variación entre parcelas. El mayor éxito de eclosión lo tuvieron las ratonas que anidaron en la parcela Río, seguido por Arroyo y por último Bóvedas. La disminución en la tasa de eclosión podría ser consecuencia de la alta interferencia de Tordo Renegrado. A su vez, la probabilidad de interferencia del Tordo Renegrado disminuyó con la temporada reproductiva tanto en Río como para Arroyo. Por lo que el aumento en la productividad de volantones con el avance de la temporada reproductiva podría estar asociado a la disminución en la presión por interferencia del Tordo Renegrado tanto en Río como en Arroyo.

Esto es contrario a los patrones de supervivencia y productividad comúnmente reportados (Rowley *et al.* 1991, Both & Visser 2005, Segura 2011, Burger *et al.* 2012). Una mayor proporción de tiempo destinada al cuidado parental podría estar relacionada tanto a una mayor supervivencia de los pichones (Sanz & Moreno 1995, Martin 1996) como de los volantones (Rowley *et al.* 1991, Burger *et al.* 2012). Antecedentes previos sobre el comportamiento de la Ratona Aperdizada indican que a medida que avanza la temporada reproductiva, la ratona incrementa el tiempo que permanece dentro del nido incubando huevos (Sorroche 2021) y empollando pichones (Mendoza 2020). El incremento estacional en el tiempo destinado a incubación y empollamiento podría explicar el aumento en la productividad de volantones de ratona con la temporada. Sin embargo, se desconoce el valor reproductivo de los volantones que abandonaron el nido tarde en la temporada (Moreno 1998). Es plausible que la supervivencia de los volantones producidos hacia final de temporada se encuentre restringida por el tiempo disponible para acumular reservas y experiencia para el invierno (Perrins 1970, Rowley *et al.* 1991, Moreno 1998, Both & Visser 2005). El incremento en el esfuerzo de incubación y empollamiento podría ser una estrategia de los adultos para favorecer la supervivencia de dichos juveniles durante el invierno.

Por último, la proporción de huevos que produjeron volantones, así como el número de volantones producidos por nidos exitosos no varió entre parcelas, pero aumentó con el avance de la temporada y varió entre años. Sin embargo, fue contrastante la diferencia entre el número de nidos iniciados que sobrevivió hasta producir volantones entre parcelas. La comparación entre el número de nidos con tamaño de puesta conocido que llegó a producir volantones, indica que sólo un 37 % de los nidos llegaron a volantones en Arroyo y que el 61% llegan a volantones en Río. Esto indica que, si bien Arroyo tuvo una mayor inversión en tamaño de puesta que Río, el alto porcentaje de mortalidad de nidos en Arroyo se tradujo en una producción neta deficitaria de volantones respecto a Río.

Cuidado parental

Los viajes con material durante la construcción de nidos no variaron con la temporada, ni entre parcelas o entre años. Asimismo, los viajes de construcción no aumentaron la probabilidad de depredación del

nido ni de interferencia del tordo durante la puesta (capítulo 5). La frecuencia en el número de viajes de construcción no estuvo afectada por el tamaño del nido, la probabilidad de interferencia del tordo y la probabilidad de depredación (resultados del capítulo 5). Sin embargo, el número de viajes de construcción de nidos podría ser utilizado por las hembras de ratona como una clave indirecta para evaluar el cuidado parental futuro del macho (*e.g.*, selección sexual, ver Soler *et al.* 1998).

El número de viajes al nido para incubar disminuyó con el avance de la temporada para Río y Arroyo. La disminución en el número de viajes de incubación no indica una menor inversión parental (Matysioková *et al.* 2018), por el contrario, la reducción en el número de viajes para incubar en la Ratona Aperdizada es debida al incremento del tiempo que las hembras permanecen dentro del nido incubando (*i.e.*, mayor atención al nido, Sorroche 2021). Dicho comportamiento podría considerarse como adaptativo si se considera que el riesgo de depredación durante la incubación en la parcela Arroyo disminuyó hacia el final de la temporada, por lo que permanecer más tiempo en el nido no sería tan riesgoso para la hembra. Sin embargo, dado que la probabilidad de depredación en Río aumentó con la temporada, dicha interpretación no se ajusta al comportamiento de incubación de las hembras en Río.

La hipótesis de actividad parental (Skutch 1985) predice que la probabilidad de que un depredador visual localice un nido aumenta con la actividad parental en el nido. El número de viajes al nido para alimentar pichones disminuyó con la temporada mientras que la probabilidad diaria de depredación del estadio de nidificación aumentó. Dicha relación podría reflejar los cambios estacionales de comportamiento en respuesta a la variación en el riesgo de depredación percibido. Sin embargo, la mayoría de los estudios han reportado un descenso estacional de la frecuencia de alimentación durante el período de pichones (*e.g.*, Naef-Daenzer *et al.* 2000, Barba *et al.* 2009), aunque también se ha constatado un aumento (Smith *et al.* 1988) e incluso la ausencia de variación estacional (Johnson & Best 1982, Maccoll & Hatchwell 2003). La varianza en los patrones descritos pueden deberse a la variación del tamaño promedio de las nidadas (Barba *et al.* 2009), la reproducción tardía de individuos de menor calidad que demoran más tiempo buscando alimento (Young 1994), la reducción estacional de disponibilidad de alimento (Veen *et al.* 2010) y el tamaño de las presas disponibles (Naef-Daenzer *et al.* 2000, Pretelli *et al.* 2016).

El menor número de viajes de alimentación registrados en Arroyo respecto a Río podría reflejar el cambio de comportamiento en respuesta al mayor riesgo de depredación allí reportado. Esta respuesta coincide con la menor frecuencia de viajes al nido y menor probabilidad de supervivencia diaria reportada para el Pico de Plata en ambientes fragmentados respecto a ambientes sin fragmentar (Pretelli *et al.* 2016). A su vez, estudios realizados en otras especies han demostrado que los adultos evalúan el riesgo de depredación del nido en el entorno y ajustan sus estrategias reproductivas disminuyendo la tasa de alimentación de los pichones ante un alto riesgo de depredación del nido (Martin *et al.* 2000A, Eggers *et al.* 2005, Zanette *et al.* 2011). Sin embargo, la probabilidad diaria de depredación de nidos de la ratona no estuvo explicada por la variación en la actividad de los adultos en torno al nido (ver capítulo 5). Por lo tanto, la variación en las tasas de provisión de alimento a los pichones estaría condicionadas

por otros factores (*i.e.*, disponibilidad de alimento, experiencia de los adultos, compromiso entre reproducción actual vs. futura u otros factores) y no por la probabilidad de depredación.

Duración del período de nidificación

El largo del periodo de desarrollo (periodo de incubación y de pichones) en aves ha sido relacionado con la inversión parental. Se asume que huevos que son incubados por más días o pichones que permanecen más tiempo en el nido implican una mayor inversión parental (Badyaev & Ghalambor 2001). En aves Passeriformes neotropicales se ha observado una amplia variación en los tiempos de desarrollo de huevos y pichones. El periodo de incubación más corto es de 11 días (Cachilo ceja Amarilla, Colombo *et al.* 2021) mientras que el máximo reportado es de 17 días (Yetapá de Collar, Di Giacomo *et al.* 2001). Por otro lado, el periodo más corto de permanencia de pichones en el nido es de 10.5 días (Cachilo ceja Amarilla; Colombo *et al.* 2021) mientras que el máximo es de 19.6 días (Leñatero; Delhey *et al.* 2010b). En este contexto, el periodo de incubación (14.6 días) y el de pichones (15.8 días) de la Ratona Aperdizada es relativamente largo. Si bien la extensión de los períodos de desarrollo podría tener un componente filogenético importante, se piensa que los depredadores de nidos ejercen una fuerte presión de selección sobre el largo de los periodos de desarrollo pudiendo explicar tanto la variación intraespecífica (Kleindorfer *et al.* 1997, Halupka 1998) como interespecífica (Lack 1968, Martin & Li 1992, Bosque & Bosque 1995, Martin 1995, Remes & Martin 2002). Así, períodos de desarrollo más breves garantizarían un menor tiempo de exposición a depredadores, aumentando la probabilidad de éxito del nido (Halupka 1998, Bosque & Bosque 1995). En comparación con las tasas de depredación reportadas para otras especies (ver arriba), las tasas de depredación de nidos de la Ratona Aperdizada en Uspallata no serían particularmente altas. En este sentido, podría pensarse que los periodos de desarrollo relativamente largos de la Ratona Aperdizada serían consecuencia de una baja presión de selección por parte de los depredadores de nidos. Sin embargo, la Ratona Carrizalera *Cistothorus stellaris* en el Neártico, tiene una supervivencia diaria de 0.68, siendo 0.38 veces mayor que la supervivencia promedio de la Ratona Aperdizada, pero la duración del periodo de incubación y de pichones son 1–2 días y 1–3 días respectivamente más breves (Llambías *et al.* 2018). Los periodos de desarrollo cortos de la Ratona Carrizalera podrían deberse a una restricción temporal durante la reproducción como consecuencia de la temporada reproductiva más corta debido a su estilo de vida migratorio (Burns 1982).

Variación anual de los rasgos reproductivos

La variación interanual de algunos rasgos reproductivos como la fecha de inicio del primer intento reproductivo, las tasas de interferencia del Tordo Renegrado, la proporción de volantones que abandonaron el nido exitosamente y el número de viajes de alimentación de pichones; probablemente respondieron a variaciones en las condiciones climáticas. En el 2012, un fuerte temporal de lluvias ocasionó la crecida del Arroyo Uspallata aislando varios de los territorios de ratonas y sepultando en

barro el 80% de los territorios. Dicho evento afectó la continuidad del seguimiento de los intentos de nidificación de las parejas reproductivas anilladas. Probablemente a causa de eso, únicamente en el 2012 se registró un primer intento reproductivo en febrero.

Las oscilaciones del Niño en el sur (El Niño Southern Oscillation -ENSO-) permiten explicar las variaciones naturales en las precipitaciones y temperaturas de un año a otro (Englert Duursma *et al.* 2018). En Sudamérica, el Niño produce temperaturas sustancialmente más cálidas de lo habitual, mientras que La Niña, produce temperaturas sustancialmente más frías de lo habitual. Dado que en el 2015 las temperaturas en Uspallata fueron más cálidas (Max = 22.74 °C, Min = 10.33 °C, Media = 16.96 °C; Mendoza 2020) debido al efecto del fenómeno El Niño (International Research Institute -IRI- ENSO forecast 2021), probablemente el incremento en las precipitaciones favoreció un aumento en la abundancia de insectos lo cual produjo el incremento en la proporción de volantones producidos ese año (Englert Duursma *et al.* 2018). En contraste, durante la temporada reproductiva del 2017, se registraron temperaturas bajas en Uspallata (Max = 18.97 °C, Min = 9.72 °C, Media = 14.02 °C; Mendoza 2020). Las bajas temperaturas registradas para el 2017 probablemente fueron consecuencia de la fase fría producida por las oscilaciones climatológicas de la Niña (IRI ENSO forecast 2021). Las bajas temperaturas ambientales tienen un impacto negativo en la abundancia de artrópodos, repercutiendo sobre el éxito reproductivo de las aves (Skutch 1950, Veen *et al.* 2010). Por ello, la disminución en el número de viajes de alimentación y la menor proporción de volantones exitosos producidos ese año, podría deberse al efecto negativo de temperatura ambiental (Mendoza 2020). Sin embargo, las temperaturas bajas también repercuten negativamente en la actividad de las culebras, por lo que hubiera sido esperable un menor número de eventos de depredación ese año, pero las tasas de depredación no variaron entre años. No obstante, se debe considerar que en zonas áridas, la temperatura ambiental no es tan restrictiva para el éxito reproductivo como lo es el inicio de la temporada de lluvias el cual tendría un efecto más importante sobre la abundancia de artrópodos (Young 1994, Boukhriss & Selmi 2018).

Conclusiones

Conocer los compromisos que promueven la variación en la inversión reproductiva a una escala espacial más fina y entre múltiples años aporta nuevas ideas sobre los rasgos de historia de vida en general y otorga una mejor comprensión de la evolución de los rasgos de historia de vida, contribuyendo a conocer cuáles son los riesgos y las limitaciones que enfrentan las distintas poblaciones de aves a nivel global (Siepielski *et al.* 2009). Las descripciones sobre la variación estacional, espacial e interanual sobre los patrones de supervivencia, mortalidad, inversión reproductiva y productividad son un requisito imprescindible para intentar predecir la dinámica y viabilidad de las poblaciones de aves de pastizal bajo una intensa perturbación antrópica y del paisaje (Azpiroz *et al.* 2012, Pretelli *et al.* 2015, Browne *et al.* 2021, Codesido & Bilenca 2021).

Referencias

- Arcese, P., Smith, J.N.M. & Hatch, M.I. 1996. Nest predation by cowbirds and its consequences for passerine demography. *Ecology* 93: 4608–4611.
- Azpiroz, A.B., Isacch, J.P., Dias, R.A., Di Giacomo, A.S., Fontana, C.S. & Palarea, C.M. 2012. Ecology and conservation of grassland birds in southeastern South America: a review. *J. F. Ornithol.* 83: 217–246.
- Barba, E., Atiénzar, F., Marín, M., Monrós, J.S. & Gil-Delgado, J.A. 2009. Patterns of nestling provisioning by a single-prey loader bird, Great Tit *Parus major*. *Bird Study* 56: 187–197.
- Bonacic, C., de la Maza, M., Altamirano, T.A., Ibarra, J.T. & Navarrete, S.A. 2015. Reproductive life-history variation in a secondary cavity-nester across an elevational gradient in Andean temperate ecosystems. *Auk* 132: 826–835.
- Both, C. & Visser, M.E. 2005. The effect of climate change on the correlation between avian life-history traits. *Glob. Chang. Biol.* 11: 1606–1613.
- Boukhriss, J. & Selmi, S. 2018. Effects of temporal factors, nesting microhabitat and nest position on the survival of passerine nests in a Tunisian oasis habitat. *Ostrich* 89: 321–328.
- Brooks, M.E., Kristensen, K., Van Benthem, K.J., Magnusson, A., Berg, C.W., Nielsen, A. *et al.* 2017. glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *R J.* 9: 378–400.
- Browne, M., Turbek, S.P., Pasian, C. & Di Giacomo, A.S. 2021. Low reproductive success of the endangered Iberá Seedeater in its only known breeding site, the Iberá Wetlands, Argentina. *Condor* 123: 1–12.
- Burger, C., Belskii, E., Eeva, T., Laaksonen, T., Mägi, M., Mänd, R., Qvarnström, A., Slagsvold, T., Veen, T., Visser, M.E., Wiebe, K.L., Wiley, C., Wright, J. & Both, C. 2012. Climate change, breeding date and nestling diet: how temperature differentially affects seasonal changes in pied flycatcher diet depending on habitat variation. *J. Anim. Ecol.* 81: 926–936.
- Burhans, D.E., Dearborn, D., III, F.R.T. & Faaborg, J. 2002. Factors affecting predation at songbird nests in old fields. *J. Wildl. Manage.* 66: 240–250.
- Burns, J. 1982. Nests, territories, and reproduction of Sedge Wrens (*Cistothorus platensis*). *Wilson Bull.* 94: 338–349.
- Cardoni, A., Pretelli, M.G., Isacch, J.P., Baladrón, A. V. & Chiaradia, N.M. 2016. Biología reproductiva y estatus de ocurrencia del Doradito Común (*Pseudocolopteryx flaviventris*) nidificando en pastizales al sur de su distribución. *Ornitol. Neotrop.* 27: 317–325.
- Cardoni, D.A., Isacch, J.P. & Iribarne, O. 2012. Effects of cattle grazing and fire on the abundance, habitat selection, and nesting success of the Bay-capped Wren-Spinetail (*Spartonoica maluroides*) in coastal saltmarshes of the pampas region. *Condor* 114: 803–811.

- Carro, M.E., Mermoz, M.E. & Fernández, G.J. 2014. Factors affecting the probability of double brooding by Southern House Wrens. *J. F. Ornithol.* 85: 227–236.
- Chiaradia, N.M., Cardoni, D.A., Pretelli, M.G. & Isacch, J.P. 2017. Breeding biology of the Wren-like Rushbird (*Phleocryptes melanops*) in the southeast Pampas of Argentina. *Wilson J. Ornithol.* 129: 46–52.
- Codesido, M. & Bilenca, D. 2021. Influencia de la intensidad de pastoreo sobre ensambles de aves en espartillares de la bahía de Samborombon, Argentina. *El Hornero* 36: 27–38.
- Colombo, M.A., Jauregui, A., Gonzalez, E. & Segura, L.N. 2021. Nesting biology and nest survival of the Grassland Sparrow (*Ammodramus humeralis*) in grazed grasslands of central-eastern Argentina. *Neotrop. Biodivers.* 7: 67–74.
- Cossa, N.A., Reboreda, J.C. & Fiorini, V.D. 2021. Decision-making at the time of parasitism: cowbirds prefer to peck eggs with weaker shells. *Anim. Cogn.* doi: 10.1007/s10071-021-01549-6.
- Cox, W.A., Thompson, F.R. & Faaborg, J. 2012a. Landscape forest cover and edge effects on songbird nest predation vary by nest predator. *Landsc. Ecol.* 27: 659–669.
- Cox, W.A., Thompson, F.R. & Reidy, J.L. 2013. The effects of temperature on nest predation by mammals, birds, and snakes. *Auk* 130: 784–790.
- Cox, W.A., Thompson III, F.R. & Faaborg, J. 2012b. Species and temporal factors affect predator-specific rates of nest predation for forest songbirds in the Midwest. *Auk* 129: 147–155.
- Crombie, M.D. & Arcese, P. 2018. Temporal variation in the effects of individual and environmental factors on nest success. *Auk* 135: 326–341.
- Decker, K.L., Conway, C.J. & Fontaine, J.J. 2012. Nest predation, food, and female age explain seasonal declines in clutch size. *Evol. Ecol.* 26: 683–699.
- Delhey, K., Carrizo, M., Verniere, L., Mahler, B. & Peters, A. 2010a. Seasonal variation in reproductive output of a Neotropical temperate suboscine, the Firewood-gatherer (*Anumbius annumbi*). *Auk* 127: 222–231.
- Di Giacomo, A., Di Giacomo, A. & Reboreda, J.C. 2011. Male and female reproductive success in a threatened polygynous species: the Strange-tailed Tyrant, *Alectrurus risora*. *Condor* 113: 619–628.
- Dillon, K.G. & Conway, C.J. 2018. Nest predation risk explains variation in avian clutch size. *Behav. Ecol.* 29: 301–311.
- Doligez, B. & Clobert, J. 2003. Clutch size reduction as a response to increased nest predation rate in the collared flycatcher. *Ecology* 84: 2582–2588.
- Eggers, S., Griesser, M. & Ekman, J. 2005. Predator-induced plasticity in nest visitation rates in the Siberian Jay (*Perisoreus infaustus*). *Behav. Ecol.* 16: 309–315.
- Eggers, S., Griesser, M., Nystrand, M. & Ekman, J. 2006. Predation risk induces changes in nest-site selection and clutch size in the Siberian Jay. *Proc. Biol. Sci.* 273: 701–706.
- Eichholz, M.W. & Koenig, W.D. 1992. Gopher snake attraction to birds' nests. *Southwest. Nat.* 37: 293–298.

- Englert Duursma, D., Gallagher, R. V. & Griffith, S.C. 2018. Effects of El Niño Southern Oscillation on avian breeding phenology. *Divers. Distrib.* 24: 1061–1071.
- Fernández, G.J., Carro, M.E. & Llambías, P.E. 2020. Spatial and temporal variation in breeding parameters of two south-temperate populations of House Wrens. *J. F. Ornithol.* 91: 13–30.
- Fernández, G.J. & Mermoz, M.E. 2000. Effect of predation and cowbird parasitism on the nesting success of two sympatric neotropical Marshbirds. *Wilson Bull.* 112: 354–364.
- Fernández, G.J., Mermoz, M.E., Llambías, P.E. & Manuela Pujol, E. 2007. Life history traits and breeding success of the Scarlet-headed Blackbird (*Amblyramphus holosericeus*) in the Argentinean Pampas. *Ornitol. Neotrop.* 18: 407–419.
- Fiorini, V.D., Gloag, R., Kacelnik, A. & Reboreda, J.C. 2014. Strategic egg destruction by brood-parasitic cowbirds? *Anim. Behav.* 93: 229–235.
- Fiorini, V.D., Tuero, D.T. & Reboreda, J.C. 2009. Shiny cowbirds synchronize parasitism with host laying and puncture host eggs according to host characteristics. *Anim. Behav.* 77: 561–568.
- Fontaine, J.J. & Martin, T.E. 2006. Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. *Ecol. Lett.* 9: 428–434.
- Francis, R.A., Geedipally, S.R., Guikema, S.D., Dhavala, S.S., Lord, D. & Larocca, S. 2012. Characterizing the Performance of the Conway-Maxwell Poisson Generalized Linear Model. *Risk Anal.* 32: 167–183.
- Franz, I. & Fontana, C.S. 2021. Drivers of nest survival in the tawny-bellied seedeater *Sporophila hypoxantha* (Aves: Thraupidae): Time-specific factors are more related to success than ecological variables. *An. Acad. Bras. Cienc.* 93: 1–12.
- Grant, T.A., Shaffer, T.L., Elizabeth, M.M. & Pietz, P.J. 2005. Time-specific variation in passerine nest survival: new insights into old questions. *Auk* 122: 661–672.
- Hau, M., Perfito, N. & Moore, I. 2008. Timing of breeding in tropical birds: mechanisms and evolutionary implications. *Ornitol. Neotrop.* 19 (Suppl.): 39–59.
- Hirsch-Jacobson, R., Cox, W.A., Tewes, E.E., III, F.R.T. & Faaborg, J. 2012. Parents or predators: examining intraseasonal variation in nest survival for a migratory passerine. *Condor* 114: 358–364.
- Husby, M. & Hoset, K.S. 2018. Seasonal variation in nest predation rates in boreal forests. *J. Ornithol.* 159: 975–984.
- IRI ENSO forecast 2021 https://iri.columbia.edu/our-expertise/climate/forecasts/enso/2017-December-quick-look/?enso_tab=enso-cpc_plume
- Jiménez, J., Nuñez-Arjona, J.C., Mougeot, F., Ferreras, P., González, L.M., García-Domínguez, F., Muñoz-Igualada, J. *et al.* J.V. 2019. Restoring apex predators can reduce mesopredator abundances. *Biol. Conserv.* 238: 108234.
- Johnson, E.J. & Best, L.B. 1982. Factors affecting feeding and brooding Gray Catbird nestlings. *Auk* 99: 148–156.
- Lack, D. 1947. The Significance of Clutch-size. Part I: Intraspecific Variations. *Ibis* 9: 302–352.

- 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. *J. Ornithol.* 156: 933–942.
- Llambías, P.E., Ferretti, V., Cardoni, D.A. & Maldonado, J.E. 2009. Breeding success and social mating system of the Bay-capped Wren-spinetail (*Spartonoica maluroides*). *Wilson J. Ornithol.* 121: 803–807.
- Llambías, P.E., Garrido, P.S., Jefferies, M.M. & 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*). *J. Ornithol.* 159: 221–231.
- 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. *Condor* 114: 629–638.
- Maccoll, A.D.C. & Hatchwell, B.J. 2003. Sharing of caring: Nestling provisioning behaviour of long-tailed tit, *Aegithalos caudatus*, parents and helpers. *Anim. Behav.* 66: 955–964.
- Mares, R., Doutrelant, C., Paquet, M., Spottiswoode, C.N. & Covas, R. 2017. Breeding decisions and output are correlated with both temperature and rainfall in an arid-region passerine, the sociable weaver. *R. Soc. Open Sci.* 4: 170835.
- Martin, T.E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecol. Monogr.* 65: 101–127.
- Martin, T.E. 1996. Life history evolution in tropical and south temperate birds: what do we really know? *J. Avian Biol.* 27: 263–272.
- Martin, T.E., Martin, P.R., Olson, C.R., Heidinger, B.J. & Fontaine, J.J. 2000. Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science* 287: 1482–1485.
- Massoni, V. & Reboreda, J.C. 1999. Egg puncture allows shiny cowbirds to assess host egg development and suitability for parasitism. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 266: 1871–1874.
- Massoni, V. & Reboreda, J.C. 2002. A neglected cost of brood parasitism: egg punctures by Shiny Cowbirds during inspection of potential host nests. *Condor* 104: 407–412.
- Matysioková, B., Remeš, V. & Matysiokov, B. 2018. Evolution of parental activity at the nest is shaped by the risk of nest predation and ambient temperature across bird species. *Evolution* 72: 2214–2224.
- Mayfield, H. 1961. Nesting success calculated from exposure. *Wilson Bull.* 73: 255–261.
- McDonald, P.G., Wilson, D.R. & Evans, C.S. 2009. Nestling begging increases predation risk, regardless of spectral characteristics or avian mobbing. *Behav. Ecol.* 20: 821–829.
- Menezes, J.C.T. & Marini, M.Â. 2017. Predators of bird nests in the Neotropics: a review. *J. F. Ornithol.* 88: 99–114.
- Mendoza, F.C. 2020. Evaluación del efecto de variables ambientales y comportamentales sobre el empollamiento en la Ratona Aperdizada *Cistothorus platensis* en Uspallata, Mendoza, Argentina. Tesis de grado. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Cuyo.

- Mermoz, M.E. & Rebores, J.C. 1998. Nesting success in Brown-and-Yellow Marshbirds: effects of timing, nest site, and brood parasitism. *Auk* 115: 871–878.
- Mönkkönen, M., Forsman, J.T., Kananaja, T. & Ylönen, H. 2009. Indirect cues of nest predation risk and avian reproductive decisions. *Biol. Lett.* 5: 176–178.
- Moreno-Rueda, G. 2004. Reduced parental effort in relation to laying date in house sparrows (*Passer domesticus*): a study under controlled conditions. *Behav. Processes* 67: 295–302.
- Moreno, J. 1998. The determination of seasonal declines in breeding success in seabirds. *Etologia* 31: 17–31.
- Naef-Daenzer, L., Naef-Daenzer, B. & Nager, R.G. 2000. Prey selection and foraging performance of breeding Great Tits *Parus major* in relation to food availability. *J. Avian Biol.* 31: 206–214.
- Nilsson, J.A. & Svensson, E. 1996. The cost of reproduction: A new link between current reproductive effort and future reproductive success. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 263: 711–714.
- Öberg, M., Pärt, T., Arlt, D., Laugen, A.T. & Low, M. 2014. Decomposing the seasonal fitness decline. *Oecologia* 174: 139–150.
- Pärt, T., Knappe, J., Low, M., Öberg, M. & Arlt, D. 2017. Disentangling the effects of date, individual, and territory quality on the seasonal decline in fitness. *Ecology* 98: 2102–2110.
- Peak, R.G., Thompson, F.R. & Shaffer, T.L. 2004. Factors Affecting Songbird Nest Survival in Riparian Forests in a Midwestern Agricultural Landscape. *Auk* 121: 726.
- Perrins, C.M. 1970. the Timing of Birds' Breeding Seasons. *Ibis* 112: 242–255.
- Poulin, B., Lefebvre, G. & McNeil, R. 1992. Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. *Ecology* 73: 2295–2309.
- Pretelli, M.G. & Isacch, J.P. 2013. Breeding biology of Spectacled Tyrant (*Hymenops perspicillatus*) in the southeastern Pampas region, Argentina. *Wilson J. Ornithol.* 125: 275–279.
- Pretelli, M.G., Isacch, J.P. & Cardoni, D. a. 2016. Variation in parental care in the Spectacled Tyrant *Hymenops perspicillatus* is associated with increased nest predation in grassland fragments. *J. Ornithol.* 157: 451–460.
- Pretelli, M.G., Isacch, J.P. & Cardoni, D.A. 2015. Effects of fragmentation and landscape matrix on the nesting success of grassland birds in the Pampas grasslands of Argentina. *Ibis* 157: 688–699.
- Price, T., Kirkpatrick, M. & Arnold, S.J. 1988. Directional selection and the evolution of breeding date in birds. *Science* 240: 798–799.
- Ricklefs, R.E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithson. Contr. Zool.* 9: 1–48.
- Robinson, S.K., Thompson, F.R., Donovan, T.M., Whitehead, D.R. & Faaborg, J. 1995. Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science* 267: 1987–1990.
- Roper, J.J. 2005. Try and try again: Nest predation favors persistence in a neotropical bird. *Ornithol. Neotrop.* 16: 253–262.

- Rothstein, S.I. 1990. A model system for coevolution: Avian brood parasitism. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 481–508.
- Rowe, L., Ludwig, D. & Schluter, D. 1994. Time, condition, and the seasonal decline of avian clutch size. *Am. Nat.* 143: 698–722.
- Rowley, I., Brooker, M. & Russell, E. 1991. The breeding biology of the Splendid Fairy-wren *Malurus splendens*: the significance of multiple broods. *Emu* 91: 197–221.
- Sanz, J.J. & Moreno, J. 1995. Mass loss in brooding female Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*: no evidence for reproductive stress. *J. Avian Biol.* 26: 313–320.
- Schmidt, K.A. 1999. Foraging theory as a conceptual framework for studying nest predation. *Oikos* 85: 151–160.
- Segura, L.N. 2011. Biología reproductiva del cardenal común (*Paroaria coronata*, Tharupidae) en talares del noreste de la provincia de buenos aires. Tesis de doctorado. Universidad Nacional de La Plata.
- Segura, L.N. & Rebores, J.C. 2012. Nest survival rates of Red-crested Cardinals increase with nest age in south-temperate forests of Argentina. *J. F. Ornithol.* 83: 343–350.
- Siepielski, A.M., Dibattista, J.D. & Carlson, S.M. 2009. It's about time: the temporal dynamics of phenotypic selection in the wild. *Ecol. Lett.* 12: 1261–1276.
- Skutch, A.F. 1950. The nesting seasons of Central American birds in relation to climate and food supply. *Ibis* 92: 185–222.
- Skutch, A.F. 1985. Clutch size, nesting success, and predation on nests of Neotropical birds, reviewed. *Ornithol. Monogr.* 36: 575–594.
- Slagsvold, T. 1984. Clutch size variation of birds in relation to nest predation: on the cost of reproduction. *J. Anim. Ecol.* 53: 945–953.
- Smith, H.G., Källander, H., Fontell, K. & Ljungström, M. 1988. Feeding frequency and parental division of labour in the double-brooded great tit *Parus major*. Effects of manipulating brood size. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 22: 447–453.
- Soler, Â., Méller, A.P. & Soler, M. 1998. Nest building, sexual selection and parental investment. *Evol. Ecol.* 12: 427–441.
- Sorroche, S.A. 2021. Evaluación de las variables que afectan el comportamiento de incubación de la Ratona Aperdizada (*Cistothorus platensis*) en Uspallata, Mendoza, Argentina. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Cuyo.
- Sperry, J.H., Peak, R.G., Cimprich, D.A. & Weatherhead, P.J. 2008. Snake activity affects seasonal variation in nest predation risk for birds. *J. Avian Biol.* 39: 379–383.
- Thompson, F.R. 2007. Factors affecting nest predation on forest songbirds in North America. *Ibis* 149: 98–109.

- Tuero, D.T., Fiorini, V.D. & Rebores, J.C. 2007. Effects of Shiny Cowbird *Molothrus bonariensis* parasitism on different components of House Wren *Troglodytes aedon* reproductive success. *Ibis* 149: 521–529.
- Veen, T., Sheldon, B.C., Weissing, F.J., Visser, M.E., Qvarnström, A. & Sætre, G.P. 2010. Temporal differences in food abundance promote coexistence between two congeneric passerines. *Oecologia* 162: 873–884.
- Verhulst, S. & Nilsson, J.Å. 2008. The timing of birds' breeding seasons: a review of experiments that manipulated timing of breeding. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 363: 399–410.
- Visser, M.E. & Gienapp, P. 2019. Evolutionary and demographic consequences of phenological mismatches. *Nat. Ecol. Evol.* 3: 879–885.
- Visser, M.E., Holleman, L.J.M. & Caro, S.P. 2009. Temperature has a causal effect on avian timing of reproduction. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 276: 2323–2331.
- Visser, M.E., te Marvelde, L. & Lof, M.E. 2012. Adaptive phenological mismatches of birds and their food in a warming world. *J. Ornithol.* 153: 75–84.
- Wardrop, S.L. & Ydenberg, R.C. 2003. Date and parental quality effects in the seasonal decline in reproductive performance of the Tree Swallow *Tachycineta bicolor*: interpreting results in light of potential experimental bias. *Ibis* 145: 439–447.
- Weidinger, K. 2009. Nest predators of woodland open-nesting songbirds in central Europe. *Ibis* 151: 352–360.
- Wiggins, D.A., Pärt, T., Gustafsson, L. & Part, T. 1994. Seasonal decline in Collared Flycatcher *Ficedula albicollis* reproductive success: an experimental approach. *Oikos* 70: 359.
- Wikelski, M., Hau, M. & Wingfield, J.C. 2000. Seasonality of reproduction in a Neotropical rain forest bird. *Ecology* 81: 2458–2472.
- Wilson, S., Martin, K. & Hannon, S.J. 2007. Nest survival patterns in Willow Ptarmigan: influence of time, nesting stage, and female characteristics. *Condor* 109: 337–388.
- Young, B., E. 1994. The effects of food, nest predation and weather on the timing of breeding in tropical House Wrens. *Condor* 96: 341–353.
- Young, B.E. 1994b. Geographic and seasonal patterns of clutch-size variation in house wrens. *Auk* 111: 545–555.
- Zanette, L.Y., White, A.F., Allen, M.C. & Clinchy, M. 2011. Perceived predation risk reduces the number of offspring songbirds produce per year. *Science* 334: 1398–1401.

Capítulo 4

Efecto de la estructura de la vegetación y el tamaño del nido sobre la probabilidad de depredación de nidos de la Ratona Aperdizada

Identificar las variables ambientales que afectan la probabilidad de supervivencia de los nidos es central para comprender los factores determinantes del éxito de nidificación de las aves (Martin 1992, 1993a, Kelly 1993, Thompson & Ribic 2012, Somsiri *et al.* 2019). Los depredadores ejercen una fuerte presión de selección tanto sobre la elección del sitio de nidificación (Martin 1992, 1993b, 1995, Deng & Liu 2015) como en la arquitectura y diseño del nido (Collias and Collias 1984, Soler *et al.* 1998, Hansell 2000, Mainwaring *et al.* 2014). La elección de un sitio de nidificación y la construcción del nido involucran un fino balance de decisiones reproductivas, las cuales en última instancia afectan la probabilidad de supervivencia de la progenie (Martin 1992, 1995, Lambrechts *et al.* 2012, 2017). Sin embargo, existen escasos reportes inequívocos de preferencias adaptativas durante la etapa de construcción del nido (Chalfoun & Martin 2007a). Esto se debe a que tanto la elección del sitio de nidificación como la construcción del nido se encuentran restringidas por diversos factores (*e.g.*, reducir la probabilidad de depredación, garantizar un microambiente propicio para el desarrollo de huevos y pichones y la cercanía a una fuente de alimento).

El sitio de nidificación debe proveer soporte al nido junto con su contenido (huevos, pichones y adultos), debe estar al resguardo de potenciales inclemencias climáticas, y a su vez contar con suficiente cobertura vegetal para ocultarlo de los depredadores (Martin 1992, Hansell 2000, Heenan 2013, Malzer & Hansell 2017). En climas fríos, podría producirse un compromiso entre elegir sitios más expuestos a la radiación solar (para facilitar un ambiente térmico óptimo) y sitios con mayor cobertura vegetal (para ocultar al nido de los depredadores). Sin embargo, la probabilidad de depredación del nido debería condicionar fuertemente la elección del sitio de nidificación ya que nidificar en un sitio seguro es crucial para garantizar la supervivencia de la descendencia (Hansell 2000, Fontaine *et al.* 2007). Debido a que los nidos construidos en sitios determinados tienen una mayor probabilidad intrínseca de ser depredados (Hansell 2000, Martin *et al.* 2000b), la elección del sitio de nidificación implica un proceso de toma de decisiones que, lejos de ser aleatoria, responde a causas adaptativas (Martin & Roper 1988, Chalfoun & Schmidt 2012).

La hipótesis de densidad de la vegetación propone que la cobertura vegetal reduce la probabilidad de que un depredador localice el nido (Borgmann & Conway 2015). Una mayor densidad de la cobertura vegetal minimiza las señales visuales (Muchai & Du Plessis 2005), auditivas (McDonald *et al.* 2009) y olfativas (Parejo *et al.* 2012) provenientes del nido. El ocultamiento de las señales provenientes del nido disminuiría la eficiencia de los depredadores para localizarlo, reduciendo el balance entre recompensa

y tiempo de búsqueda (Martin & Roper 1988, Chalfoun & Martin 2009, Fogarty *et al.* 2017). Sin embargo, el efecto de la cobertura vegetal del nido como estrategia para evadir la depredación dependerá de qué tan conspicuo sea el nido (Cresswell 1997a) y de las habilidades sensoriales y/o perceptivas del tipo de depredador (Remeš 2005). En concordancia con la hipótesis de densidad de la vegetación, se ha reportado que una mayor densidad de cobertura reduce la tasa de depredación de nidos en algunas especies de aves en ambiente abiertos como pastizales, humedales y arbustales (Martin 1992). Debido a que los atributos del hábitat a escalas espaciales pequeñas pueden ser particularmente importantes para explicar el éxito de los depredadores para localizar a sus presas (Martin & Roper 1988, Martin 1993a, b, Weidinger 2004, Chalfoun & Martin 2007) la mayoría de los estudios que han evaluado esta hipótesis se han concentrado en el efecto de la cobertura vegetal en el sitio de nidificación. Por este motivo, actualmente no hay consenso sobre qué escala del ambiente es más probable que la densidad del follaje afecte la transmisión de señales provenientes del nido.

La probabilidad de depredación del nido no solo podría verse afectada por la cobertura vegetal sino también por la complejidad estructural de la vegetación circundante al sitio de nidificación (Martin 1992). La hipótesis de la complejidad estructural de la vegetación propone que la densidad junto con la complejidad estructural de la vegetación que rodea al sitio de nidificación reducen la capacidad de maniobra o movilidad de los depredadores mediante la obstrucción física y, por lo tanto, reduce el riesgo de depredación del nido (Chalfoun & Martin 2009, Borgmann 2010). La complejidad estructural de la vegetación podría reducir la eficiencia de forrajeo de los depredadores, disminuyendo la probabilidad de depredación de los nidos, incluso para nidos de gran tamaño y escasamente cubiertos por vegetación (Martin & Roper 1988, Martin 1992, 1993b). Para comprender el efecto de la complejidad estructural de la vegetación, es esencial identificar la escala espacial más influyente sobre el riesgo de depredación. Por este motivo es necesario evaluar el efecto de la densidad de cobertura vegetal y la complejidad estructural de la vegetación tanto en el sitio de nidificación como en el parche de nidificación.

Una vez seleccionado el sitio y el parche de nidificación, las aves comienzan la construcción del nido. Además de proteger el contenido de los depredadores, el nido debe tener un tamaño, composición y estructura adecuados para contener huevos y pichones (Hansell 2000), brindándoles a su vez condiciones adecuadas de temperatura y humedad para su desarrollo (Mainwaring *et al.* 2014). Como consecuencia de la apariencia, estructura y tamaño, los nidos podrían ser más o menos conspicuos, afectando su probabilidad de localización por un depredador visual (Collias 1964, Slagsvold 1989a, Møller 1990, Moreno 2012, Mainwaring *et al.* 2014, Mulder *et al.* 2021). En particular, los nidos de gran tamaño podrían ser más difíciles de ocultar entre la vegetación que aquellos de menor tamaño (Biancucci & Martin 2010). Evidencia experimental ha demostrado que nidos artificiales de mayor tamaño tienen mayores tasas de depredación que nidos artificiales de menor tamaño. En varias especies de aves de percha (Orden Passeriformes), el intercambio experimental de nidos naturales de diferentes tamaños (respetando el sitio de nidificación seleccionado por las aves), sugiere fuertemente que la depredación de los nidos aumenta con el tamaño de los mismos (*e.g.*, Møller 1990, López-Iborra *et al.*

2004, Biancucci & Martin 2010). Sin embargo, Weidinger (2004) realizó un experimento similar, en el Mirlo Común, el Zorzal Común *Turdus philomelos* y la Curruca Capirotada *Sylvia atricapilla*, pero no encontró evidencias de una mayor probabilidad de depredación en nidos de mayor tamaño. Estos resultados aparentemente contradictorios, podrían deberse a que la densidad de cobertura vegetal podría estar contrarrestando el efecto del tamaño del nido. Entonces, para evaluar el efecto del tamaño del nido sobre la probabilidad de depredación, se debería analizar la interacción entre el tamaño del nido y la densidad de cobertura vegetal en el sitio de nidificación.

Los resultados de trabajos previos junto con el conocimiento acumulado en los últimos años indican que para lograr un entendimiento sobre la toma de decisiones individuales durante la elección del sitio de nidificación se debe realizar un abordaje integral, evaluando hipótesis y mecanismos que permitan diferenciar entre las diversas presiones de selección que actúan sobre las aves durante el ciclo de nidificación (Borgmann 2010). El objetivo de este capítulo es evaluar a nivel correlativo cómo varía el riesgo de depredación de nidos en función de la variación en la estructura de la vegetación en la Ratona Aperdizada. En particular se evaluarán a nivel correlativo las siguientes hipótesis: H1) el tamaño del nido afecta la probabilidad de depredación, H2) la cobertura vegetal en el sitio de nidificación reduce la probabilidad de depredación y H3) la complejidad estructural de la vegetación en el parche de nidificación afecta la probabilidad de depredación. La intención no es estudiar la elección del sitio de nidificación, más bien evaluar la probabilidad de depredación en función de las características de la vegetación en los sitios que ya fueron elegidos. En base a las hipótesis arriba mencionadas se predice que: 1) nidos de mayor tamaño tendrán una mayor probabilidad diaria de depredación, 2) nidos con mayor cobertura vegetal tendrán una menor probabilidad diaria de depredación, 3) nidos de gran tamaño pero construidos en sitios de nidificación que confieren mayor cobertura vegetal compensarán la probabilidad de depredación al ser más difíciles de localizar, 4) una mayor complejidad estructural de la vegetación del parche de nidificación disminuirá la probabilidad diaria de depredación de los nidos, 5) la probabilidad de depredación será distinta dependiendo la escala espacial de análisis (sitio de nidificación o parche de nidificación) de la cobertura vegetal.

Métodos

La metodología sobre la búsqueda y seguimiento de los nidos, así como las características del sitio de estudio han sido detallados en el capítulo 2.

Tamaño del nido

Se midió el tamaño de 188 nidos de Ratona Aperdizada durante las temporadas reproductivas 2010 a 2015 y 2017 a 2018 en las parcelas Arroyo y Río. Las mediciones se realizaron en el sitio de nidificación una sola vez pasados 40 ± 7 días después de la puesta del primer huevo, tanto para nidos depredados como para nidos exitosos. Se tomaron las siguientes medidas de estructura del nido: altura de la entrada, alto y ancho del nido (Fig. 4.1). El volumen del nido fue calculado a partir de la fórmula de volumen

de un elipsoide, $4 / 3 (\pi \times a \times d^2) / 1000$ (en litros), donde “a” corresponde a la mitad del alto del nido y “d” a la mitad del ancho del nido (Soler *et al.* 2001).

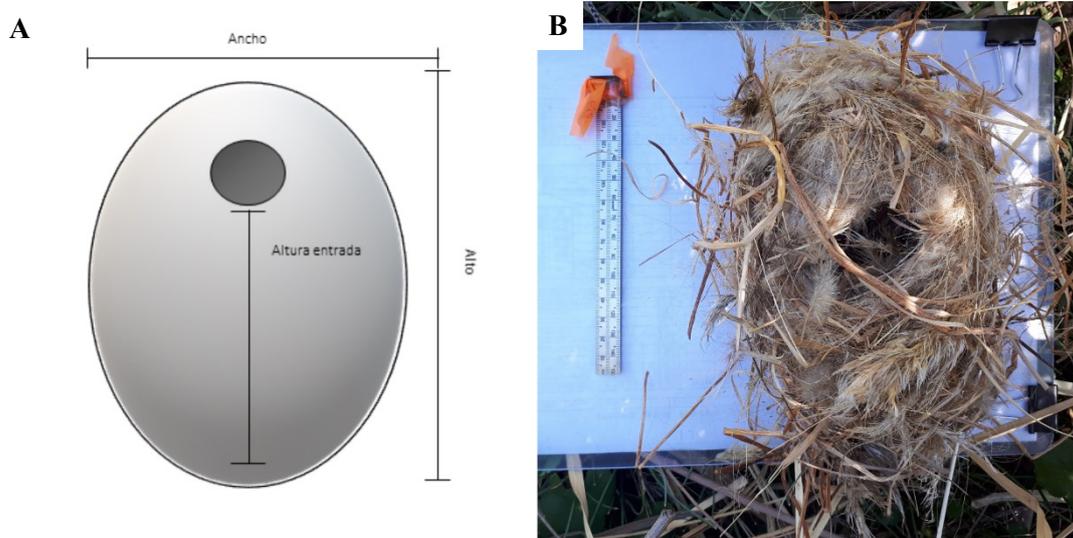


Figura 4.1. A) medidas de estructura del nido consideradas para determinar el volumen de los nidos de la Ratona Aperdizada. B) nido de Ratona Aperdizada junto a una regla milimétrica empleada para la medición, que sirve como referencia del tamaño de los nidos.

Estructura de la vegetación en el sitio de nidificación

Se midió la estructura de la vegetación en el sitio de nidificación a 144 nidos durante 2010 a 2015 y 2017 a 2018 en las parcelas Arroyo y Río. Las mediciones se realizaron en el sitio de nidificación una sola vez pasados 40 ± 7 días después de la puesta del primer huevo, tanto para nidos depredados como para nidos exitosos. Las mediciones fueron tomadas luego de que el nido dejara de estar activo para no disturbar a las ratonas y evitar la potencial deserción del nido. Se consideraron siete variables de la estructura de la vegetación (en cursiva). La *altura máxima de la vegetación* se midió colocando verticalmente un poste con escala métrica de 3 m de altura y 2 cm de diámetro a una distancia horizontal de 50 cm respecto del nido (en la Fig. 4.2 B, se muestra el poste). La *altura efectiva de la vegetación* del nido se midió como la altura a la cual la vegetación oculta visualmente $\sim 70\%$ del poste (el mismo poste empleado para medir la altura máxima). La *densidad de la cobertura vegetal del nido* se consideró como el número de cuadrados negros de 1 x 1 cm que se pueden observar sin estar cubiertos por la vegetación al introducir horizontalmente una cinta métrica rígida marcada a intervalos de 1 cm formando una trama de cuadrados negros y blancos de 50 cm de largo. Dado que un mayor número de cuadrados descubiertos representa valores más altos de densidad de cobertura vegetal, la interpretación de la densidad de cobertura vegetal resulta contraintuitiva. Para facilitar la interpretación de los valores de densidad de cobertura vegetal, se calculó el valor complementario como el total de cuadrados de la cinta – número de cuadrados descubiertos = densidad cuadrados cubiertos por la vegetación. La *distancia del nido respecto al borde externo de la planta* se midió con una cinta métrica desde la entrada del nido hasta el borde externo más cercano de la planta. La *distancia del nido al centro de la planta* se midió como la distancia de la pared posterior del nido hasta el tallo vertical más cercano de la planta

que sostiene el nido. El *radio de la planta* (medida proxi del tamaño de la planta) fue calculado como el doble de la suma entre la distancia al borde y la distancia al centro de la planta, asumiendo que la planta base de la cortadera es aproximadamente esférica. La *altura del nido* se consideró como la distancia entre el suelo y la base del nido medida con una cinta métrica. Todas las medidas se registraron visualmente con la observadora posicionada a ~50 cm del instrumento de medición y con una precisión de ± 0.1 cm. La altura máxima, la altura efectiva y la densidad de cobertura vegetal fueron medidas en cada uno de los puntos cardinales y luego se promediaron los datos para obtener un único valor medio.

Complejidad estructural de la vegetación del parche de nidificación

Durante las temporadas 2017 y 2018 se tomaron medidas de vegetación para caracterizar el parche de nidificación en torno a 65 nidos en las parcelas Arroyo y Río de acuerdo al protocolo de Martin *et al.* (1997). Para evitar disturbar a las aves, las mediciones de la complejidad estructural de la vegetación en el parche de nidificación se realizaron en el mismo momento y con las mismas consideraciones que las mediciones en el sitio de nidificación (ver arriba). Se definió el parche de nidificación como el área comprendida por un radio de 5 m alrededor del nido (Martin 1992). Se midieron cinco variables (en cursiva, ver debajo) de la complejidad estructural de la vegetación a lo largo de cuatro transectas (N, E, S y O) y en cuatro puntos distintos: en el sitio del nido, a 1 m, 3 m y 5 m de distancia respecto del nido (Fig. 4.2A). Se midió la *profundidad de la hojarasca* del suelo introduciendo verticalmente una regla milimétrica de 100 mm de largo entre la hojarasca con una precisión de ± 1 mm. La *densidad de cobertura vegetal del suelo* se midió con el poste de Wiens (Wiens & Rotenberry 1981), que consiste en un poste cilíndrico de 0.5 m de alto y 2 cm de diámetro, marcado a intervalos de 10 cm desde su base (es decir, a 10, 20, 30, 40 y 50 cm). El poste se apoya verticalmente en el suelo y se cuenta el número de veces que la vegetación toca en cada uno de los cinco intervalos de 10 cm (Fig. 4.2 B). Los valores se categorizaron como denso cuando fueron superiores al promedio de densidad de cobertura vegetal del suelo o abierto cuando fueron inferiores. La *altura máxima del pasto* en contacto con un palo de 3 m de altura y 2 cm de diámetro con una precisión de ± 0.1 cm, a los 0, 1, 3 y 5 m de radio del nido (Wiens & Rotenberry 1981). El *índice de obstrucción de la vegetación* se midió con el poste de Robel (Robel *et al.* 1970), que consiste en un poste de 1 m de altura y 2 cm de diámetro colocado verticalmente en el sitio del nido, el poste se marcó a intervalos de 10 cm para poder registrar cuál intervalo se encontraba libre de vegetación observando de abajo hacia arriba con los ojos a 1 m por encima del nivel del suelo (Fig. 4.2 B). La *composición de la cobertura vegetal*, se estimó visualmente como el porcentaje de cobertura de pastos (*e.g.*, *Cortaderia rudiscula*), herbáceas (*e.g.*, *Tessoraia absinthioides*), vegetación macrófita (*e.g.*, *Juncus balticus*, *Scirpus sp*, *Hydrocotyle ranunculoides o Trifolium repens*), agua, rocas, ramas secas, suelo desnudo y excremento de vacas o caballos que cubren el suelo por cada cuadrante entre el nido y un radio de 5 m. Todas las medidas de la estructura y

composición de la vegetación del parche de nidificación se promediaron entre el número de puntos de muestreo para cada nido y se tomaron con una presión de ± 0.1 cm.

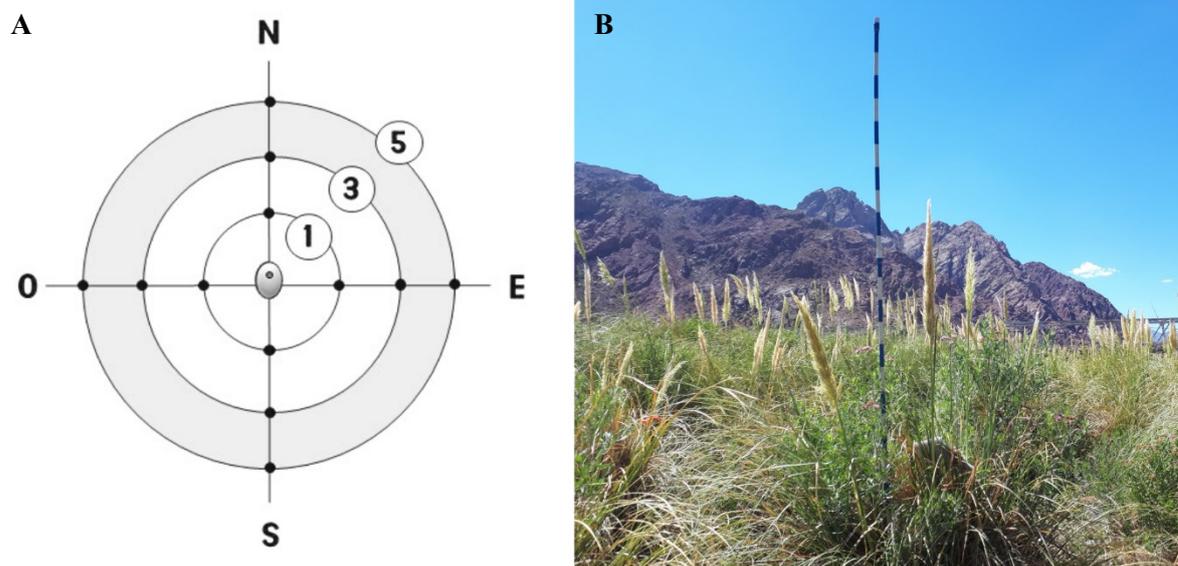


Figura 4.2. A) diagrama de transectas (N, E, S y O) y sitios de medición de las variables del parche de nidificación de la Ratona Aperdizada. Los puntos negros indican los sitios de medición. Los círculos blancos con números indican las distancias en metros entre circunferencias. En el centro se encuentra el nido. B) Foto del sitio, donde se observan las plantas de cortadera y el poste de medición de la altura de la vegetación según Wiens & Rotenberry (1981) y Robel *et al.* 1970. En el lateral izquierdo de la foto se pueden observar los banderines de color anaranjado que facilitan relocalizar el nido.

Análisis Estadísticos

Construcción de modelos

Se utilizó el método de exposición logística (Shaffer 2004; ver capítulo 3) para calcular las tasas diarias de depredación en función de las hipótesis evaluadas. Para todos los análisis la variable respuesta fue el estado de nido en cada día visita (0 = depredado, 1 = activo).

Para comprobar el efecto del tamaño del nido sobre la probabilidad diaria de depredación de nidos se construyeron 4 modelos (ver Tabla 4.1). Las variables explicativas consideradas en cada modelo fueron la altura del nido, el ancho del nido, la altura de la entrada del nido y el volumen del nido (Fig. 4.1). Debido a que nidos de mayor volumen podrían estar asociados con mayores tamaños de puesta (número de huevos totales en el nido; Slagsvold 1982, Cresswell 1997b, Soler *et al.* 2001), una correlación positiva entre tamaño del nido y probabilidad de depredación podría ser explicada por el mayor tamaño de puesta y no necesariamente por el tamaño del nido. Por este motivo, se evaluó previamente la correlación entre el volumen del nido y el tamaño de puesta. Dado que no se encontró relación entre dichas variables ($r_{pearson} = -0.04$, $t = -0.5$, $P = 0.66$), no se incluyó en los modelos el tamaño de puesta como covariable (Capítulo 5).

Para evaluar la hipótesis de densidad de cobertura del nido sobre la probabilidad diaria de depredación se evaluaron las siguientes variables explicativas: la altura máxima de la vegetación, la altura efectiva de la vegetación, la altura del nido respecto al suelo, la densidad de cobertura, la distancia del nido al borde de la planta, la distancia del nido al centro de la planta y el radio de la planta. Se comparó entre modelos de efectos simples para evitar problemas de colinealidad que podrían ocurrir si se construyera un único modelo con todas las variables explicativas de interés en simultáneo (Dorman *et al.* 2013) (Tabla 4.1).

Para evaluar la existencia de un efecto de compensación entre el tamaño del nido y la densidad de cobertura vegetal del nido sobre la probabilidad diaria de depredación (*i.e.* si las aves construyen nidos más grandes cuando la estructura de la vegetación es más frondosa o viceversa), se evaluó el efecto de la interacción entre el tamaño del nido y las variables de estructura de la vegetación más relevantes: altura efectiva de la vegetación, la densidad de la cobertura vegetal y la distancia del nido al borde externo de la planta (ver Tabla 4.1).

Para evaluar el efecto de la complejidad estructural de la vegetación a escala del parche de nidificación sobre la probabilidad diaria de depredación de nidos, se construyeron dos conjuntos de modelos de supervivencia. El primer conjunto comprendió un total de 16 modelos de estructura de la vegetación del parche de nidificación considerando la densidad de cobertura vegetal del suelo, la altura del pasto, la hojarasca y el índice de obstrucción de la vegetación. El segundo conjunto, incluyó 11 modelos de composición de la vegetación del parche de nidificación. Las variables incluidas en el segundo conjunto fueron el porcentaje de vegetación macrófita, suelo desnudo, pasto, hojarasca, roca, ramas secas, agua, plantas herbáceas, excrementos de vacas o caballos y arbustos (Tabla 4.1).

Para determinar qué escala de vegetación tuvo mayor preponderancia sobre la probabilidad de depredación de los nidos se construyeron 10 modelos de supervivencia para las temporadas 2017 y 2018. La variable respuesta fue el estado de nido en cada día visita. Los modelos incluyeron las variables de estructura de la vegetación del sitio del nido, así como las variables de complejidad estructural de la vegetación del parche de nidificación. Mediante selección de modelos se determinó cuál variable entre las dos escalas de estructura de la vegetación consideradas predicen con mayor certeza la probabilidad de depredación de los nidos.

Selección de modelos

Se seleccionaron los mejores modelos de supervivencia de nidos según sus valores de AIC_c utilizando el paquete MuMIn (Barton 2019). Los modelos se consideraron competitivos si tenían una $\Delta AIC_c < 2$ (Burnham & Anderson 2002). Dichos modelos fueron incluidos en promedio de modelos para obtener la estimación de los parámetros. Se consideró que las variables eran importantes si luego del promediado de modelos las estimaciones de los coeficientes no incluyeron al cero en sus los intervalos de confianza del 95%. Para todos los análisis se incorporaron a los modelos las variables explicativas centradas y estandarizadas. Se presentan las tablas con los pesos y coeficiente de los modelos que

tuvieron efectos sobre la supervivencia. Los resultados de aquellos que no tuvieron efectos se pueden consultar en el material suplementario, al final del capítulo.

Tabla 4.1. Tabla resumen de todos los efectos fijos evaluados mediante MLGM logísticos sobre la probabilidad diaria de depredación de nidos de la Ratona Aperdizada. En todos los modelos se incorporó la identidad de la pareja reproductiva como efecto aleatorio.

$n_{visitas}$ = número total de visitas a los nidos para registrar supervivencia o depredación.

Efectos fijos	$n_{visitas}$
<i>Tamaño del nido</i>	2347
altura del nido, ancho del nido, altura de la entrada del nido y volumen del nido.	
<i>Estructura de la vegetación en el sitio de nidificación</i>	2597
altura máxima de la vegetación	
altura efectiva de la vegetación	
altura del nido respecto al suelo	
densidad de cobertura	
distancia del nido al borde de la planta	
distancia del nido al centro de la planta y radio de la planta.	
<i>Efecto compensación tamaño del nido y la densidad de cobertura vegetal del nido</i>	2042
volumen del nido*altura efectiva	
volumen del nido*densidad de cobertura	
volumen del nido*distancia del nido al borde de la planta	
<i>Complejidad estructural de la vegetación del parche de nidificación</i>	1269
densidad de cobertura vegetal del suelo	
altura del pasto	
hojarasca	
índice de obstrucción de la vegetación.	
<i>Composición de la vegetación del suelo del parche de nidificación</i>	1269
porcentaje de composición del suelo por vegetación:	
macrófita	
suelo desnudo	
pasto	
hojarasca	
rocas	
ramas secas	
agua	
plantas herbáceas	
excrementos de vacas/caballos	
arbustos.	

Resultados

Tamaño del nido

El volumen de los nidos fue variable, oscilando desde los 0.27 l hasta 2.93 l, siendo la media 1.17 l. Los nidos de mayor tamaño no tuvieron mayores tasas de depredación que aquellos nidos más pequeños. Los primeros cuatro modelos, dentro de los cuales se encontraba el modelo nulo, no pudieron diferenciar entre variables de tamaño del nido por tener una $\Delta AIC_c < 2$ (Tabla sup. 4.1A). El promediado de modelos indicó que ninguna variable de estructura y volumen del nido fueron relevantes para explicar

la probabilidad de depredación de nidos de la Ratona Aperdizada. Todas las variables incluyeron el cero en sus intervalos de confianza (Tabla sup. 4.2 B).

Estructura de la vegetación en el sitio de nidificación

El 65.79% de los nidos reproductivos fueron construidos exclusivamente en plantas de Cortadera, el 28.51%, en sustratos en donde crecía entremezclado tanto la Cortadera como la Chilca y solo el 5.70% en sustratos compuestos exclusivamente por Chilca o Pájaro Bobo. Las variables de estructura de la vegetación más relevantes para predecir la probabilidad de depredación en el sitio de nidificación fueron la densidad media de cobertura vegetal (*media* = 46.54, *rango* = 36.25 - 50.00), la altura efectiva de la vegetación el nido (*media* = 85.70 cm, *rango* = 0.00 - 223.75 cm) y la distancia del nido respecto al borde externo de la planta (*media* = 57.26 cm, *rango* = 0.00 - 170.00 cm). Se construyeron siete modelos de supervivencia de los cuales se seleccionaron tres (Tabla 4.2A). Dichos modelos incluyeron la densidad de cobertura del nido, la distancia del nido con respecto al borde de la planta y la altura efectiva de la vegetación del nido. Los coeficientes obtenidos luego del promediado de modelos indicaron que los nidos construidos en plantas con mayor altura efectiva de la vegetación (Fig. 4.3A), mayor densidad de cobertura vegetal (Fig. 4.3B) y mayor distancia del nido respecto al borde externo de la planta (Fig. 4.3C) tuvieron una menor probabilidad diaria de depredación (Tabla 4.2B). El hecho de que una mayor altura efectiva de la vegetación, se encuentre correlacionada positivamente con una mayor densidad de cobertura vegetal ($r_{pearson} = 0.39, P < 0.001$) y una mayor distancia del nido respecto al borde externo de la planta ($r_{pearson} = 0.32, P < 0.001$), sugiere que la Ratona Aperdizada tiene una menor probabilidad de depredación cuando nidifica en plantas de mayor tamaño.

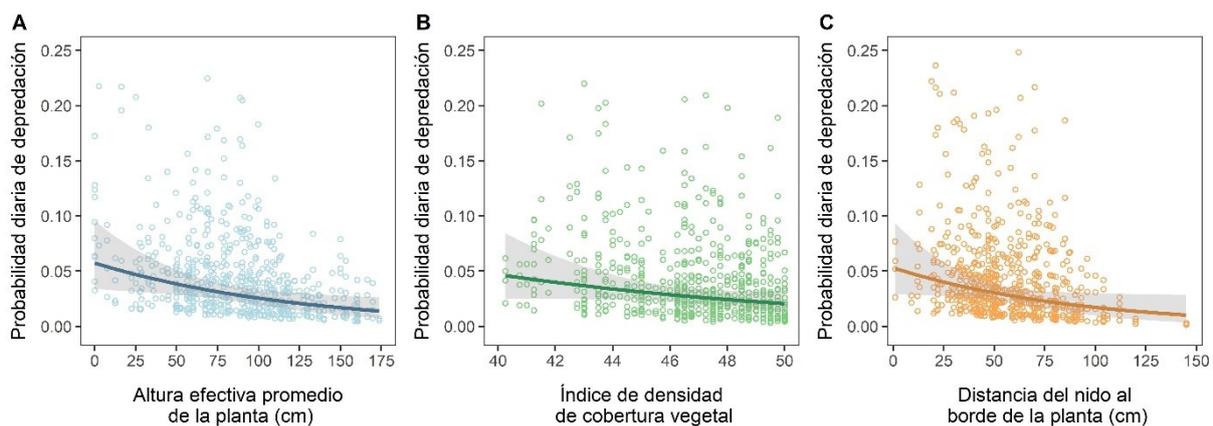


Figura 4.3. Probabilidad diaria de depredación de nidos de Ratona Aperdizada en el sitio de nidificación en función de: A) la altura efectiva promedio de la planta, B) la densidad de cobertura vegetal promedio del nido y C) la distancia del nido al borde de la planta. Las sombras de las líneas indican intervalos de confianza del 95% en torno a los valores predichos de la supervivencia del nido. La identidad de la pareja reproductiva se modeló como efecto aleatorio.

Tabla 4.2A. Resultado de la selección de modelos de probabilidad diaria de depredación de nidos para las variables centradas y estandarizadas de estructura de la vegetación en el sitio de nidificación de la Ratona Aperdizada, en Uspallata, Mendoza, Argentina (2010-2018). La identidad de la pareja reproductiva se utilizó como efecto aleatorio en todos los modelos. Los modelos se compararon utilizando el criterio de información de Akaike corregido para un tamaño de muestra pequeño (AIC_c). Los modelos fueron clasificados según el mayor grado de soporte ($\Delta AIC_c = 0$) hasta los de menor soporte; k es el número de parámetros en cada modelo. El peso de Akaike (w_i) es el peso de la evidencia para el modelo i , dados los datos. En negrita, modelos con mayor soporte.

Modelos	k	LogLik	ΔAIC_c	w_i
densidad cobertura vegetal del nido	3	-334.24	0.00	0.40
distancia del nido al borde externo de la planta	3	-334.47	0.46	0.31
altura efectiva de la planta	3	-335.06	1.644	0.17
altura máxima de la planta	3	-335.68	2.90	0.09
modelo nulo	2	-338.79	7.11	0.01
altura del nido respecto al suelo	3	-338.06	7.64	0.01
distancia del nido al centro de la planta	3	-338.79	9.11	0.00

Tabla 4.2B. Estimación de parámetros para los principales modelos de probabilidad diaria de depredación de nidos seleccionados ($\Delta AIC_c < 2$) en función de la estructura de la vegetación en el sitio de nidificación de la Ratona Aperdizada, en Uspallata, Mendoza, Argentina (2010-2018). Coeficientes (β), error estándar (EE) e intervalos de confianza del promediados de variables centradas y estandarizadas.

Variable	β	EE	2.50%	97.50%
(Intercepto)	4.04	0.16	3.74	4.35
densidad cobertura vegetal	0.46	0.16	0.15	0.78
distancia del nido al borde externo de la planta	0.51	0.01	0.41	0.51
altura efectiva de la planta	0.39	0.15	0.09	0.69

Tamaño del nido y densidad de cobertura vegetal en el sitio de nidificación

Los cuatros modelos diseñados para evaluar la existencia de un efecto de compensación entre el tamaño del nido y la densidad de cobertura vegetal del nido tuvieron altos índices de incerteza, clasificando primero al modelo nulo (Tabla sup. 4.3A). Los coeficientes obtenidos luego del promediado de modelos, indicaron que la interacción entre el tamaño del nido y las variables de densidad de cobertura vegetal no explicarían la probabilidad de depredación de nidos de la Ratona Aperdizada (Tabla sup. 4.3B).

Complejidad de la estructura de la vegetación en el parche de nidificación

Las variables de complejidad estructural de la vegetación en el parche de nidificación más relevantes para explicar la probabilidad diaria de depredación de nidos fueron la densidad de cobertura vegetal del suelo (*media* = 10.70 contactos, *rango* = 3.06 - 18.53 contactos) y la altura del pasto (*media* = 122.00 cm, *rango* = 10.90 – 270.00 cm). Los mejores modelos de estructura de la vegetación del parche de nidificación clasificaron primero al modelo simple de densidad de cobertura vegetal del suelo y al modelo con el efecto aditivo de la densidad vertical de la vegetación y la altura del pasto (w_i acumulado = 0.98, $\Delta AIC_c < 2$, Tabla 4.3A). Los coeficientes promediados indican que la estructura vertical de la vegetación es la variable del parche de nidificación más importante para predecir la probabilidad de

depredación del nido. Cuando la densidad de cobertura vegetal del suelo fue más abierta aumentó la probabilidad diaria de depredación con respecto a una estructura vertical más densa (Fig. 4.4). Sin embargo, la altura del pasto no fue una variable predictora relevante al incluir al cero en sus intervalos de confianza del 95% (Tabla 4.3A).

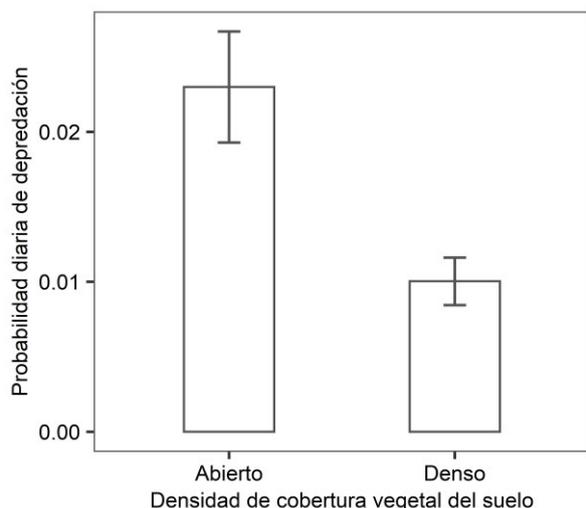


Figura 4.4. Probabilidad de diaria de depredación de nidos de Ratona Aperdizada en función de la densidad de la estructura vertical de la vegetación del suelo (abierto vs. denso) dentro del parche de nidificación de 5 m de radio. Las barras señalan la media de los datos ajustados con su EE. La identidad de la pareja reproductiva fue modelada como efecto aleatorio.

Tabla 4.3A. Resultado de la selección de modelos de probabilidad diaria de depredación de nidos para las variables centradas y estandarizadas de estructura de la vegetación en el sitio de nidificación de la Ratona Aperdizada, en Uspallata, Mendoza, Argentina (2010-2018). La identidad de la pareja reproductiva se utilizó como efecto aleatorio en todos los modelos. Los modelos se compararon utilizando el criterio de información de Akaike corregido para un tamaño de muestra pequeño (AIC_c). Los modelos fueron clasificados según el mayor grado de soporte ($\Delta AIC_c = 0$) hasta los de menor soporte; k es el número de parámetros en cada modelo. El peso de Akaike (w_i) es el peso de la evidencia para el modelo i , dados los datos. En negrita, modelos con mayor soporte.

Modelos	k	LogLik	ΔAIC_c	w_i
altura del pasto + densidad de cobertura vegetal del suelo	4	-101.44	0.00	0.69
densidad de cobertura vegetal del suelo	3	-103.34	1.79	0.28
altura del pasto	3	-105.83	6.76	0.02
Nulo	2	-112.18	17.45	0.00
Hojarasca	3	-111.30	17.70	0.00
índice de obstrucción de la vegetación	3	-111.46	18.02	0.00

Tabla 4.3B. Estimación de parámetros para los principales modelos de probabilidad diaria de depredación de nidos seleccionados ($\Delta AIC_c < 2$) en función de la estructura de la vegetación en el sitio de nidificación de la Ratona Aperdizada, en Uspallata, Mendoza, Argentina (2010-2018). Coeficientes (β), error estándar (EE) e intervalos de confianza del promediados de variables centradas y estandarizadas.

Variable	β	EE	2.50%	97.50%
(Intercepto)	8.52	2.51	3.60	13.44
altura del pasto	1.15	0.62	-0.06	2.37
densidad cobertura vegetal del suelo	4.17	1.5	1.24	7.11

Composición de la cobertura del suelo

La cobertura del suelo en el entorno del parche de nidificación estuvo compuesta fundamentalmente por pastos, plantas herbáceas, hojarasca y vegetación macrófita. En menor porcentaje se pudo encontrar suelo descubierto, agua, ramas secas, arbustos, rocas o excrementos de vacas y caballos. Ver los porcentajes de composición de la estructura vegetal del suelo en la Fig. 4.5.

Se plantearon 11 modelos para describir el efecto de la composición de la cobertura vegetal del suelo sobre la probabilidad diaria de depredación de 65 nidos de la Ratona Aperdizada en 2017 y 2018. Se seleccionaron 3 modelos, pero presentaron un alto grado de incerteza (Tabla 4.4A). Dichos modelos incluyeron el efecto simple de cobertura del suelo caracterizado por vegetación macrófita, el efecto aditivo de vegetación macrófita y suelo desnudo y, por último, el efecto simple del suelo desnudo. El efecto de la vegetación macrófita tuvo un efecto negativo sobre la probabilidad diaria de depredación, mientras que el suelo descubierto un efecto positivo. Luego del promediado de modelos, los coeficientes para vegetación macrófita y suelo descubierto incluyeron al cero en sus intervalos de confianza, por lo que la evidencia a favor de su efecto sobre la tasa de depredación del nido fue débil (Tabla 4.4B).

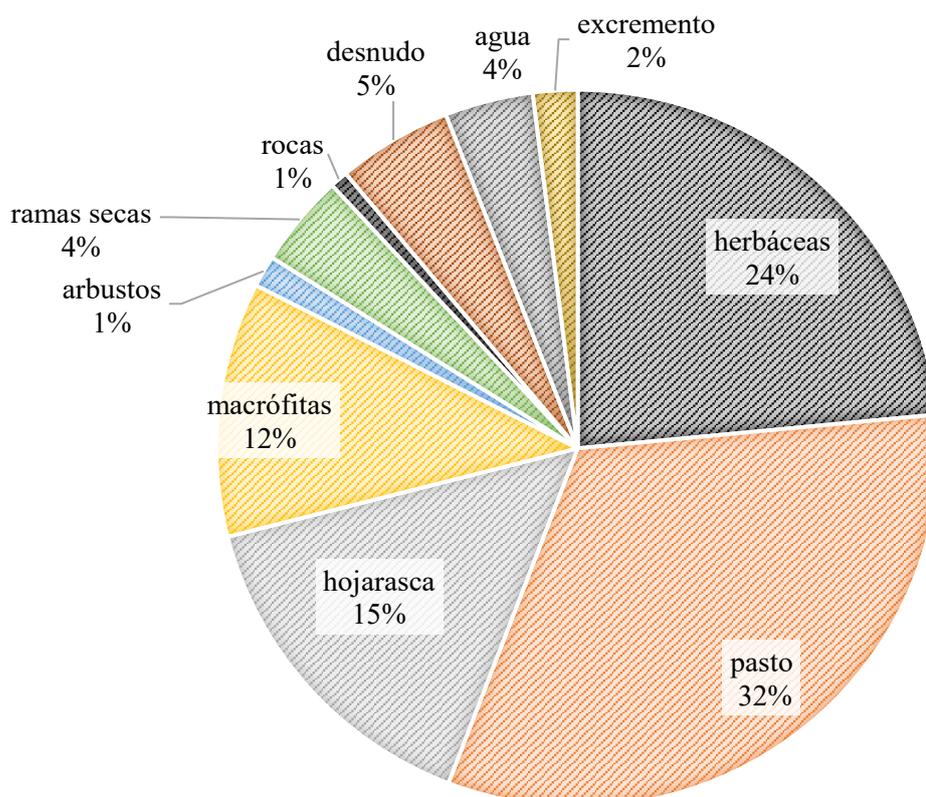


Figura 4.5. Porcentajes de la composición de cobertura del suelo en el parche de nidificación de la Ratona Aperdizada.

Tabla 4.4A. Resultados de la selección de modelos de probabilidad diaria de depredación de nidos mediante MLGM para las variables centradas y estandarizadas de la composición de la cobertura vegetal del parche de nidificación con un radio de 5 m del nido de Ratona Aperdizada, en Uspallata, Mendoza, Argentina (2017 y 2018). Todos los modelos incluyeron la identidad de la pareja reproductiva como efecto aleatorio. Los modelos se compararon utilizando el criterio de información de Akaike corregido para un tamaño de muestra pequeño (AIC_c). Los modelos fueron clasificados según el mayor grado de soporte ($\Delta AIC_c = 0$) hasta los de menor soporte; k es el número de parámetros en cada modelo. El peso de Akaike (w_i) es el peso de la evidencia para el modelo i , dados los datos.

Modelos	k	LogLik	ΔAIC_c	w_i
macrófitas	3	-109.77	0.00	0.30
macrófitas + suelo desnudo	4	-109.08	0.62	0.22
suelo desnudo	3	-110.56	1.58	0.14
nulo	2	-112.18	2.80	0.07
pasto	3	-111.43	3.30	0.06
hojarasca	3	-111.62	3.70	0.05
rocas	3	-112.00	4.45	0.03
ramas secas	3	-112.03	4.52	0.03
agua	3	-112.16	4.77	0.03
herbáceas	3	-112.18	4.80	0.03
Excremento de vaca o caballo	3	-112.18	4.81	0.03
arbustos	3	-112.18	4.81	0.03

Tabla 4.4B. Coeficientes (β), error estándar (EE) e intervalos de confianza del promediados de variables centradas y estandarizadas de los modelos de probabilidad diaria de depredación de nidos y la composición de la cobertura vegetal del meso-hábitat del nido de Ratona Aperdizada.

Variables	β	EE	2.50%	97.50%
(Intercepto)	7.66	2.32	3.11	12.21
macrófitas	-0.76	0.41	-1.56	0.05
suelo desnudo	0.81	0.62	-0.41	2.03

Comparación de la estructura de la vegetación entre el sitio y el parche de nidificación

Al comparar el nivel de soporte entre modelos de estructura de la vegetación en el sitio de nidificación respecto a los del parche de nidificación para las temporadas 2017 y 2018, se seleccionó un único mejor modelo. La selección clasificó primero al modelo que incluyó el efecto negativo de la estructura vertical de la vegetación del parche de nidificación sobre la probabilidad diaria de depredación de nidos de Ratona Aperdizada con un alto nivel de certeza ($w_i = 0.965$ y el segundo mejor modelo a una distancia de $\Delta AIC_c > 6$, Tabla 4.4).

Tabla 4.4. Comparación de modelos de probabilidad diaria de depredación de nidos de la estructura de la vegetación del nido y de la complejidad estructural de la vegetación del parche de nidificación Ratona Aperdizada, en Uspallata, Mendoza, Argentina (2017 y 2018). Todas las variables empleadas en los modelos fueron centradas y estandarizadas. Los modelos se compararon utilizando el criterio de información de Akaike corregido para un tamaño de muestra pequeño (AIC_c). Los modelos fueron clasificados según el mayor grado de soporte ($\Delta AIC_c = 0$) hasta los de menor soporte; k es el número de parámetros en cada modelo. El peso de Akaike (w_i) es el peso de la evidencia para el modelo i , dados los datos. En negrita, modelo con mayor soporte.

modelos	<i>df</i>	logLik	ΔAIC_c	<i>w_i</i>
densidad vertical vegetación parche	3	-102.49	0.00	0.97
altura del pasto parche	3	-105.83	6.67	0.03
nulo	2	-112.18	17.37	0.00
hojarasca parche	3	-111.30	17.62	0.00
índice de obstrucción parche	3	-111.46	17.93	0.00
distancia nido al borde de la planta	3	-111.63	18.27	0.00
densidad de cobertura del nido	3	-111.77	18.55	0.00
radio de la planta del nido	3	-112.00	19.01	0.00
distancia del nido al centro de la planta	3	-112.10	19.21	0.00
altura máxima del pasto en el nido	3	-112.18	19.37	0.00

Discusión

Los resultados de este capítulo proveen evidencia de que la estructura de vegetación tanto en el parche como en el sitio de nidificación tiene una relación directa sobre la probabilidad de depredación de los nidos de la Ratona Aperdizada. La estructura de la vegetación en el parche de nidificación fue la escala de mayor relevancia para explicar la probabilidad de depredación de los nidos. La vegetación en las cercanías del nido podría actuar como barrera física al desplazamiento de los depredadores y/o dificultar la percepción de olores y vocalizaciones de los pichones y/o adultos en el nido. La densidad de cobertura vegetal en el sitio de nidificación fue el segundo factor más importante para explicar las tasas diarias de depredación. La densidad de cobertura de la planta sustrato donde el nido fue construido dificultaría su detectabilidad cuando el depredador se encuentra ya muy cerca de este. Si bien se observó una tendencia en el aumento de la probabilidad de depredación con la presencia de vegetación macrófita y una disminución en la probabilidad de depredación con el suelo desnudo, dicho efecto fue marginalmente importante. Asimismo, el tamaño del nido no fue una variable determinante de las tasas de depredación.

Las características del territorio de nidificación deberían reflejar la integración de diversos factores que maximizan las estrategias reproductivas de los individuos a través de múltiples escalas espaciales. Chalfoun y Martin (2007) reportaron que al inicio de la temporada reproductiva, el Chimbitito Desértico (*Spizella breweri*) establece su territorio preferentemente en paisajes con una mayor cobertura de arbustos altos. Sin embargo, dichos territorios se asocian con una mayor tasa de depredación de nidos a escala del paisaje (Chalfoun y Martin 2007). Los autores proponen que el Chimbitito Desértico prefiere reproducirse en paisajes con gran disponibilidad de alimento en lugar de paisajes con sitios de nidificación seguros. Solo al realizar un análisis a escalas espaciales menores (territorios y parche de nidificación) encontraron que los chimbititos prefieren características ambientales que reducen el riesgo de depredación del nido. En la Ratona Aperdizada, la complejidad de la estructura vertical de la vegetación en el parche de nidificación fue importante para explicar la probabilidad diaria de

depredación de nidos, sin embargo a futuro debería considerarse escalas mayores, tales como las que comprende la escala del paisaje.

Independientemente de la obstrucción física de la vegetación, la magnitud del efecto de la complejidad estructural del ambiente sobre la probabilidad de depredación de nidos podría depender de la abundancia de sitios de nidificación potenciales desocupados. La hipótesis del sitio potencial de la presa propone que la probabilidad de que un nido sea depredado disminuye con el aumento del número de sitios de nidificación desocupados (Martin & Roper 1988; Martin 1993a, b). Dicha hipótesis asume que al incrementar el número de sitios de nidificación desocupados que fueron inspeccionados por un depredador, aumenta la probabilidad de que dicho depredador abandone la búsqueda. En línea con esta hipótesis, la remoción experimental de los sitios potenciales de nidificación en el Chimbito Desértico aumentó la probabilidad de depredación de los nidos (Chalfoun & Martin 2009). Dichos resultados, sugieren que la interacción entre el comportamiento de búsqueda de los depredadores y la estructura de la vegetación del parche de nidificación es más compleja que el efecto *per se* de la densidad de cobertura vegetal como obstáculo físico para la búsqueda. Para lograr una mejor comprensión del efecto de la depredación sobre las estrategias reproductivas de la Ratona Aperdizada, se deberá evaluar a futuro el efecto de los sitios potenciales de nidificación desocupados.

Debido a que depredadores específicos suelen estar asociados con distintas densidades de cobertura vegetal (Dion *et al.* 2000) o depredan nidos preferentemente ubicados en alturas particulares (Martin 1988a, b) es importante entender cómo los depredadores interactúan con la estructura del hábitat (Weatherhead & Blouin-demers 2004, Chalfoun & Schmidt 2012). Por eso, es necesario conocer tanto la identidad como la diversidad de los depredadores para comprender cuáles son sus principales estrategias de búsqueda de presas. En el caso de depredadores visuales tales como las aves diurnas, la probabilidad de localizar nidos es mayor cuando la cobertura vegetal es escasa (ver Dion *et al.* 2000, Weidinger 2002). En contraste, la altura del nido es más influyente que la densidad de cobertura vegetal para serpientes o depredadores nocturnos (roedores, zorros) que utilizan claves olfativas o térmicas para localizar la presa (Remes 2005, Benson *et al.* 2010). Por otro lado, para aves nidificantes de pequeño tamaño como los Passeriformes, anidar en sitios con mayor densidad de cobertura vegetal podría ser riesgoso. Dichos sitios, también son más seguros para pequeños y medianos depredadores de nidos (mesodepredadores) tales como roedores y serpientes que a su vez son presas de depredadores de mayor tamaño (megadepredadores). Si bien se ha propuesto que la vegetación circundante al nido podría obstaculizar la aproximación de los depredadores a los nidos, la cobertura vegetal permitiría a los mesodepredadores escabullirse con facilidad y acercarse a los nidos de forma segura (Johnson & Temple 1990). Entonces, cuando existe una gran diversidad de depredadores, las respuestas de las aves frente a la depredación también serán diversas y hasta podrían llegar a parecer contradictorias si no se analizan los resultados desde una perspectiva integral que considere la identidad de los predadores (Dion *et al.* 2000).

En Uspallata, se han documentado eventos frecuentes de depredación por Culebras Ratoneras *Philodryas trilineata*, y por Zorros Grises *Lycalopex griseus* (Jefferies *et al.* 2021). Además, se sospecha que varias especies de aves rapaces abundantes en la zona como el Halconcito Colorado *Falco sparverius* y el Chimango Común *Milvago chimango*, podrían ser depredadores frecuentes de nidos de Ratona Aperdizada. Es plausible que la estructura vertical de la vegetación en el parche de nidificación oculte los viajes de los adultos al nido, dificultando la localización del sitio de nidificación a depredadores visuales como las aves rapaces (Borgmann & Conway 2015). Sin embargo, la estructura de la vegetación en el parche de nidificación podría facilitar la aproximación al nido a otros depredadores como las serpientes o roedores que evitan ambientes abiertos (Dion *et al.* 2000). Si bien la proporción de suelo descubierto fue una de las variables dentro de la composición de la vegetación que podría disminuir la probabilidad de depredación de nidos, su efecto fue de importancia menor.

Durante la incubación de los huevos y el empollamiento de los pichones, los adultos corren el riesgo de ser depredados en el nido (Tieleman *et al.* 2008). La estructura de la vegetación en el sitio y en el parche de nidificación afectan tanto el riesgo de que un nido sea detectado por un depredador como la probabilidad de que un adulto en el nido detecte a un depredador que se acerca (Griesser & Nystrand 2009). Una escasa cobertura vegetal permitiría una vista despejada desde el nido, facilitando que los adultos detecten a un depredador que se aproxima (Götmark *et al.* 1995). Las aves que nidifican en cavidades o que construyen nidos cerrados (*i.e.* domo), tal como la Ratona Aperdizada, poseen una visión reducida del exterior. Esto se debe a la propia estructura del nido y a la vegetación circundante (Griesser & Nystrand 2009). Para compensar este déficit de información visual las aves han desarrollado mecanismos de evaluación del riesgo, como el aumento en el tiempo invertido en vigilar los alrededores desde el nido (por ejemplo, la proporción de tiempo que el adulto asoma a la entrada del nido para vigilar) (Griesser & Nystrand 2009). A futuro será interesante evaluar la respuesta comportamental de los adultos ante experimentos en los que se colocan depredadores del nido.

El efecto de la densidad de cobertura vegetal en el sitio de nidificación debería ser importante para reducir el riesgo de depredación del nido, en particular en especies con plumaje colorido (Borgmann & Conway 2015). Asimismo, la cobertura vegetal debería ser relevante en especies que debido a su pequeño tamaño no defienden el nido activamente (Halupka & Greeney 2009). La Ratona Aperdizada, si bien es un passeriforme de coloración críptica, es de pequeño porte (9 g) y no realiza defensa activa del nido (Zarco & Llambías 2018). De acuerdo con esto, la densidad de cobertura vegetal en el sitio de nidificación fue el segundo factor más importante para explicar las tasas diarias de depredación de los nidos. Varios trabajos publicados han reportado evidencia a favor de la hipótesis de la densidad de cobertura vegetal en pastizales y ambientes abiertos (*e.g.*, Chingolo Pálido *Spizella pallida*; Winter *et al.* 2005, Ratona Australiana Azul *Malurus cyaneus*; Colombelli-Négrel & Kleindorfer 2009a). Sin embargo, otros trabajos han reportado resultados ambiguos. Por ejemplo, en algunas especies de aves se ha observado una relación negativa entre densidad de cobertura vegetal del nido y probabilidad de depredación (*e.g.*, Colwell 1992, Burhans & Thompson 1998, Remeš 2005) mientras que en otras no se

ha encontrado una relación significativa (Wilson & Cooper 1998, Braden 1999, Davis 2005). Más allá de las controversias con respecto al momento y la metodología con la cual se realizan las mediciones de la densidad de cobertura vegetal (Burhans & Thompson 1998), se observa una gran variación en los resultados del efecto de la densidad de la cobertura vegetal sobre la probabilidad de depredación de nidos para las distintas especies de aves (revisado por Borgmann & Conway 2015 y Fulton 2018). La densidad de la cobertura vegetal en el sitio de nidificación varía dependiendo de la especie y del ambiente, por lo que su efecto puede estar enmascarado por factores como la optimización de las condiciones térmicas, la actividad parental en el nido, el comportamiento de defensa de los adultos, la coloración del plumaje y la abundancia e identidad de los depredadores (Rauter *et al.* 2002, Halupka & Greeney 2009, Borgmann & Conway 2015, Soanes *et al.* 2015). Por ejemplo, para la Bisbita Alpina (*Anthus spinoletta*) que habita en climas fríos, anidar en sitios más expuestos a la radiación solar reduce los costos energéticos de las hembras durante la incubación y crianza de pichones (Rauter *et al.* 2002). Esto podría producir un compromiso entre nidificar en un sitio seguro o en un sitio térmicamente favorable en aves que habitan climas templados.

El efecto de la fenología del follaje también podría ser responsable de la variación observada entre la probabilidad de depredación y la densidad de la cobertura vegetal. La lluvia y el aumento de la temperatura a lo largo de la temporada reproductiva favorece el crecimiento del follaje, que proporciona a su vez cobertura y altura de la vegetación para que las aves puedan nidificar en sitios más seguros (de Araujo *et al.* 2017). Así, aquellos nidos iniciados temprano en la temporada reproductiva tendrían menor follaje en comparación con los nidos iniciados más tarde (Borgmann *et al.* 2013, de Araujo *et al.* 2017).

El tamaño de los nidos de la Ratona Aperdizada no tuvo relación con la tasa de depredación del mismo. Asimismo, no se detectó un efecto de compensación entre la densidad de cobertura vegetal y el volumen del nido. Es decir, los adultos no construyeron nidos de mayor tamaño en sitios con mayor cobertura vegetal, ni viceversa tal como fue descrito previamente por Cardoni *et al.* (2017) en el Espartillero Enano. Similarmente, otros trabajos no encontraron una relación entre el tamaño del nido y la probabilidad de depredación en la Alondra Común *Alauda arvensis*, la Terrera Común *Calandrella brachydactyla*, la Bisbita Campestre *Anthus campestris* y el Alzacola Rojizo *Cercotrichas galactotes* (Palomino *et al.* 1998, Herranz *et al.* 2004). Asimismo, trabajos experimentales han reportado resultados contradictorios. Møller (1990) reportó que el incremento experimental en el tamaño de los nidos del Mirlo Común *Turdus merula* aumenta la probabilidad de depredación de huevos artificiales. Sin embargo, el autor no encontró relación entre el tamaño del nido y la probabilidad de depredación para los nidos naturales. La presión de selección ejercida sobre los depredadores no es el único factor selectivo que actuaría sobre el tamaño del nido. Por ejemplo, el tamaño del nido podría estar limitado por su capacidad de brindar un soporte estructural firme, así el tamaño del nido podría reducirse hasta el punto tal de no comprometer su capacidad para contener y proteger a huevos y pichones y para brindar un soporte estructural fuerte para resistir vientos fuertes (Møller 1990). Además, trabajos correlativos

y experimentales sugieren que el tamaño del nido estaría sujeto a selección sexual, funcionando como un indicador de la calidad parental (Soler 2001, Moreno 2012). Por ejemplo, se ha propuesto que las hembras evaluarían la calidad del cuidado parental del macho a partir de su inversión durante la construcción del nido. Esta hipótesis predice que las hembras incrementarían el tamaño de puesta en función del tamaño del nido y de la participación del macho durante la construcción (Soler *et al.* 1998, Møller *et al.* 2014). Dado que la depredación de nidos aparentemente no limitaría el tamaño del nido en la Ratona Aperdizada, la estructura y dimensiones de los nidos no deberían estar sometidos a dos presiones de selección contrapuestas (sección natural vs. selección sexual). Estudios futuros deberían evaluar si existen mayores niveles de inversión parental en nidos de mayor tamaño, así como el efecto del tamaño del nido en la aislación térmica.

No existen trabajos previos que hayan evaluado las características de la vegetación en el sitio de nidificación de la Ratona Aperdizada. Sin embargo, estudios en la Ratona Carrizalera (*Cistothorus stellaris*) en el hemisferio norte, reportaron que la densidad poblacional durante la temporada reproductiva se encuentra correlacionada con la altura y densidad de la vegetación, mayor cobertura del suelo, menos arbustos, más hierbas y hojarasca (*e.g.*, Dechant *et al.* 1998, Elliott & Johnson 2017). Similarmente, durante la temporada reproductiva, la Ratona Aperdizada precisaría de pastizales con poco pastoreo, con vegetación alta y densa ya que sus nidos tendrían una menor probabilidad diaria de depredación al ser construidos en sustratos vegetales grandes y densos. Estos antecedentes podrían orientar decisiones de manejo y de control de incendios de los pastizales de la región de estudio.

Conclusiones

Se encontró evidencia a favor de las hipótesis de la complejidad estructural de la vegetación y de la densidad de cobertura vegetal como factores ambientales que contribuyen a reducir la probabilidad de depredación de nidos de la Ratona Aperdizada. Por otro lado, la hipótesis del tamaño del nido no contribuyó a explicar el patrón de depredación encontrado, dado que nidos de mayor tamaño no tuvieron un mayor riesgo de depredación. Por último, la composición de la estructura de la vegetación (*i.e.*, presencia de macrófitas vs. suelo desnudo) pareciera tener algún efecto sobre las tasas de depredación de nidos de la ratona. Si bien los resultados de composición de la vegetación, no fueron estadísticamente relevantes, invitan a considerar escalas espaciales más amplias como es la del paisaje. Una mayor amplitud de enfoque puede brindar claridad sobre el efecto de parches de suelo desnudo o parches de vegetación macrófita cercanos a los territorios reproductivos de la ratona y su potencial efecto sobre riesgo de depredación de los nidos.

Referencias

- Barton, K. 2019. MuMIn: Multi-model Inference. R package version 1.43.6.
- Benson, T.J., Brown, J.D. & Bednarz, J.C. 2010. Identifying predators clarifies predictors of nest success in a temperate passerine. *J. Anim. Ecol.* 79: 225–234.

- Biancucci, L. & Martin, T.E. 2010. Can selection on nest size from nest predation explain the latitudinal gradient in clutch size? *J. Anim. Ecol.* 79: 1086–1092.
- Borgmann, K.L. 2010. Mechanisms underlying intra-seasonal variation in the risk of avian nest predation: implications for breeding phenology. The University of Arizona.
- Borgmann, K.L. & Conway, C.J. 2015. The nest-concealment hypothesis: new insights from a comparative analysis. *Wilson J. Ornithol.* 127: 646–660.
- Borgmann, K.L., Conway, C.J. & Morrison, M.L. 2013. Breeding phenology of birds: mechanisms underlying seasonal declines in the risk of nest predation. *PLoS One* 8: e64909.
- Braden, G. 1999. Does nest placement affect the fate or productivity of California Gnatcatcher nests? *Auk* 116: 984–993.
- Burhans, D.E. & Thompson, F.R. 1998. Effects of time and nest-site characteristics on concealment of songbird nests. *Condor* 100: 663–672.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, 2nd edition (D. R. A. Kenneth P. Burnham, ed). Springer-Verlag New York, Inc., New York.
- Cardoni, D.A., Isacch, J.P. & Baladrón, A. 2017. Causes and consequences of nest mass and structure variation in the Bay-capped Wren-spinetail *Spartonoica maluroides*. *Acta Ornithol.* 52: 51–58.
- Chalfoun, A.D. & Martin, T.E. 2007. Assessments of habitat preferences and quality depend on spatial scale and metrics of fitness. *J. Appl. Ecol.* 44: 983–992.
- Chalfoun, A.D. & Martin, T.E. 2009. Habitat structure mediates predation risk for sedentary prey: experimental tests of alternative hypotheses. *J. Anim. Ecol.* 78: 497–503.
- Chalfoun, A.D. & Schmidt, K.A. 2012. Adaptive breeding-habitat selection: is it for the birds? *Auk* 129: 589–599.
- Collias, N.E. 1964. The evolution of nests and nest-building in birds. *Am. Zool.* 190: 175–190.
- Colombelli-Négrel, D. & Kleindorfer, S. 2009. Nest height, nest concealment, and predator type predict nest predation in superb fairy-wrens (*Malurus cyaneus*). *Ecol. Res.* 24: 921–928.
- Colwell, M.A. 1992. Wilson's Phalarope nest success is not influenced by vegetation concealment. *Condor* 94: 767–772.
- Cresswell, W. 1997a. Nest predation rates and nest detectability in different stages of breeding in Blackbirds *Turdus merula*. *J. Avian Biol.* 28: 296–302.
- Cresswell, W. 1997b. Nest predation: the relative effects of nest characteristics, clutch size and parental behaviour. *Anim. Behav.* 53: 93–103.
- Davis, S.K. 2005. Nest-site selection patterns and the influence of vegetation on nest survival of mixed-grass prairie passerines. *Condor* 107: 605–616.
- de Araujo, H.F.P., Vieira-Filho, A.H., Barbosa, M.R. de V., Diniz-Filho, J.A.F. & Cardoso da Silva, J.M. 2017. Passerine phenology in the largest tropical dry forest of South America: effects of climate and resource availability. *Emu Austral Ornithol.* 117: 78–91.

- Dechant, J.A., Sondreal, M.L., Johnson, D.H., Igl, L.D., Goldade, C.M., Parkin, B.D. & Euliss, B.R. 1998. Effects of management practices on grassland birds: Sedge Wren. North. Prairie Wildl. Res. Cent. 1–17.
- Deng, W.H. & Liu, T.T. 2015. Nest-site selection and nesting success of Eurasian Nuthatch in China. Russ. J. Ecol. 46: 202–208.
- Dion, N., Hobson, K.A. & Larivière, S. 2000. Interactive effects of vegetation and predators on the success of natural and simulated nests of grassland songbirds. Condor 102: 629–634.
- Dorman, C.F., Sven Bachner, J.E., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., García Marquéz, J.R., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P.J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P.E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A.K., Zurell, D. & Lautenbach, S. 2013. Collinearity: a review of the methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. Ecography. 36: 027–046.
- Elliott, L.H. & Johnson, D.H. 2017. Local-scale habitat associations of grassland birds in southwestern Minnesota. Am. Midl. Nat. 178: 165–188.
- Fogarty, D.T., Elmore, R.D., Fuhlendorf, S.D. & Loss, S.R. 2017. Influence of olfactory and visual cover on nest site selection and nest success for grassland-nesting birds. Ecol. Evol. 7: 6247–6258.
- Fontaine, J.J., Martel, M., Markland, H.M., Niklison, A.M., Decker, K.L. & Martin, T.E. 2007. Testing ecological and behavioral correlates of nest predation. Oikos 116: 1887–1894.
- Fulton, G.R. 2018. Avian nest predation in Australian temperate forest and woodland: a review. Pacific Conserv. Biol. 24: 122–133.
- Götmark, F., Blomqvist, D., Johansson, O.C. & Bergkvist, J. 1995. Nest site selection: a trade off between concealment and view of the surroundings? J. Avian Biol. 26: 305–312.
- Griesser, M. & Nystrand, M. 2009. Vigilance and predation of a forest-living bird species depend on large-scale habitat structure. Behav. Ecol. 20: 709–715.
- Halupka, K. & Greeney, H.F. 2009. The influence of parental behavior on vulnerability to nest predation in tropical thrushes of an Andean cloud forest. J. Avian Biol. 40: 658–661.
- Hansell, M.H. 2000. Bird nests and construction behaviour, 2nd ed. Cambridge University Press, New York.
- Heenan, C.B. 2013. An overview of the factors influencing the morphology and thermal properties of avian nests. Avian Biol. Res. 6: 104–118.
- Herranz, J., Traba, J., Morales, M.B. & Suárez, F. 2004. Nest size and structure variation in two ground nesting passerines, the Skylark *Alauda arvensis* and the Short-toed Lark *Calandrella brachydactyla*. Ardea 92: 209–218.
- Jefferies, M. M., Garrido Coria, P. S., & Llambías, P. E. 2021. Nest predator identity and nest predation rates of three songbirds in the Central Andes of south temperate Argentina. Wilson J. Ornithol. 133: 117-124.

- Johnson, R.G. & Temple, S.A. 1990. Nest predation and brood parasitism of tallgrass prairie birds. *Source J. Wildl. Manag.* 54: 106–111.
- Kelly, J.P. 1993. The effect of nest predation on habitat selection by Dusky Flycatchers in limber pine-juniper woodland. *Condor* 95: 83–93.
- Mainwaring, M.C., Hartley, I.R., Lambrechts, M.M. & Deeming, D.C. 2014. The design and function of birds' nests. *Ecol. Evol.* 4: 3909–3928.
- Malzer, I. & Hansell, M. 2017. Nest timing, nest site selection and nest structure in a high latitude population of Bearded Reedlings *Panurus biarmicus*. *Bird Study* 64: 51–61.
- Martin, T.E. 1992. Breeding productivity considerations: what are the appropriate habitat features for management? In: *Ecology and Conservation of Neotropical Migrant Landbirds* (J. M. Hagan III & J. D. W., eds), pp. 455–473. Smithsonian Institution Press.
- Martin, T.E. 1993a. Nest predation and nest sites new perspectives on old patterns. *Bioscience* 43: 522–532.
- Martin, T.E. 1993b. Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the dogmas. *Am. Nat.* 141: 897–913.
- Martin, T.E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecol. Monogr.* 65: 101–127.
- Martin, T.E., Paine, C., Conway, C.J., Hochachka, W.M., Allen, P. & Jenkins, W. 1997. BBIRD grassland protocol. University of Montana.
- Martin, T.E. & Roper, J.J. 1988. Nest predation and nest-site selection of a western population of the Hermit Thrush. *Condor* 90: 51–57.
- Martin, T.E., Scott, J. & Menge, C. 2000. Nest predation increases with parental activity: Separating nest site and parental activity effects. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 267: 2287–2293.
- McDonald, P.G., Wilson, D.R. & Evans, C.S. 2009. Nestling begging increases predation risk, regardless of spectral characteristics or avian mobbing. *Behav. Ecol.* 20: 821–829.
- Møller, A.P. 1990. Nest predation selects for small nest size in the Blackbird. *Oikos* 57: 237–240.
- Møller, A.P., Adriaensen, F., Artemyev, A., Bañbura, J., Barba, E., Biard, C., *et al.* 2014. Variation in clutch size in relation to nest size in birds. *Ecol. Evol.* 4: 3583–3595.
- Moreno, J. 2012. Avian nests and nest-building as signals. *Avian Biol. Res.* 5: 238–251.
- Muchai, M. & Du Plessis, M.A. 2005. Nest predation of grassland bird species increases with parental activity at the nest. *J. Avian Biol.* 36: 110–116.
- Mulder, T., Campbell, C.J. & Ruxton, G.D. 2021. Evaluation of disruptive camouflage of avian cup-nests. *Ibis* 163: 150–158.
- Palomino, J.J., Martin-Vivaldi, M., Soler, M. & Soler, J.J. 1998. Functional significance of nest size variation in the Rufous Bush Robin *Cercotrichas galactotes*. *Ardea* 86: 177–185.
- Parejo, D., Amo, L., Rodríguez, J. & Avilés, J.M. 2012. Rollers smell the fear of nestlings. *Biol. Lett.* 8: 502–504.

- Rauter, C.M., Reyer, H.U. & Bollmann, K. 2002. Selection through predation, snowfall and microclimate on nest-site preferences in the Water Pipit *Anthus spinoletta*. *Ibis* 144: 433–444.
- Remes, V. 2005. Short communication Birds and rodents destroy different nests: a study of Blackcap *Sylvia atricapilla* using the removal of nest. *Ibis* 147: 213–216.
- Remeš, V. 2005. Nest concealment and parental behaviour interact in affecting nest survival in the Blackcap (*Sylvia atricapilla*): an experimental evaluation of the parental compensation hypothesis. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 58: 326–332.
- Robel, R.J., Briggs, J.N., Dayton, A.D. & Hulbert, L.C. 1970. Relationships between visual obstruction measurements and weight of grassland vegetation. *J. Range Manag.* 23: 295–297.
- Slagsvold, T. 1982. Clutch size variation in passerine birds: the nest predation hypothesis. *Oecologia* 54: 159–169.
- Slagsvold, T. 1989. On the evolution of clutch size and nest size in passerine birds. *Oecologia* 79: 300–305.
- Soanes, R., Peters, A., Delhey, K. & Doody, J.S. 2015. The influence of nest-site choice and predator sensory cues on nesting success in the Crimson Finch (*Neochmia phaeton*). *Emu* 115: 317–325.
- Soler, Â., Méller, A.P. & Soler, M. 1998. Nest building, sexual selection and parental investment. *Evol. Ecol.* 12: 427–441.
- Soler, J.J., De Neve, L., Martínez, J.G. & Soler, M. 2001. Nest size affects clutch size and the start of incubation in Magpies: an experimental study. *Behav. Ecol.* 12: 301–307.
- Somsiri, K., Gale, G.A., Pierce, A.J., Khamcha, D. & Sankamethawee, W. 2019. Habitat structure affects nest predation of the Scaly-crowned Babbler (*Malacopteron cinereum*) by macaques and snakes in a Thai-seasonal evergreen forest. *J. Ornithol.* 161: 389–398.
- Thompson, F.R. & Ribic, C.A. 2012. Conservation implications when the nest predators are known. *Stud. Avian Biol.* 43: 23–34.
- Tieleman, B.I., van Noordwijk, H.J. & Williams, J.B. 2008. Nest site selection in a hot desert: trade-off between microclimate and predation risk? *Condor* 110: 116–124.
- Weatherhead, P.J. & Blouin-demers, G. 2004. Understanding avian nest predation: why ornithologists should study snakes. *J. Avian Biol.* 35: 185–190.
- Weidinger, K. 2004. Relative effects of nest size and site on the risk of predation in open nesting passerines. *J. Avian Biol.* 35: 515–523.
- Wiens, J.A. & Rotenberry, J.T. 1981. Habitat associations and community structure of birds in shrubsteppe environments. *Ecol. Appl.* 51: 21–42.
- Wilson, R.R. & Cooper, R.J. 1998. Acadian Flycatcher nest placement: does placement influence reproductive success? *Condor* 100: 673–679.
- Winter, M., Johnson, D.H., Shaffer, J.A., The, S., Management, W. & Jan, N. 2005. Variability in vegetation effects on density and nesting success of grassland birds. *USGS North. Prairie Wildl. Res. Cent.* 69: 185–197.

Zarco, A. & Llambías, P.E. 2018. Chercán de las vegas *Cistothorus platensis*. Atlas las aves nidificantes Chile 25: 516–517.

Material suplementario

Tamaño del nido y probabilidad de depredación del nido

Tabla suplementaria 4.2A. Resultados de la selección de modelos de probabilidad diaria de depredación de nidos mediante *MLGM* para las variables centradas y estandarizadas de estructura del nido de Ratona Aperdizada, en Uspallata, Mendoza, Argentina (2010-2018). Los modelos se compararon utilizando el criterio de información de Akaike corregido para un tamaño de muestra pequeño (AIC_c). Los modelos fueron clasificados según el mayor grado de soporte ($\Delta AIC_c = 0$) hasta los de menor soporte; k es el número de parámetros en cada modelo. El peso de Akaike (w_i) es el peso de la evidencia para el modelo i , dados los datos.

Modelos de estructura del nido	k	LogLik	ΔAIC_c	w
volumen	3	-321.41	0.00	0.39
altura	3	-322.07	1.34	0.20
nulo	2	-323.13	1.44	0.19
ancho	3	-322.39	1.96	0.15
altura entrada	3	-323.13	3.44	0.07

Tabla suplementaria 4.2b. Coeficientes (β), error estándar (EE) e intervalos de confianza del promediados de variables centradas y estandarizadas de los modelos de probabilidad diaria de depredación del nido y estructura del nido de Ratona Aperdizada, en Uspallata, Mendoza, Argentina (2010-2018).

Variable	β	EE	2.50%	97.50%
(Intercepto)	3.95	0.17	3.61	4.28
volumen	0.33	0.18	-0.02	0.67
altura	0.24	0.16	-0.08	0.55
ancho	0.19	0.15	-0.10	0.48

Tamaño del nido y densidad de cobertura vegetal en el sitio del nido

Tabla suplementaria 4.3A. Resultados de la selección de modelos de probabilidad diaria de depredación de nidos mediante *MLGM* para las variables centradas y estandarizadas de tamaño del nido y estructura de la vegetación en el sitio del nido de la Ratona Aperdizada, en Uspallata, Mendoza, Argentina (2010-2018). Los modelos se compararon utilizando el criterio de información de Akaike corregido para un tamaño de muestra pequeño (AIC_c). Los modelos fueron clasificados según el mayor grado de soporte ($\Delta AIC_c = 0$) hasta los de menor soporte; k es el número de parámetros en cada modelo. El peso de Akaike (w_i) es el peso de la evidencia para el modelo i , dados los datos.

Modelos interacción entre el tamaño del nido y la densidad de cobertura vegetal del nido	K	LogLik	ΔAIC_c	w
volumen nido * densidad cobertura vegetal	5	291.27	592.58	0.00
volumen nido * distancia del nido al borde de la planta	5	291.34	592.71	0.14
modelo nulo	2	295.27	594.54	1.96
volumen nido * altura efectiva de la vegetación del nido	5	292.29	594.60	2.02

Tabla suplementaria 4.3b. Coeficientes (β), error estándar (EE) e intervalos de confianza del promediados de variables centradas y estandarizadas de los modelos de probabilidad diaria de depredación del nido y estructura de la vegetación del nido de Ratona Aperdizada.

Variable	B	EE	2.50%	97.50%
----------	---	----	-------	--------

Intercepto	3.99	0.22	3.55	4.42
volumen nido	0.16	0.23	-0.30	0.61
densidad cobertura vegetal	0.46	0.18	0.10	0.82
volumen nido * densidad cobertura vegetal	0.03	0.15	-0.27	0.33
distancia del nido al borde de la planta	0.51	0.22	0.07	0.95
volumen nido * distancia del nido al borde de la planta	-0.10	0.27	-0.63	0.43
altura efectiva de la vegetación del nido	0.37	0.17	0.03	0.71
volumen nido * altura efectiva de la vegetación del nido	-0.01	0.18	-0.36	0.34

Capítulo 5

La actividad parental como clave visual para encontrar nidos de Ratona Aperdizada

El comportamiento parental es cualquier forma de comportamiento por parte de un progenitor que favorece el crecimiento e incrementa la calidad y probabilidad de supervivencia de sus crías (Clutton-Brock 1991, Gowaty 1996, Smiseth *et al.* 2012). En las aves, puede incluir comportamientos diversos tales como la construcción y defensa del nido, la incubación de huevos, la alimentación y el empollamiento de los pichones (Clutton-Brock 1991, Cockburn 2006, Gill 2007). Los adultos enfrentan un compromiso entre los costos del cuidado parental (en términos de supervivencia y potencial reproducción a futuro) y los beneficios de incrementar la calidad y supervivencia de sus crías (Williams 1966, Sargent & Gross 1985). En última instancia, la relación costo-beneficio del comportamiento parental dependerá de la capacidad de los adultos para ajustar su comportamiento a la variación en la disponibilidad de alimento (Eikenaar *et al.* 2003, Londoño *et al.* 2008), las condiciones climáticas (Yoon *et al.* 2017, Diez-Méndez *et al.* 2021) y a la probabilidad de depredación tanto de adultos como de huevos y pichones (Martin *et al.* 2000b, Badyaev & Ghalambor 2001, Pope *et al.* 2013).

A lo largo del ciclo de vida de las aves, los depredadores ejercen distintos tipos de presiones de selección en función de las estrategias de caza, la imagen de búsqueda y sus preferencias de presa (Schmidt 1999, Cresswell 2011). Sin embargo, es durante el estadio de nidificación cuando las aves corren el mayor riesgo de depredación debido a su incapacidad de escapar ante la presencia de un depredador (Martin 1995, Ibáñez-Álamo & Soler 2012, Basso & Richner 2015). Una alta tasa de actividad parental en torno al nido podría atraer la atención de depredadores, incrementando el riesgo de depredación de huevos, pichones y de los adultos que atienden el nido (Skutch 1949, Eggers *et al.* 2005, Fontaine & Martin 2006a, Massaro *et al.* 2008). Los depredadores pueden utilizar múltiples claves para localizar los nidos (Santisteban *et al.* 2002), tales como los viajes de los adultos para incubar huevos o atender las necesidades de los pichones (Martin *et al.* 2000a), las llamadas de pedido de alimento de los pichones o el calor y olor generados en el nido (McDonald *et al.* 2009, Ibáñez-Álamo *et al.* 2012). Para reducir el riesgo de depredación, los adultos pueden minimizar la actividad alrededor del nido (Skutch 1949, 1985, Martin *et al.* 2000b), modificando el comportamiento de incubación (Ibáñez-Álamo & Soler 2012), las estrategias de empollamiento de pichones y los patrones de provisión de alimento (Massaro *et al.* 2008). Asimismo, los adultos pueden incrementar la vigilancia para detectar a un depredador y advertir su presencia a otros adultos y a los pichones (Griesser & Nystrand 2009). Por lo tanto, las estrategias comportamentales para evadir la depredación pueden variar dependiendo del periodo en que se encuentra el nido: construcción, puesta de huevos, incubación o pichones.

La construcción de nidos es una actividad esencial para el éxito reproductivo en la mayoría de las aves. Muchas especies dedican una importante cantidad de tiempo y energía a la construcción de nidos, por lo que recientemente se ha propuesto que dichos costes deberían considerarse dentro de la teoría de rasgos de historias de vida (Mainwaring & Hartley 2013, Breen 2021). Muchas aves de pequeño tamaño son extremadamente cautelosas durante la construcción del nido (Moreno 2012). Así, cuando un adulto detecta la presencia de un depredador, frecuentemente interrumpen el comportamiento de construcción momentáneamente (Moreno 2012). Este comportamiento podría deberse a que el adulto es vulnerable a la depredación durante la construcción del nido y/o el adulto intenta no delatar la ubicación del nido a un depredador que podría regresar más avanzado el estadio de nidificación y depredar su contenido. Si bien hay pocos antecedentes publicados al respecto, se espera que una intensa actividad de construcción llame la atención tanto de depredadores de nidos (Moreno 2012, Lee & Lima 2016) como de aves parásitas de cría (Gill *et al.* 1997, Banks & Martin 2001, Svagelj *et al.* 2009). De acuerdo con esta hipótesis, en ambientes con un alto riesgo de depredación, los adultos deberían reducir el número de viajes con material hacia el nido durante la construcción. Sin embargo, la reducción del esfuerzo durante la construcción podría resultar en nidos de menor tamaño lo que a su vez podría restringir el tamaño de puesta (*e.g.*, nidos más chicos solo podrían albergar una menor cantidad de huevos; Slagsvold 1989, Soler *et al.* 2001, Møller *et al.* 2014).

La selección de una estrategia de incubación óptima dependerá de la interacción entre el riesgo de depredación (Basso & Richner 2015, Matysioková *et al.* 2018), la temperatura ambiental (Matysioková *et al.* 2018, Diez-Méndez *et al.* 2021) y la abundancia de alimento (Conway & Martin 1999, Eikenaar *et al.* 2003, Chalfoun & Martin 2007b). En especies con incubación uniparental la hembra enfrenta el compromiso de incubar a los huevos a expensas del tiempo que puede destinar al propio mantenimiento (Ghalambor & Martin 1999, Conway & Martin 2000, Martin 2002). La atención al nido (porcentaje de tiempo de incubación) determina la temperatura de los huevos lo cual repercute en el desarrollo embriológico y en la duración del período de incubación (Haftorn 1988, Williams 1996). Dada una misma atención al nido, las especies pueden diferir en la duración y/o frecuencia de las sesiones de incubación y de los recesos de forrajeo (Ibáñez-Álamo & Soler 2012, Austin *et al.* 2019). Así, se puede lograr una misma atención al nido mediante cuatro estrategias: 1) sesiones y recesos muy frecuentes y breves (Conway & Martin 1999), 2) sesiones y recesos poco frecuentes y de larga duración (Austin *et al.* 2019), 3) sesiones frecuentes y breves, con recesos largos (Ardia *et al.* 2010) y 4) sesiones poco frecuentes y largas, con recesos cortos (Duncan Rastogi *et al.* 2006). Sesiones breves de incubación dan lugar a un mayor número de viajes diarios hacia y desde el nido, lo que podría aumentar el riesgo de depredación (Skutch 1949, Martin 1996, Martin & Ghalambor 1999). Si los depredadores utilizan la actividad de los adultos para localizar los nidos, la selección debería favorecer a aquellos individuos que reduzcan el número de viajes al nido para incubar (Conway & Martin 1999, Matysioková *et al.* 2018). La disminución en el número de sesiones de incubación podría prolongar el desarrollo embrionario, aumentando el largo del periodo de incubación y así el número de días que un nido está

expuesto a ser depredado (Conway & Martin 2000, Matysioková *et al.* 2018). Sin embargo, un menor número de sesiones de incubación podría compensarse con sesiones y recesos más largos, sin reducir la atención al nido (Conway & Martin 2000). Para conocer los compromisos reproductivos que enfrenta la Ratona Aperdizada es importante determinar su estrategia de incubación en la población de estudio, para luego analizar el potencial efecto que el riesgo de depredación pueda tener sobre el comportamiento de incubación.

Debido a las demandas alimenticias de los pichones, la actividad de los adultos en el nido es mayor durante el periodo de pichones que durante la incubación (Skutch 1949, Eggers *et al.* 2005, Pope *et al.* 2013). En las aves altriciales, los adultos no solo deben proveer alimento a los pichones, sino que además deben empollarlos durante los primeros días del desarrollo debido a su incapacidad de mantener la temperatura corporal (Yoon *et al.* 2017). Este incremento en la actividad en el nido, podría explicar las altas tasas de depredación en nidos durante el periodo de pichones en comparación con el periodo de incubación (Skutch 1985, Martin *et al.* 2000a, Fontaine & Martin 2006a). Entonces, cuando el riesgo de depredación es alto, se espera que los adultos realicen un menor número de viajes al nido para empollar pichones y proveer alimento (Eggers *et al.* 2005, Fontaine & Martin 2006a, Wegrzyn 2013). No obstante, una reducción en el número de viajes con alimento, podría afectar negativamente el crecimiento de los pichones, afectando no solo su calidad y probabilidad de supervivencia, sino también prolongando su desarrollo en el nido y aumentando así el periodo de exposición (Martin 1996). Sin embargo, para reducir el número de viajes sin restringir la cantidad de alimento entregado, los adultos podrían incrementar el número de ítems alimenticios por viaje y/o entregar ítems de mayor tamaño (Martin *et al.* 2000a). Alternativamente, los adultos podrían reducir el número de huevos puestos para producir un menor número de pichones, y así reducir la actividad parental durante dicho periodo (Skutch 1985, Martin *et al.* 2000a, Eggers *et al.* 2006).

En el presente capítulo se describe primero la actividad parental de la Ratona Aperdizada durante el estadio de nidificación (construcción, incubación y pichones), y la relación con las diversas variables reproductivas (*i.e.*, tamaño de puesta, número de pichones, etc.). Luego se analiza el efecto de la actividad parental sobre las tasas de depredación de nidos. En particular se evalúa si los predadores y parásitos de cría utilizan la actividad durante la construcción del nido para localizar los nidos a los que regresarán durante el periodo de puesta. Esta hipótesis predice una mayor probabilidad de depredación e interferencia del Tordo Renegrido durante la etapa de puesta de huevos en nidos con mayores tasas de construcción. Finalmente, se evalúa si los depredadores utilizan la actividad parental durante la incubación y la alimentación de pichones para localizar nidos. Esta hipótesis predice 1) una mayor probabilidad de depredación en el periodo de pichones, seguida por el periodo de incubación y de puesta debido al incremento progresivo de la actividad parental a largo del estadio de nidificación (puesta < incubación < pichones), 2) una mayor probabilidad de depredación en nidos donde la hembra realice un mayor número viajes a incubar durante el periodo de incubación, y 3) mayor probabilidad de

depredación en nidos donde los adultos realicen una mayor cantidad de viajes para alimentar a los pichones.

Métodos

Actividad parental

La metodología aplicada para el seguimiento y monitoreo de los nidos de Ratona Aperdizada fue detallada en el capítulo 2. No se cuantificó la actividad parental durante el periodo de puesta debido a que durante dicho periodo los adultos rara vez visitan el nido, comenzando la incubación en general con la puesta de último huevo (observaciones personales).

Se realizaron 184 (2013-2016) filmaciones durante el periodo de construcción, 374 (2011-2018) durante el periodo de incubación y 720 (2011-2018) durante el periodo de pichones. Los videos se analizaron en el laboratorio para determinar el número total de viajes desde y hacia el nido para cada período (ver capítulo 2). El número total de viajes se relativizó respecto al total de horas filmadas. A su vez, para el período de incubación se calculó el tiempo promedio de cada sesión de incubación, el tiempo promedio de los recesos de incubación fuera del nido y la atención al nido (suma del tiempo de las sesiones de incubación / tiempo total de filmación). En las filmaciones de pichones se estimó el tamaño del ítem alimenticio entregado por los adultos cuando los pichones tenían 2-3, 7-8 y 11-12 días de edad. Para ello se estimó la proporción del ancho y el largo del ítem en relación al largo del pico del adulto (Martin *et al.* 2000a).

Para cuantificar el volumen del nido se tomaron las dimensiones del nido una vez que éste fue desocupado para evitar disturbar a las aves (para detalles sobre la medición del tamaño del nido, ver capítulo 4).

Análisis estadísticos

Construcción de nidos

Para evaluar si el número de viajes de construcción determina el volumen final del nido, se construyó un modelo lineal mixto, con el volumen del nido como variable respuesta y el número de viajes como variable explicativa. Como efecto aleatorio se incorporó el número de huevos en el nido, la identidad de la pareja reproductiva y la identidad del nido.

Para evaluar si el tamaño de puesta está limitado por el volumen final del nido, se realizó un modelo generalizado mixto. Se modeló el número de huevos como variable respuesta bajo una distribución de Conway-Maxwell-Poisson. El volumen del nido se consideró como variable explicativa. Como efecto aleatorio se incorporó la identidad de la pareja reproductiva y la identidad del nido. Ver Tabla 5.1 con el diseño de los modelos.

Periodo de incubación

La variación en el comportamiento de incubación se analizó considerando las cuatro variables respuestas obtenidas de las filmaciones: 1) el número de sesiones de incubación^{-h}, 2) la duración promedio de cada sesión de incubación, 3) la duración promedio de cada receso de forrajeo y 4) el tiempo total de atención al nido. Se evaluó como varían dichas variables respuestas con el día de incubación (para considerar cambios en el esfuerzo de incubación con avance en el desarrollo embrionario de los huevos) y el tamaño de puesta del nido.

Se realizaron tres modelos lineales mixtos con: el número de sesiones^{-h}, duración promedio de las sesiones y la duración promedio de los recesos como variables respuesta. Se realizó un modelo lineal generalizado mixto con la proporción de tiempo de atención al nido como variable respuesta bajo una distribución de errores binomial. Mediante este procedimiento se pueden modelar proporciones mediante la incorporación de un factor de peso (*weights*) que contempla el total de referencia a partir del cual se calcula la proporción. La proporción para este análisis corresponde al tiempo de incubación que la hembra pasa incubando sobre el total de horas filmadas. Se consideró como peso el total de horas filmadas para el ajuste del modelo. Para todos los modelos se consideró el tamaño de puesta y el día asumido de incubación como variable explicativa. Como efecto aleatorio se agregó la identidad de la pareja reproductiva, la parcela y el día de la temporada estandarizado.

Se evaluó si existe una estrategia de incubación que implique una menor frecuencia de visitas al nido con sesiones de incubación y recesos de mayor duración en respuesta al riesgo de depredación. Se construyó un modelo lineal mixto, en donde los valores ajustados de probabilidad diaria de depredación del nido obtenida a partir de la ecuación logística en función del número de viajes^{-h} de incubación al nido se modelaron como variable respuesta. La duración promedio de cada sesión de incubación, la duración promedio de cada receso y la atención total al nido se evaluaron como variables explicativas univariadas dado que se encuentran correlacionadas. Como efecto aleatorio para cada modelo se incorporó la identidad de la pareja reproductiva, la parcela y el día de la temporada estandarizado. Ver Tabla 5.1 con el diseño de los modelos.

Tamaño de puesta

Para evaluar cómo varió el riesgo de depredación a lo largo de todo el periodo de nidificación en función del tamaño de puesta se consideraron solo nidos con tamaño de puesta conocido, para no reducir el tamaño muestral en los modelos de edad del nido y período (ver más abajo) no se incluyó este efecto en dichos análisis. A su vez, tampoco se incorporó el tamaño de puesta como efecto aditivo de los modelos de número los viajes al nido, porque se consideró que la actividad parental afecta directamente la probabilidad de depredación del período considerado, mientras que el tamaño de puesta afecta todo el ciclo de nidificación, dado que un mayor tamaño de puesta podría producir una mayor concentración de calor, olor y sonidos del nido. Se construyó un modelo logístico de exposición con el éxito = 1 ó

depredación = 0 para cada visita al nido como variable respuesta binomial, el número de huevos en el nido como variable explicativa, la identidad de la pareja y la parcela como efecto aleatorio (Tabla 5.1).

Periodo de pichones

Mediante un modelo lineal mixto se evaluó cómo varía la relación entre el número de viajes de alimentación^h entre categorías edad de los pichones (2–3, 7–8 y 11–12 días de edad) y con el número de pichones en el nido. El número de viajes^h se incorporó como variable respuesta, se agregó el efecto aditivo del número y la edad de los pichones en el nido. Se agregó la identidad de la pareja reproductiva y la parcela como efecto aleatorio.

Para evaluar cómo varía el riesgo de depredación en función del número de pichones en el nido, se construyó un modelo logístico de exposición con el éxito = 1 ó depredación = 0 para cada visita al nido como variable respuesta y el número de pichones en el nido como variable explicativa, la identidad de la pareja, la parcela y el día de la temporada estandarizado como efecto aleatorio.

Para evaluar la relación entre el tamaño de la presa provisto a los pichones con el número de viajes al nido con pichones de 2–3, 7–8 y 11–12 días de edad y el número de pichones en el nido se realizó un modelo lineal mixto considerando la edad de pichones. Se consideró el tamaño de la presa promedio como variable respuesta, el número de viajes de alimentación^h, el número de pichones en el nido y la edad de los pichones se incorporaron como variables explicativas. Se agregó la identidad de la pareja, la parcela y la identidad del observador que determinó las dimensiones de las presas en las filmaciones como factores aleatorios aditivos. Ver tabla 5.1 con el diseño de los modelos.

Actividad parental

Para comparar como variaron las tasas de actividad parental entre periodos del ciclo de nidificación se construyó un modelo lineal mixto con el número total de viajes^h como variable respuesta. El número de viajes al nido^h fue la variable respuesta y el periodo de nidificación (construcción, incubación o pichones) se incorporó como variable explicativa categóricas. Como efecto aleatorio se incorporó la identidad de la pareja reproductiva, la parcela de estudio y el día filmación de la actividad parental, para modelar la varianza de actividad parental dentro de cada período (*e.g.*, el número de viajes, ya sea de construcción, incubación o alimentación varía de acuerdo al momento dentro de cada período).

Se evaluó como varió la probabilidad diaria de depredación en función del período de nidificación y la edad del nido. Dado que la edad del nido y el período de nidificación se encuentran correlacionadas, se construyeron dos modelos de efectos univariados para evitar problemas de colinealidad (VIF = 38). La probabilidad diaria de depredación se modeló mediante una ecuación logística con días de exposición, que contempla el intervalo transcurrido entre días de monitoreo del nido (Shafer 2004, ver capítulo 2). Se consideró el éxito o fracaso por depredación (binomial) como variable respuesta por cada día de monitoreo de los nidos. Se agregó como variable explicativa en cada modelo solo una de las siguientes variables: periodo de nidificación (puesta, incubación, pichones) y edad del nido. Se

incorporaron términos polinomiales para evaluar variaciones no lineales de la edad del nido en las tasas de depredación. Como efecto aleatorio se modeló la identidad de la pareja reproductiva y la parcela de estudio debido a que las tasas diarias de depredación fueron distintas entre parcelas de estudio (ver capítulo 3).

Para evaluar el efecto de la actividad parental como predictor de la probabilidad diaria de depredación de nidos durante la puesta, incubación y periodo de pichones respectivamente, se incorporó el número total de viajes^h al nido como variable explicativa para cada modelo (Tabla 5.1). Los **viajes de construcción** fueron asociados como variable explicativa de la probabilidad diaria de depredación e interferencia del Tordo Renegrido **únicamente para el período de puesta de huevos**. Se extrapolaron como predictores de la probabilidad diaria de depredación para todo el período de incubación el número de viajes al nido filmados durante una sola sesión de incubación del nido en cuestión y el tamaño de puesta. El análisis de la actividad parental sobre las tasas de depredación durante el período de pichones se analizó considerando el número de viajes al nido^h de los tres intervalos de edad de los pichones filmados. El número de viajes obtenido para las filmaciones de pichones de 2-3 días de edad, se consideraron como variable explicativa para el intervalo de días de supervivencia entre 0 y 6 días de edad de los pichones, los viajes de alimentación filmados a los 7-8 días de edad se extrapolaron para el intervalo entre 7 y 10 días de edad de pichones y los viajes al nido filmados a los 11 y 12 días de edad, se extrapolaron entre los 11 días y hasta que el nido fue exitoso o fue depredado respectivamente. Como efecto aleatorio se incorporó la identidad de la pareja reproductiva y la parcela de estudio.

Selección de modelos

Los términos no significativos ($P > 0,05$) de los modelos se simplificaron por pasos. El modelo mínimo adecuado se obtuvo comparando entre un modelo con y sin el efecto fijo en cuestión utilizando pruebas de razón de verosimilitud (LRT) contra una distribución Chi cuadrado o de Fisher dependiendo de la distribución de la variable respuesta (Crawley 2007). Los efectos fijos no significativos ($P > 0,05$) se eliminaron uno a uno del modelo, empezando por el menos significativos. Se comprobó la multicolinealidad de las variables explicativas mediante el factor de inflación de la varianza ($VIF < 5$). Cuando la multicolinealidad entre variables explicativas no permitió comparar entre modelos anidados, se eliminó la variable con el mayor índice de colinealidad. Pero, para poder conocer su efecto sobre las tasas diarias de depredación, se evaluó su efecto por separado. Para comparar entre categorías de aquellos efectos fijos significativos en el modelo, se realizaron análisis *post hoc* de Tukey entre combinaciones de factores específicos mediante el paquete *eemans* Lenth (2021). Las variables explicativas continuas se estandarizaron a una media = 0 y una DE = 0.5 siguiendo a Gelman (2008).

Tabla 5.1. Construcción de modelos para evaluar las estrategias comportamentales para cada período de nidificación en función del riesgo de depredación de nidos y otros parámetros reproductivos de la Ratona Aperdizada. La tabla resume el diseño de los modelos evaluados con sus respectivas variables respuestas, efectos fijos, aleatorios. MLGM: modelo lineal generalizado mixto, MLM: modelo lineal mixto, CMP: distribución *Conway-Maxwell Poisson*.

Variable respuesta	Efecto fijo	Efecto aleatorio
--------------------	-------------	------------------

Período de construcción		
Volumen del nido <i>MLM</i>	viajes de construcción ^{-h}	tamaño de puesta, id pareja, nido
Tamaño de puesta <i>MLGM CMP</i>	volumen del nido	id pareja, nido
Probabilidad diaria de depredación <i>MLGM logístico</i>	viajes de construcción ^{-h}	id. pareja, parcela
Período de Incubación		
Número de sesiones de incubación ^{-h} <i>MLM</i>	tamaño de puesta, día de incubación	id. pareja, parcela, día de la temporada
Duración promedio de cada sesión de incubación <i>MLM</i>	tamaño de puesta, día de incubación	id. pareja, parcela, día de la temporada
Duración promedio de cada receso de forrajeo <i>MLM</i>	tamaño de puesta, día de incubación	id. pareja, parcela, día de la temporada
Tiempo total de atención al nido <i>MLGM proporción</i>	tamaño de puesta, día de incubación	id. pareja, parcela, día de la temporada
Probabilidad diaria de depredación <i>MLGM logístico</i>	viajes al nido de incubación ^{-h}	id. pareja, parcela, día de la temporada
Probabilidad diaria de depredación en función del número de viajes ^{-h} de incubación <i>MLGM proporción</i>	duración promedio de cada sesión de incubación, duración promedio de cada receso de forrajeo, tiempo total de atención al nido	id. pareja, parcela, día de la temporada
Tamaño de puesta		
Probabilidad diaria de depredación <i>MLGM logístico</i>	tamaño de puesta	id. pareja, parcela, día de la temporada
Periodo de pichones		
viajes de alimentación ^{-h} <i>MLM</i>	edad pichones, número de pichones	id. pareja, parcela, día de la temporada
Probabilidad diaria de depredación <i>MLGM logístico</i>	tamaño de la nidada	id. pareja, parcela, día de la temporada
Tamaño de presa <i>MLM</i>	número de viajes de alimentación ^{-h} , tamaño nidada, edad pichones	id. pareja, parcela, id. observador
probabilidad diaria de depredación <i>MLGM logístico</i>	viajes al nido de alimentación ^{-h}	id. pareja, parcela
Actividad parental		
viajes al nido ^{-h} <i>MLM</i>	período de nidificación	id. pareja, parcela, día de filmación
probabilidad diaria de depredación <i>MLGM logístico</i>	edad del nido, periodo de nidificación	id. pareja, parcela

Resultados

Construcción de nidos

Durante el período de construcción de nidos, un mayor número de viajes de construcción al nido no aumentó la probabilidad diaria de depredación e interferencia del Tordo Renegrido durante el periodo de puesta ($X^2 = 0.10$, $P = 0.75$). A su vez, una mayor tasa de construcción no se vio reflejada en el volumen final del nido ($X^2 = 3.28$, $P = 0.07$), tampoco se encontró relación entre el volumen del nido y el tamaño de puesta ($X^2 = 0.71$, $P = 0.40$).

Incubación

Las hembras incubaron el 65 % del tiempo filmado (atención al nido; $DE \pm 8.89\%$, rango = 24 – 90 %). Realizaron un total de 4.82 viajes de incubación^{-h} ($DE \pm 1.37$ viajes^{-h}, rango = 2.02 – 9.96 viajes^{-h}), con una duración media de cada sesión de incubación de 17.65 min ($DE \pm 6.50$ min, rango = 2.99 – 52.33 min), mientras que los recesos fuera del nido duraron en promedio 9.95 min ($DE \pm 5.08$ min, rango = 3.49 – 53.79 min).

El número de sesiones de incubación^{-h} aumentaron con respecto al día de incubación ($X^2 = 18.51$, $P < 0.001$, Fig. 5.1A) y no variaron con el tamaño de puesta ($X^2 = 3.13$, $P = 0.08$, Fig. 5.1B) (Tabla 5.2a). La duración promedio de las sesiones de incubación se acortaron levemente con el día de incubación ($X^2 = 5.77$, $P = 0.02$, Fig. 5.1C) y aumentaron con el tamaño de puesta ($X^2 = 5.77$, $P = 0.02$, Fig. 5.1D) (Tabla 5.2b). Las ratonas acortaron la duración promedio de los recesos fuera del nido con el día de incubación ($X^2 = 16.56$, $P < 0.001$, Fig. 5.1E), pero independientemente del tamaño de puesta ($X^2 = 0.23$, $P = 0.63$, Fig. 5.1F) (Tabla 5.2c). La atención al nido se mantuvo constante con respecto al día de incubación ($X^2 = 0.02$, $P = 0.90$, Fig. 5.1G) y no varió con el número de huevos en el nido ($X^2 = 4.52$, $P = 0.47$, Fig. 5.1H). El macho alimentó a la hembra mientras incubaba solo en el 4% de los nidos (media = 0.60 viajes^{-h}, $DE = 0.44$ viajes^{-h}, rango: 0.19 - 1.43 viajes^{-h}, $n = 16$ nidos).

La probabilidad diaria de depredación durante la incubación no fue afectada por el número de viajes de incubación^{-h} o por el tamaño de puesta (viajes: $X^2 = 0.04$, $P = 0.84$; tamaño de puesta: $X^2 = 1.71$, $P = 0.19$). Tampoco se observó un efecto al analizar la relación entre la probabilidad diaria de depredación de nidos durante la incubación con el tiempo total de atención al nido, el tiempo promedio de cada sesión de incubación ($X^2 = 0.03$, $P = 0.86$), la duración promedio de los recesos fuera del nido ($X^2 = 0.08$, $P = 0.37$) y el día de incubación ($X^2 = 2.04$, $P = 0.15$).

Pichones

El número de viajes de alimentación incrementó con el número de pichones en el nido ($X^2 = 118.35$, $P < 0.001$, Tabla 5.2f) y con la edad de los pichones ($X^2 = 143.83$, $P < 0.001$) (Tabla 5.2e). Sin embargo, la probabilidad diaria de depredación no varió con respecto al número de pichones dentro del nido ($X^2 = 0.11$, $P = 0.74$) ni con el número de viajes de alimentación^{-h} de los adultos.

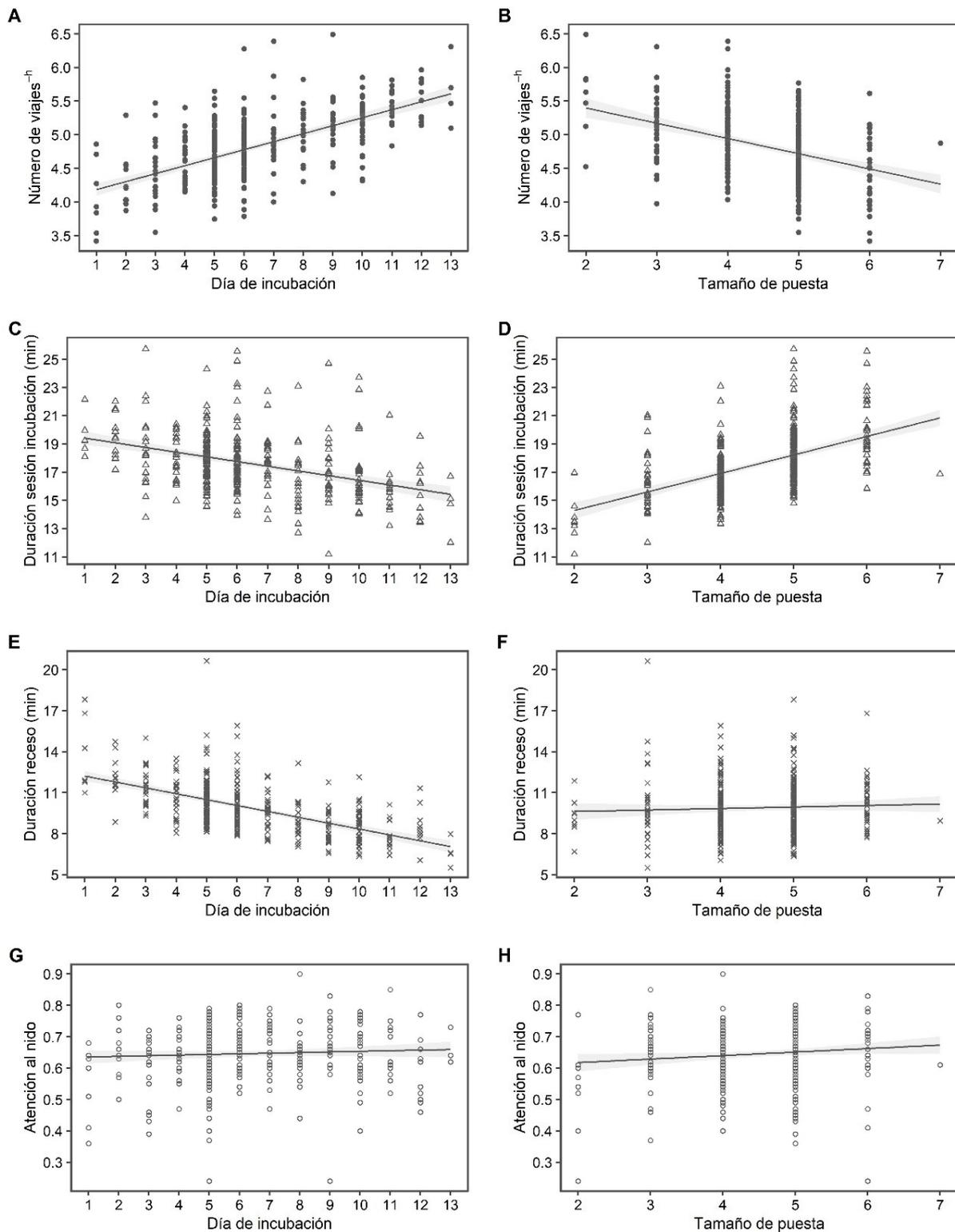


Figura 5.1. Comportamiento de incubación de la Ratona Aperdizada con respecto al día de incubación y al tamaño de puesta. Variación del número de viajes al nido h^{-1} con el día de incubación A) y con el tamaño de puesta B). Duración promedio de cada sesión de incubación con el día de incubación C) y con el tamaño de puesta D). Duración promedio de los recesos con el día de incubación E) y con el tamaño de puesta F). Variación de la atención al nido con el día de incubación G) y el tamaño de puesta H). Las sombras de las líneas indican intervalos de confianza del 95% en torno a los valores predichos. Como efectos aleatorios se modeló la identidad de la pareja, la parcela y día de la temporada.

Similarmente, no se encontraron diferencias en la probabilidad diaria de depredación dentro de cada etapa de pichones en función del número de viajes de alimentación^h, tanto cuando los pichones tenían 2–3 ($X^2 = 0.22, P = 0.64$), 7–8 ($X^2 = 1.91, P = 0.17$) como 11–12 días de edad ($X^2 = 0.87, P = 0.35$). El tamaño de las presas que los adultos entregaron a los pichones aumentó con el número de pichones en el nido y disminuyó con el número de viajes de alimentación al nido^h (Tabla 5.2f, Fig. 5.5). El tamaño de presa fue menor para pichones de 2–3 días de edad. No hubo diferencia de tamaño en las presas entregadas a pichones de 7–8 y 11–12 días. (2-3 vs 7-8 días: $t_{ratio} = -13.99, P < 0.001$, 2-3 vs 11-12 días: $t_{ratio} = -13.94, P < 0.001$; 7-8 vs 11-12 días: $t_{ratio} = -2.60, P < 0.07$, Fig. 5.2).

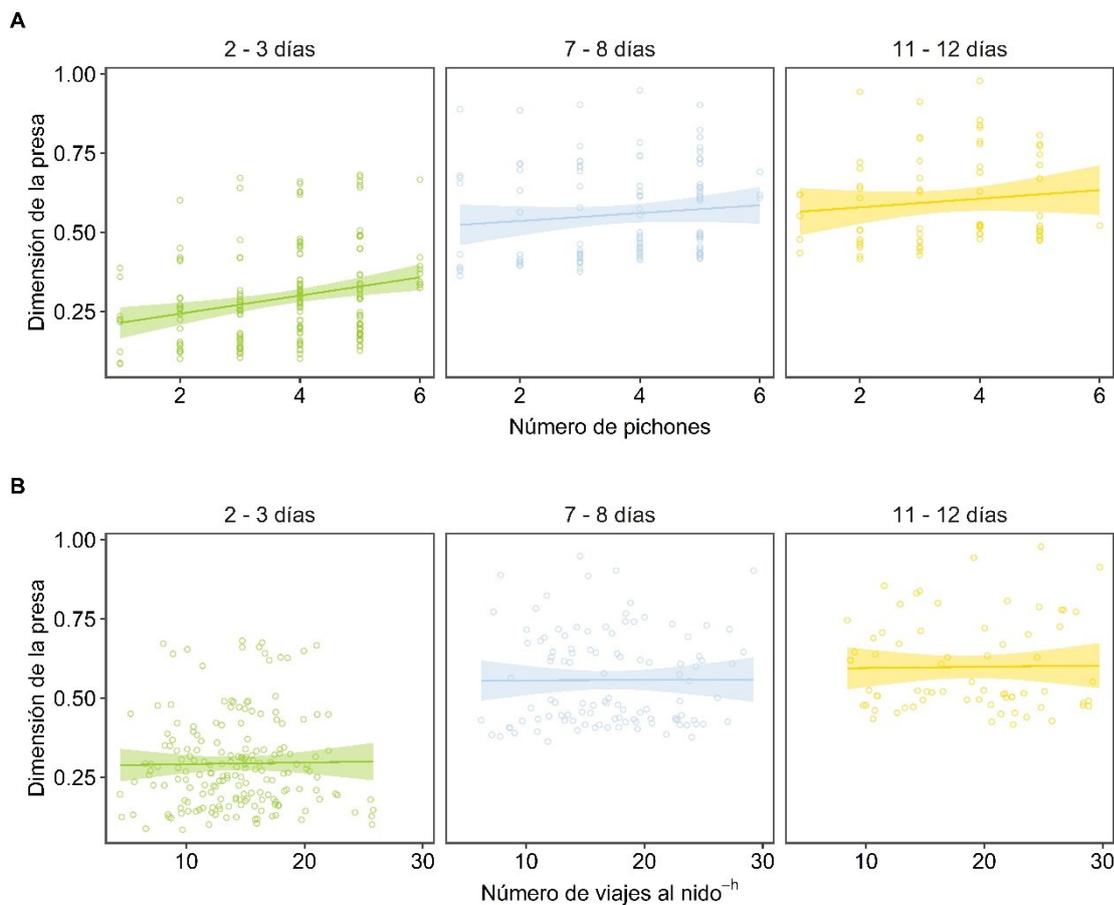


Figura 5.2. Tamaño de las presas entregadas a los pichones de Ratona Aperdizada de 2-3 (verde), 7-8 (celeste) y 11-12 días (amarillo) de edad en función de A) número de pichones en el nido, B) número de viajes de alimentación^h. El tamaño de presa entregado a pichones de 2-3 días de edad fue significativamente menor que el provisto a pichones de 7-8 y 11-12 días de edad. Las sombras de las líneas indican intervalos de confianza del 95% en torno a los valores predichos de la tasa diaria de depredación del nido. Como efecto aleatorio se modeló la identidad de la pareja, la parcela y la identidad del observador que cuantificó el tamaño de las presas a partir del análisis de los videos de entrega de alimento a los pichones.

Actividad parental

El número de viajes^{-h} al nido varió significativamente entre períodos de nidificación ($\chi^2 = 798.46, P < 0.001$) (Tabla 5.2). El período de construcción de nidos fue el que concentró la mayor frecuencia de visitas, con un promedio de 48 viajes^{-h} al nido ($DE \pm 33.40, t_{radio} = 20.64, P < 0.001$), luego siguió el periodo de pichones con 19.21 viajes^{-h} ($DE \pm 9.35, t_{radio} = 20.64, P < 0.001$) y por último el periodo de incubación con 4.74 viajes^{-h} ($DE = 1.35, t_{radio} = 10.24, P < 0.001$) (Fig. 5.3). Sin embargo, la actividad parental no fue un predictor de las tasas diarias de depredación para ninguno de los períodos de nidificación (Fig. 5.4).

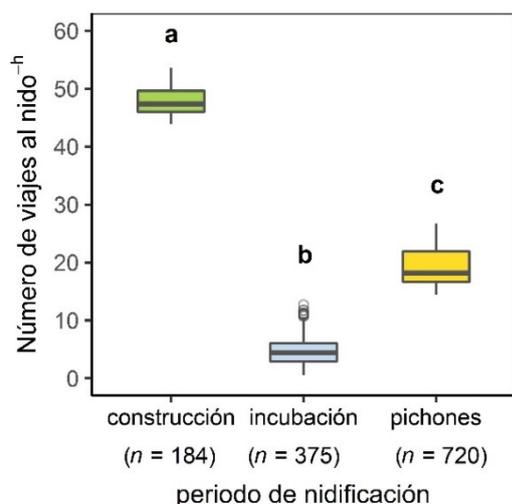


Figura 5.3. Variación del número de viajes^{-h} al nido entre periodos de nidificación. Las letras minúsculas distintas indican que las comparaciones simples de Tukey son estadísticamente significativas. Los gráficos de caja muestran la mediana y los valores del percentil 25-75 ajustados por el MLGM. Los bigotes muestran todos los datos excluyendo los valores 1,5 veces mayores que los límites superiores e inferiores de la caja. Los puntos representan los valores atípicos. Como efectos aleatorios se modeló la identidad de la pareja, el día de filmación y la parcela.

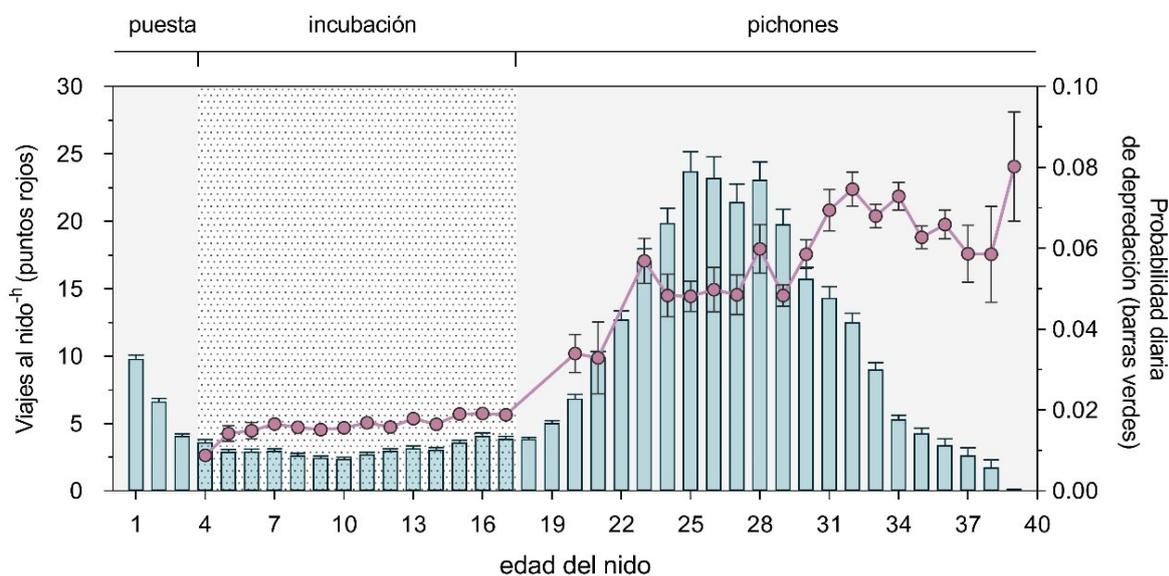


Figura 5.4. Gráfico de doble entrada ilustrando la variación en actividad parental y la probabilidad diaria de depredación de Ratona Aperdizada con respecto a la edad del nido. Eje y izquierdo: con puntos rojos representando la media del número de viajes por hora \pm EE. Eje y derecho: asociado a las barras verdes que representan la media de las estimaciones ajustadas de la probabilidad diaria de depredación de nidos \pm EE de acuerdo a la edad del nido obtenidas a partir del modelo de exposición logística. Con color gris y mediante una trama de puntos negros se marcaron como referencias la extensión de los períodos de puesta, incubación y pichones. Como efectos aleatorios se modeló la identidad de la pareja y de la parcela.

La probabilidad diaria de depredación aumentó con la edad del nido de forma no lineal ($X^2 = 33.58$, $P < 0.001$, Tabla 5.2h, Fig. 5.4). La comparación de las tasas diarias de depredación entre periodos de nidificación reveló que el período de pichones y el de puesta fueron los más vulnerable a la depredación, con una probabilidad diaria de depredación del 0.03 y 0.02 respectivamente (pichones $IC_{2.5-95.5\%} = 0.01-0.05$; puesta $IC_{2.5-95.5\%} = 0.01-0.04$), seguido por el período de incubación con una probabilidad diaria de depredación de 0.004 ($IC_{2.5-95.5\%} = 0.002-0.009$) (pichones vs. puesta: $z_{ratio} = -1.63$, $P = 0.23$, pichones vs. incubación: $z_{ratio} = -8.18$, $P < 0.001$; puesta vs. incubación: $z_{ratio} = -3.93$, $P < 0.001$) (Tabla 5.2i).

Tabla 5.2. Reporte de los valores estimados de los modelos mínimos. La identidad de la pareja reproductiva y la parcela de estudio se incorporaron a los modelos como efectos aleatorios. Los valores de los coeficientes estimados se reportan en la escala de la función vínculo. Se reporta el número de parejas reproductivas ($n_{parejas}$) y el número de nidos (n_{nidos}) empleados para cada modelo.

Modelos	Estimado	EE	z/t	P
(a) Comportamiento de incubación				
Número de sesiones de incubación ^h				
LMM $n_{pareja} = 237$, $n_{nidos} = 375$, EA=				
Intercepto	4.23	0.26	16.35	< 0.001
día de incubación	0.11	0.03	4.34	< 0.001
(b) Duración sesiones de incubación				
LMM $n_{pareja} = 237$, $n_{nidos} = 376$				
Intercepto	13.80	2.08	6.65	< 0.001
tamaño de puesta	1.19	0.39	3.09	0.002
día de incubación	-0.28	0.13	-2.27	0.02
(c) Duración recesos de incubación				
LMM $n_{pareja} = 238$, $n_{nidos} = 376$				
Intercepto	12.84	1.76	7.28	<0.001
tamaño de puesta	-0.18	0.30	-0.59	0.55
día de incubación	-0.41	0.10	-4.17	<0.001
(e) Viajes de entrega de alimento				
LMM $n_{nidos} = 260$, $n_{obs} = 513$				
Intercepto (2-3 días de edad)	4.51	1.19	3.78	< 0.001
7-8 días de edad	4.43	0.62	7.19	< 0.001
11-12 días de edad	9.98	0.69	14.55	< 0.001
Número de pichones	2.72	1.19	3.79	< 0.001
(f) Tamaño de las presas entregadas a los pichones				
LME $n_{nidos} = 216$, $n_{obs} = 362$,				
Intercepto (2-3 días de edad)	0.30	0.07	4.52	< 0.001
7-8 días de edad	0.30	0.21	14.08	< 0.001
11-12 días de edad	0.37	0.03	14.08	< 0.001
Número de pichones	0.03	0.01	3.73	< 0.001
Viajes de entrega de alimento ^h	-0.004	0.002	-2.40	0.02
(g) Viajes al nido^h entre periodos				
LME $n_{nidos} = 454$, $n_{obs} = 1279$				
Intercepto (Construcción)	46.53	1.43	34.61	< 0.001
Incubación	-43.44	1.27	-33.96	< 0.001
Pichones	-30.79	1.44	-21.44	< 0.001
(h) Probabilidad diaria de depredación y edad del nido				
MLGM logístico $n_{nidos} = 367$, $n_{obs} = 5850$				
Intercepto	5.14	0.32	16.01	<0.001
Edad del nido	-1.87	0.22	-8.40	<0.001
Edad del nido ²	-0.72	0.12	-6.03	<0.001

Edad del nido ³	0.82	0.12	7.07	<0.001
(i) Probabilidad diaria de depredación entre período de nidificación				
MLGM logístico $n_{\text{nidos}} = 367, n_{\text{obs}}=5850$				
Intercepto (puesta)	4.14	0.39	10.57	< 0.001
Incubación	1.37	0.34	3.94	<0.001
Pichones	-0.49	0.29	-1.63	0.1

Discusión

Los resultados reportados en este capítulo presentan evidencia en contra de la hipótesis de actividad parental sobre el riesgo de depredación de nidos. Si bien algunos trabajos en otras especies encontraron una relación positiva entre el riesgo de depredación y la actividad parental (*e.g.*, Martin *et al.* 2000a, Muchai & Du Plessis 2005, Massaro *et al.* 2008, Matysioková *et al.* 2018), otros no encontraron relación (*e.g.*, Roper & Goldstein 1997, Schaefer *et al.* 2005, Londoño *et al.* 2008, Pope *et al.* 2013, Schaaf *et al.* 2018) o reportaron el efecto opuesto (*e.g.*, Remeš 2005).

El riesgo de depredación de los nidos de Ratona Aperdizada varió a lo largo del estadio de nidificación. Fue mayor durante el periodo de puesta y de pichones y menor durante el periodo de incubación. A pesar de que los adultos rara vez visitan el nido durante la puesta, la probabilidad de depredación fue más alta durante la puesta que durante el periodo de incubación. Tampoco se observó una relación entre actividad parental y probabilidad de depredación durante el periodo de incubación y de pichones. Estos resultados sugieren que, en la población de estudio, los depredadores no utilizan predominantemente la actividad parental para localizar los nidos.

Asimismo, tampoco se observó una relación entre la probabilidad de depredación en puesta con la actividad parental durante la construcción del nido. Este resultado sugiere que los depredadores tampoco utilizan la actividad parental para localizar nidos que luego contendrán huevos. La alta tasa de depredación observada durante la puesta podría ser consecuencia de una búsqueda sistemática de los nidos por parte de los depredadores, lo que determinaría que los nidos más expuestos sean depredados en etapas tempranas (ver capítulo 4, Martin *et al.* 2000b). Alternativamente, podría deberse a que los depredadores utilizan otras claves para localizar los nidos en puesta (*e.g.*, olor del adulto, llamadas de alarma de los adultos).

Igualmente, tampoco se observó que la interferencia del Tordo Renegrido se relacionara con el número de viajes de construcción, a pesar que durante la mañana los tordos se posan alto en los territorios reproductivos observando el comportamiento de su hospedador (Grieff, 1995; Jobin & Picman, 1995; Kale, 1985; Lowther, 1979; Thompson & Gottfried, 1976, 1981, Banks & Martin 2001; y observaciones personales). Estudios previos sobre la probabilidad de parasitismo de cría del Tordo Cabeza Café *Molothrus ater* en distintas especies de hospedadores tampoco encontraron que la probabilidad de parasitismo aumentara con el número de viajes al nido (Clotfelter 1998, Banks & Martin 2001). Sin embargo, se ha reportado que la frecuencia de parasitismo aumenta con ciertos comportamientos del hospedador durante la construcción, como la duración de la visita al nido, el uso de perchas durante la aproximación al nido o la proporción de tiempo que el hospedador pasa cerca del

nido (Banks & Martin 2001). Asimismo, ciertas variables acústicas también podrían ser importantes; se ha reportado que la tasa de parasitismo aumenta con las vocalizaciones y llamadas de alarma en las cercanías de nido (Clotfelter 1998, Banks & Martin 2001). Esto indica que el número de viajes *per se* no sería suficiente para evaluar el efecto de la actividad parental sobre la frecuencia de parasitismo y/o de depredación de los nidos. Sería interesante estudiar a futuro las estrategias de búsqueda y monitoreo de nidos por parte de las hembras de Tordo Renegrado, ya que los nidos fueron predominantemente parasitados durante la puesta (raramente en incubación).

La tasa de construcción no afectó el volumen final del nido. Sin embargo, este resultado debe interpretarse con cautela, debido a que no se cuantificó el número total de viajes de construcción. Parejas con una tasa de construcción baja podrían realizar una mayor cantidad de viajes totales si extienden el periodo de construcción por más días. Asimismo, el volumen del nido no estuvo correlacionado con el tamaño de puesta. Debido a que la actividad parental durante la construcción aparentemente no se encontraría restringida por los depredadores y parásitos de cría en la Ratona Aperdizada, es posible que el comportamiento de construcción se encuentre principalmente determinado por la necesidad de proveer aislamiento térmico y material estructural a los nidos (*e.g.*, Deeming *et al.* 2012, Akresh *et al.* 2017, Perez *et al.* 2020). Alternativamente, se ha propuesto que la el esfuerzo de construcción podría incrementarse como consecuencia de la selección sexual. Esta hipótesis propone que las hembras realizarían una mayor inversión materna cuanto mayor sea la inversión del macho en la construcción del nido (Soler *et al.* 2001). Sin embargo, en la Ratona Aperdizada, el esfuerzo de construcción no afectaría la inversión materna ya que no se observó una correlación entre tamaño del nido y tamaño de puesta.

La falta de relación entre actividad parental, riesgo de depredación y parasitismo de cría durante la puesta, podría deberse a un incremento en la probabilidad de deserción durante la construcción ante el riesgo percibido por las ratonas. El abandono del nido antes de iniciar la puesta es un comportamiento adaptativo que evolucionó en algunas especies en respuesta a la percepción de un alto riesgo de depredación (Berger-Tal *et al.* 2010, Beckmann & Martin 2016). De acuerdo con esto, estudios previos de la Ratona Aperdizada en Uspallata indican que el 45% de los nidos iniciados son abandonados sin haber iniciado la puesta (Llambías *et al.* 2020). Dicho comportamiento es frecuente en los Troglodítidos (Burns 1982, Metz 1991, Moreno 2012) y se han propuesto diversas hipótesis adaptativas para explicar su construcción (*i.e.*, atracción de la hembra, confundir a depredadores y aves parásitas, refugio para volantes; Moreno 2012, Llambías *et al.* 2020). Debido a que no se ha podido demostrar la funcionalidad de los denominados “nidos falsos” en la Ratona Aperdizada, se ha propuesto que dichos nidos serían el resultado de la deserción durante la etapa de construcción debido a la presencia de un peligro o a causa de un conflicto entre los adultos sobre cuando iniciar la reproducción (Llambías *et al.* 2020).

La actividad parental durante el periodo de incubación no estuvo relacionada con la probabilidad de depredación de los nidos de Ratona Aperdizada. Primero, se observó una menor probabilidad de

depredación durante el periodo de incubación que durante el periodo de puesta, cuando los adultos rara vez visitan el nido. Segundo, a pesar de que el número de viajes al nido aumentó con el número de huevos, no se observó un aumento en la probabilidad de depredación con el tamaño de puesta. Tercero, a pesar de que el número de viajes a incubar incrementó con el desarrollo embrionario, no se observó un aumento en la probabilidad de depredación con el avance de la incubación. Finalmente, no se observó que la actividad en el nido durante la incubación explicara la probabilidad de depredación en los días siguientes. Es posible entonces que en la Ratona Aperdizada, el comportamiento de incubación se encuentre principalmente determinado por factores ambientales. La Ratona Aperdizada aumenta la atención al nido ante temperaturas subóptimas para el desarrollo embrionario (Sorroche 2021). Dicho incremento se logra gracias a un aumento en el largo de las sesiones de incubación, reduciendo el largo de los recesos pero manteniendo constante el número de viajes al nido (Sorroche 2021). Si bien las ratonas aumentan su esfuerzo de incubación a temperaturas bajas, en nidos con mayor tamaño de puesta y con el avance de la incubación (Sorroche 2021), dicho incremento de la actividad no afectaría la probabilidad de depredación. Asimismo, la manipulación experimental de la abundancia de alimento y temperatura de los nidos del Cenzontle *Mimus polyglotto*, producen un aumento en el número de viajes al nido, sin afectar la probabilidad de depredación (Londoño *et al.* 2008).

Tres líneas de evidencia sugieren que la actividad parental durante el periodo de pichones tampoco estuvo relacionada con la probabilidad de depredación de nidos de Ratona Aperdizada. En primer lugar, si bien los adultos realizaron una mayor cantidad de viajes en nidos con un mayor número de pichones, no se observó un aumento en la probabilidad de depredación en nidadas más numerosas. En segundo lugar, se observó una disminución en la probabilidad de depredación hacia el final del periodo de pichones, cuando la actividad parental fue mayor (Fig. 5.4). Finalmente, no hubo una relación entre la actividad parental para pichones de 2–3, 7–8 y 11–12 días y la subsecuente probabilidad de depredación en dichos nidos. Sin embargo, dicha extrapolación de actividad parental debe ser interpretada con precaución. Por ejemplo, la baja probabilidad de depredación hacia el final de periodo de pichones podría ser consecuencia del abandono prematuro del nido por parte de los pichones ante la presencia de un depredador (Pietz & Granfors 2000, Stake *et al.* 2005). Si bien se constató la presencia de los volantones en el territorio para determinar el éxito del nido, dicho procedimiento no permitió determinar si un depredador que visitó el nido ocasionó que los volantones abandonaran forzosamente el nido. Otro punto a considerar es que se asumió que la actividad parental determinada durante las filmaciones representó la actividad parental en días subsiguientes. A futuro debería evaluarse la repetibilidad de la actividad parental filmando el mismo nido en varios días sucesivos.

Se ha reportado que en varias especies de paseriformes la actividad parental durante el periodo de pichones disminuye cuando el riesgo de depredación aumenta (Martin *et al.* 2000a, 2011, Fontaine & Martin 2006b). Sin embargo, la probabilidad diaria de depredación para el período de pichones de la Ratona Aperdizada (0.02) se encuentra dentro del rango mínimo de tasas diarias de depredación reportadas para otras 64 especies de paseriformes de ambientes templados y tropicales (rango: 0.005-

0.075) (Martin *et al.* 2011). Dicha comparación sugiere que la presión de selección que los depredadores ejercen sobre las tasas de entrega de alimento de las ratonas en Uspallata sería menor que en otras regiones, por lo tanto, la tasa de entrega de alimento al nido en las ratonas no estaría restringida por los depredadores visuales. Sin embargo, si se considera la distinta presión de depredación entre parcelas de estudio, las ratonas realizaron un 17% menos de viajes de alimentación en Arroyo (mayor tasa de depredación) que en Río (capítulo 3). Si bien el número de viajes de alimentación también depende de la disponibilidad de alimento, de variables ambientales y climáticas (D'Amelio *et al.* 2022) y de factores antrópicos (Pretelli *et al.* 2016) una parte de la varianza de la frecuencia de viajes al nido entre parcelas (descrita en el capítulo 3), podría estar explicada por la distinta percepción del riesgo de depredación.

Similarmente a lo observado en la Ratona Aperdizada, trabajos previos en paseriformes de pastizales neotropicales templados han reportado mayores tasas de depredación en el período de pichones que en el período de incubación (*e.g.*, Yetapá de Collar *Alectrurus risora*; Di Giacomo *et al.* 2001, Espartillero Enano *Spartonoica maluroides*; Llambías *et al.* 2009). En contraste, se han registrado mayores tasas de depredación durante el período de incubación que en el período de pichones en el Junquero *Phleocryptes melanops* (Chiaradia *et al.* 2017b), el Pico de Plata *Hymenops perspicillatus* (Pretelli & Isacch 2013b) y el Pecho Amarillo *Pseudoleistes virescens* (Mermoz & Rebores 1998). Si bien las especies que habitan pastizales poseen características ecológicas similares, es evidente que enfrentan una presión de depredación diferencial en el período de incubación y de pichones (los trabajos previos no analizaron por separado el período de puesta del de incubación, o no reportaron la probabilidad de depredación durante la puesta). Es probable que, independientemente de las tasas de actividad parental, las diferencias en la identidad de la comunidad de depredadores sea uno de los principales motivos que explique la diferente presión de depredación entre los distintos períodos de nidificación (Pietz & Granfors 2000, Reidy & Thompson III 2012). Alternativamente, el grado de cobertura vegetal y el tipo de sustrato preferido podrían determinar la probabilidad de depredación de los nidos (Fernández & Mermoz 2000). Si bien es plausible que los depredadores localicen algunos nidos oportunamente cuando un ave realiza un vuelo directo al nido, en última instancia, el sonido, el olor y el movimiento de los pichones en un sitio con poca cobertura vegetal serían mejores claves para detectar el nido.

Conclusiones

Otros trabajos han comprobado la relación entre actividad parental y riesgo de depredación en varias especies de aves tanto tropicales como de latitudes templadas (*e.g.*, Martin *et al.* 2000a, 2011). Sin embargo, en este estudio no se encontraron evidencias de que la probabilidad de depredación sea explicada por la actividad parental, tanto durante el estadio de nidificación como dentro de los períodos de puesta, incubación y pichones. Si bien cada una de las evidencias discutidas podrían considerarse “débiles” por ser correlativas, el conjunto de las evidencias sugiere fuertemente que la comunidad de depredadores en el sitio de estudio no utiliza de forma predominante claves comportamentales para

localizar los nidos de Ratona Aperdizada. Se piensa que los depredadores no-visuales como las serpientes deberían ejercer una baja presión de selección sobre la actividad parental (Martin *et al.* 2011). De acuerdo con esto, en el sitio de estudio la Culebra Ratonera *Philodryas trilineata* es el depredador predominante de los nidos con pichones de Ratona Aperdizada (Jefferies *et al.* 2021). Esto explicaría lo poco sensibles al riesgo que son las ratonas durante la alimentación de pichones. Si bien muchas especies de passeriformes se caracterizan por suspender la alimentación de los pichones ante la presencia de un observador, las ratonas realizan vuelos directos al nido, incluso cuando un observador se encuentra en las cercanías del mismo.

Referencias

- Ardia, D.R., Pérez, J.H., Clotfelter, E.D., Ardia, D.R. & Pe, J.H. 2010. Experimental cooling during incubation leads to reduced innate immunity and body condition in nestling Tree Swallows. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 277: 1881–1888.
- Austin, S.H., Robinson, W.D., Ellis, V.A., Rodden Robinson, T. & Ricklefs, R.E. 2019. Nest attendance by tropical and temperate passerine birds: same constancy, different strategy. *Ecol. Evol.* 9: 13555–13566.
- Badyaev, A. V. & Ghalambor, C.K. 2001. Evolution of life histories along elevational gradients: trade-off between parental care and fecundity. *Ecology* 82: 2948–2960.
- Banks, A.J. & Martin, T.E. 2001. Host and the risk of nest parasitism by Brown-headed Cowbirds. *Behav. Ecol.* 12: 31–40.
- Basso, A. & Richner, H. 2015. Predator-specific effects on incubation behaviour and offspring growth in great tits. *PLoS One* 10: 1–17.
- Beckmann, C. & Martin, K. 2016. Testing hypotheses on the function of repeated nest abandonment as a life history strategy in a passerine bird. *Ibis* 158: 335–342.
- Berger-Tal, R., Berger-Tal, O. & Munro, K. 2010. Nest desertion by Grey Fantails during nest building in response to perceived predation risk. *J. F. Ornithol.* 81: 151–154.
- Breen, A.J. 2021. Animal culture research should include avian nest construction. *Biol. Lett.* 17: 20210327.
- Burns, J. 1982. Nests, territories, and reproduction of Sedge Wrens (*Cistothorus platensis*). *Wilson Bull.* 94: 338–349.
- Chalfoun, A.D. & Martin, T.E. 2007. Latitudinal variation in avian incubation attentiveness and a test of the food limitation hypothesis. *Anim. Behav.* 73: 579–585.
- Chiaradia, N.M., Cardoni, D.A., Pretelli, M.G. & Isacch, J.P. 2017. Breeding biology of the Wren-like Rushbird (*Phleocryptes melanops*) in the southeast Pampas of Argentina. *Wilson J. Ornithol.* 129: 46–52.
- Clotfelter, E.D. 1998. What cues do Brown-headed Cowbirds use to locate Red-winged Blackbird host nests? *Anim. Behav.* 55: 1181–1189.

- Cockburn, A. 2006. Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 273: 1375–1383.
- Conway, C.J. & Martin, T.E. 1999. Effects of ambient temperature on avian incubation behavior. *Behav. Ecol.* 11: 178–188.
- Conway, C.J. & Martin, T.E. 2000. Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution* 54: 670–685.
- Cresswell, W. 2011. Predation in bird populations. *J. Ornithol.* 152: S251–S263.
- D’Amelio, P.B., Ferreira, A.C., Fortuna, R., Paquet, M., Silva, L.R., Theron, F., Doutrelant, C. & Covas, R. 2022. Disentangling climatic and nest predator impact on reproductive output reveals adverse high-temperature effects regardless of helper number in an arid-region cooperative bird. *Ecol. Lett.* 25: 151–162.
- Di Giacomo, A., Di Giacomo, A. & Reboreda, J.C. 2011. Male and female reproductive success in a threatened polygynous species: the Strange-tailed Tyrant, *Alectrurus risora*. *Condor* 113: 619–628.
- Diez-Méndez, D., Cooper, C.B., Sanz, J.J., Verdejo, J. & Barba, E. 2021. Deconstructing incubation behaviour in response to ambient temperature over different timescales. *J. Avian Biol.* e02781: 1–16.
- Duncan Rastogi, A., Zanette, L. & Clinchy, M. 2006. Food availability affects diurnal nest predation and adult antipredator behaviour in song sparrows, *Melospiza melodia*. *Anim. Behav.* 72: 933–940.
- Eggers, S., Griesser, M. & Ekman, J. 2005. Predator-induced plasticity in nest visitation rates in the Siberian Jay (*Perisoreus infaustus*). *Behav. Ecol.* 16: 309–315.
- Eggers, S., Griesser, M., Nystrand, M. & Ekman, J. 2006. Predation risk induces changes in nest-site selection and clutch size in the Siberian Jay. *Proc. Biol. Sci.* 273: 701–706.
- Eikenaar, C., Berg, M.L. & Komdeur, J. 2003. Experimental evidence for the influence of food availability on incubation attendance and hatching asynchrony in the Australian reed warbler *Acrocephalus australis*. *J. Avian Biol.* 4: 419–427.
- Fernández, G.J. & Mermoz, M.E. 2000. Effect of predation and cowbird parasitism on the nesting success of two sympatric neotropical Marshbirds. *Wilson Bull.* 112: 354–364.
- Fontaine, J.J. & Martin, T.E. 2006a. Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. *Ecol. Lett.* 9: 428–434.
- Fontaine, J.J. & Martin, T.E. 2006b. Habitat selection responses of parents to offspring predation risk: an experimental test. *Am. Nat.* 168: 811–818.
- Francis, R.A., Geedipally, S.R., Guikema, S.D., Dhavala, S.S., Lord, D. & Larocca, S. 2012. Characterizing the Performance of the Conway-Maxwell Poisson Generalized Linear Model. *Risk Anal.* 32: 167–183.
- Ghalambor, C.K. & Martin, T.E. 1999. Comparative manipulation of predation risk in incubating birds reveals variability in the plasticity of responses. *Behav. Ecol.* 13: 101–108.
- Gill, F. B. 2007. *Ornithology*, 3rd ed. Freeman, New York.

- Gill, S.A., Grief, P.M., Staib, L.M. & Sealy, S.G. 1997. Does nest defense deter or facilitate cowbird parasitism? A test of the nesting-cue hypothesis. *Ethology* 103: 56–71.
- Griesser, M. & Nystrand, M. 2009. Vigilance and predation of a forest-living bird species depend on large-scale habitat structure. *Behav. Ecol.* 20: 709–715.
- Haftorn, S. 1988. Incubating female passerines do not let the egg temperature fall below the ‘physiological zero temperature’ during their absences from the nest. *Ornis Scand.* 19: 97–110.
- Ibáñez-Álamo, J.D., Arco, L. & Soler, M. 2012. Experimental evidence for a predation cost of begging using active nests and real chicks. *J. Ornithol.* 153: 801–807.
- Ibáñez-Álamo, J.D. & Soler, M. 2012. Predator-induced female behavior in the absence of male incubation feeding: an experimental study. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 66: 1067–1073.
- Lee, J.K. & Lima, S.L. 2016. Nest building under the risk of predation: safe nests are not always the best option. *J. Avian Biol.* 47: 1–11.
- Llambías, P.E., Ferretti, V., Cardoni, D.A. & Maldonado, J.E. 2009. Breeding success and social mating system of the Bay-capped Wren-Spintail (*Spartonoica maluroides*). *Wilson J. Ornithol.* 121: 803–807.
- Llambías, P.E., Jefferies, M.M., Cáceres Apaza, D.P., Garrido, P.S., Zarco, A., Arrieta, R.S. & Bender, J.B. 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. & Robinson, S.K. 2008. Effects of temperature and food on incubation behaviour of the Northern Mockingbird, *Mimus polyglottos*. *Anim. Behav.* 76: 669–677.
- Mainwaring, M.C. & Hartley, I.R. 2013. The energetic costs of nest building in birds. *Avian Biol. Res.* 6: 12–17.
- Martin, T.E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecol. Monogr.* 65: 101–127.
- Martin, T.E. 1996. Life history evolution in tropical and south temperate birds: what do we really know? *J. Avian Biol.* 27: 263–272.
- Martin, T.E. 2002. A new view of avian life-history evolution tested on an incubation paradox. *Proc. Biol. Sci.* 269: 309–316.
- Martin, T.E. & Ghalambor, C.K. 1999. Males feeding females during incubation. I. Required by microclimate or constrained by nest predation? *Am. Nat.* 153: 131–139.
- Martin, T.E., Lloyd, P., Bosque, C., Barton, D.C., Biancucci, A.L., Cheng, Y.R. & Ton, R. 2011. Growth rate variation among passerine species in tropical and temperate sites: An antagonistic interaction between parental food provisioning and nest predation risk. *Evolution* 65: 1607–1622.
- Martin, T.E., Martin, P.R., Olson, C.R., Heidinger, B.J. & Fontaine, J.J. 2000a. Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science* (80-.). 287: 1482–1485.
- Martin, T.E., Scott, J. & Menge, C. 2000b. Nest predation increases with parental activity: Separating nest site and parental activity effects. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 267: 2287–2293.

- Massaro, M., Starling-windhof, A., Briskie, J. V & Martin, T.E. 2008. Introduced mammalian predators induce behavioural changes in parental care in an endemic New Zealand bird. *PLoS One* 3: e2331.
- Matysioková, B., Remeš, V. & Matysiokov, B. 2018. Evolution of parental activity at the nest is shaped by the risk of nest predation and ambient temperature across bird species. *Evolution* 72: 2214–2224.
- McDonald, P.G., Wilson, D.R. & Evans, C.S. 2009. Nestling begging increases predation risk, regardless of spectral characteristics or avian mobbing. *Behav. Ecol.* 20: 821–829.
- Mermoz, M.E. & Reboreda, J.C. 1998. Nesting success in Brown-and-Yellow Marshbirds: effects of timing, nest site, and brood parasitism. *Auk* 115: 871–878.
- Metz, K.J. 1991. The enigma of multiple nest building by male Marsh Wrens. *Auk* 108: 170–173.
- Møller, A.P., Adriaensen, F., Artemyev, A., Bañbura, J., Barba, E., Biard, C., *et al.* 2014. Variation in clutch size in relation to nest size in birds. *Ecol. Evol.* 4: 3583–3595.
- Moreno, J. 2012. Avian nests and nest-building as signals. *Avian Biol. Res.* 5: 238–251.
- Muchai, M. & Du Plessis, M.A. 2005. Nest predation of grassland bird species increases with parental activity at the nest. *J. Avian Biol.* 36: 110–116.
- Pietz, P.J. & Granfors, D.A. 2000. Identifying predators and fates of grassland passerine nests using miniature video cameras. *J. Wildl. Manage.* 64: 71–87.
- Pope, T.L., Conkling, T.J., Smith, K.N., Colón, M.R., Morrison, M.L. & Wilkins, R.N. 2013. Effects of adult behavior and nest-site characteristics on Black-capped Vireo nest survival. *Condor* 115: 155–162.
- Pretelli, M.G. & Isacch, J.P. 2013. Breeding biology of Spectacled Tyrant (*Hymenops perspicillatus*) in the southeastern Pampas Region, Argentina. *Wilson J. Ornithol.* 125: 275–279.
- Pretelli, M.G., Isacch, J.P. & Cardoni, D. a. 2016. Variation in parental care in the Spectacled Tyrant *Hymenops perspicillatus* is associated with increased nest predation in grassland fragments. *J. Ornithol.* 157: 451–460.
- Reidy, J.L. & Thompson III, F. 2012. Predatory identity can explain nest predation patterns. In: *Video surveillance of nesting birds* (C. Ribic, F. R. Thompson III, & P. J. Pietz, eds), pp. 135–148. University of California Press, California, USA.
- Remeš, V. 2005. Nest concealment and parental behaviour interact in affecting nest survival in the *Blackcap* (*Sylvia atricapilla*): An experimental evaluation of the parental compensation hypothesis. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 58: 326–332.
- Roper, J.J. & Goldstein, R.R. 1997. A test of the Skutch hypothesis: does activity at nest increase nest predation risk? *J. Avian Biol.* 28: 111–116.
- Santisteban, L., Sieving, K.E. & Avery, M.L. 2002. Use of sensory cues by Fish Crows *Corvus ossifragus* preying on artificial bird nests. *J. Avian Biol.* 33: 245–252.
- Sargent, R.C. & Gross, M.R. 1985. Parental investment decision rules and the Concorde fallacy. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17: 43–45.

- Schaaf, A.A., Vergara-Tabares, D.L., Peralta, G., Díaz, A. & Peluc, S. 2018. Timing of nest predation events during incubation for six passerine species in the austral Chaco. *Emu - Austral Ornithol.* 118: 363–368.
- Schaefer, H.C., Eshiamwata, G.W., Munyekenye, F.B., Griebeler, E.M. & Böhning-Gaese, K. 2005. Nest predation is little affected by parental behaviour and nest site in two African *Sylvia* warblers. *J. Ornithol.* 146: 167–175.
- Schmidt, K.A. 1999. Foraging theory as a conceptual framework for studying nest predation. *Oikos* 85: 151.
- Skutch, A.F. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91: 430–455.
- Skutch, A.F. 1985. Clutch size, nesting success, and predation on nests of Neotropical birds, reviewed. *Ornithol. Monogr.* 36: 575–594.
- Slagsvold, T. 1989. Experiments on clutch size and nest size in passerine birds. *Oecologia* 80: 297–302.
- Soler, J.J., De Neve, L., Martínez, J.G. & Soler, M. 2001. Nest size affects clutch size and the start of incubation in magpies: an experimental study. *Behav. Ecol.* 12: 301–307.
- Sorroche, S.A. 2021. Evaluación de las variables que afectan el comportamiento de incubación de la Ratona Aperdizada (*Cistothorus platensis*) en Uspallata, Mendoza, Argentina. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Cuyo.
- Stake, M.M., Thompson III, F.R., Faaborg, J. & Burhans, D.E. 2005. Patterns of snake predation at songbird nests in Missouri and Texas. *J. Herpetol.* 39: 215–222.
- Svagej, W.S., Fernández, G.J. & Mermoz, M.E. 2009. Effects of nest-site characteristics and parental activity on cowbird parasitism and nest predation in Brown-and-yellow Marshbirds. *J. F. Ornithol.* 80: 9–18.
- Wegrzyn, E. 2013. Resource allocation between growth and endothermy allows rapid nestling development at low feeding rates in a species under high nest predation. *J. Avian Biol.* 44: 383–389.
- Williams, G.C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *Am. Nat.* 687–690.
- Williams, J.B. 1996. Energetics of Avian Incubation. In: *Avian Energetics and Nutritional Ecology* (C. Carey, ed), pp. 375–415. Chapman & Hall.
- Yoon, J., Sofaer, H.R., Sillett, T.S., Morrison, S.A. & Ghalambor, C.K. 2017. The relationship between female brooding and male nestling provisioning: does climate underlie geographic variation in sex roles? *J. Avian Biol.* 48: 220–228.

Capítulo 6

Evaluación experimental del efecto la estructura de la vegetación y la actividad parental sobre la probabilidad de depredación de nidos de Ratona Aperdizada

Para reducir el riesgo de depredación de los nidos, las aves han desarrollado estrategias antidepredatorias directas, tales como la defensa del nido (*e.g.*, Kleindorfer *et al.* 2003) o la reducción del número de viajes al mismo (*e.g.*, Skutch 1985, Martin *et al.* 2000a). También han desarrollado estrategias indirectas, como la selección del sitio de nidificación (*e.g.*, Liu *et al.* 2021) o la decisión de cuándo nidificar (capítulo 3, *e.g.*, Grant *et al.* 2005). Para comprender cuáles son los mecanismos que subyacen a los patrones de depredación de los nidos es necesaria una aproximación que permita separar los efectos del comportamiento parental (capítulo 5) de aquellos relativos a la cobertura vegetal en el sitio de nidificación (capítulo 4) (Martin *et al.* 2000b, Weidinger 2002, Remeš 2005).

Los efectos del comportamiento parental sobre la depredación del nido se definen como cualquier efecto del comportamiento de los adultos ya sea positivo (*e.g.*, defensa efectiva del nido, Cresswell 1997a) o negativo (*e.g.*, exponer la ubicación del nido, Martin *et al.* 2000, Weidinger 2002). El efecto neto del comportamiento parental puede deducirse de la comparación de las tasas de depredación entre nidos naturales y artificiales (*e.g.*, nidos colocados por el investigador cebados con huevos; Cresswell 1997, Weidinger 2002). La supervivencia de los nidos artificiales refleja el efecto del sitio de nidificación (ocultamiento del nido), sin el efecto del comportamiento de los adultos (Weidinger 2002, Remeš 2005), mientras que la supervivencia de los nidos naturales refleja el efecto combinado del sitio del nido y del comportamiento parental (Weidinger 2002). Comparar la probabilidad de depredación entre nidos naturales y nidos artificiales permitiría evaluar la importancia de la actividad parental sobre la probabilidad de depredación (Ruxton & Humphries 2000, Weidinger 2002).

Algunos autores han mostrado reticencia al uso de nidos artificiales debido a que estos podrían no representar con exactitud los patrones de depredación de los nidos naturales (O'Reilly & Hannon 1989, Ortega *et al.* 1998, Fulton 2019). Por ejemplo, la ubicación de nidos artificiales podría no reflejar las características del sitio de nidificación y por consiguiente afectar la probabilidad de que un depredador visual localice el nido (Martin 2000). Por este motivo, varios autores han preferido ubicar los nidos artificiales en sitios de nidificación previamente utilizados por la especie de estudio (*e.g.*, Ortega *et al.* 1998, Wilson *et al.* 1998, Martin 2000). Esta aproximación permite conservar la elección del sitio de nidificación, y comparar la probabilidad de depredación entre nidos naturales y nidos artificiales con características de vegetación similares (Martin *et al.* 2000b, Halupka & Greeney 2009).

El objetivo del presente capítulo es evaluar de forma separada el efecto de la cobertura vegetal y la actividad parental sobre la probabilidad de depredación de nidos de la Ratona Aperdizada. Para evaluar

el rol del comportamiento parental, se compara la probabilidad de depredación entre nidos artificiales (sin actividad parental) y nidos naturales (con actividad parental). Para evaluar el rol de la cobertura vegetal, se compara la probabilidad de depredación entre nidos artificiales sin recorte de la cobertura vegetal con nidos artificiales con recorte. Con el fin de preservar las características de los nidos, así como las de elección del sitio de nidificación, se reutilizaron nidos construidos por la Ratona Aperdizada como nidos artificiales, colocados en los mismos sitios de nidificación originales. Como es poco probable que la ratona tenga un comportamiento de defensa activo en función del comportamiento observado ante la presencia de un depredador (Jefferies et al. 2021), se asume que el comportamiento no tiene un efecto positivo sobre la supervivencia del nido. Por el contrario, se asume que el comportamiento parental tiene un efecto negativo al atraer la atención de los depredadores hacia el nido, por lo que se predice una mayor tasa de depredación en nidos naturales que en nidos artificiales. Si la cobertura vegetal juega un rol importante en la probabilidad de depredación se predice una mayor tasa de depredación en nidos artificiales con recortes de vegetación que en nidos artificiales sin recorte.

Métodos

Monitoreo y búsqueda de nidos naturales

Para una descripción detallada de la metodología de búsqueda y monitoreo de los nidos naturales ver capítulo 2 y 5.

Diseño experimental

Los experimentos se realizaron a lo largo de toda la temporada reproductiva (octubre a febrero) en las parcelas de estudio Arroyo y Río, permitiendo controlar por la variación espacial y temporal en el riesgo de depredación.

Se colocaron un total de 53 nidos artificiales (uno por territorio) durante 2017 y 2018. Los nidos artificiales se ubicaron en tres tipos de sitios: a) en la misma ubicación en donde habían fracasado o producido volantones durante la misma temporada reproductiva ($n = 17$ nidos artificiales), b) en la misma ubicación en donde habían fracasado o producido volantones en temporadas previas ($n = 22$ nidos artificiales) y c) ubicados en nidos originales que fueron abandonados antes de iniciar la puesta durante la misma temporada ($n = 14$ nidos artificiales). Los nidos artificiales fueron cebados con tres huevos de Ratona Común *Troglodytes aedon*. Se utilizaron dichos cebos debido a que tienen un tamaño similar al de la Ratona Aperdizada, lo cual garantizaría que sean depredados por el mismo tipo de depredador que consume sus huevos. Estudios en otras especies han utilizado huevos comerciales de Codorniz *Coturnix coturnix*, que por ser de mayor tamaño al de la especie de estudio impedirían que pequeños mamíferos puedan consumirlos (Marini & Melo 1998, Fulton & Ford 2003). Los huevos se colectaron de una población de Ratona Común que nidifica en cajas nidos cercana a las parcelas de estudio. Gracias a que la Ratona Común tiene un tamaño de puesta indeterminado (Kennedy & Power

1990), se pudo extraer entre uno y dos huevos durante la puesta temprana, los cuales fueron reemplazados y no causaron la deserción de la nidada.

Experimento de adición de nidos artificiales

Evaluación del comportamiento parental

Para evaluar el efecto del comportamiento parental sobre la probabilidad de depredación, se comparó la supervivencia de nidos artificiales ($n = 28$ nidos) y nidos naturales en incubación ($n = 28$ nidos). El experimento de nidos artificiales comenzó con el inicio de la puesta del primer huevo en el nido natural en el territorio focal y finalizó cuando el nido artificial fue depredado o pasados 15 días (duración promedio del periodo de incubación). La distancia promedio entre el nido natural y el nido artificial por territorio fue de 38.12 ± 7.06 m (media \pm EE).

Evaluación de la cobertura vegetal

Para evaluar el efecto de la cobertura vegetal independientemente del comportamiento parental, se comparó la supervivencia de nidos artificiales con recorte de vegetación ($n = 25$ nidos) con nidos artificiales sin recorte de vegetación ($n = 28$ nidos). Los nidos artificiales sin recorte de vegetación fueron utilizados en el experimento 1 tanto como en el 2. El experimento comenzó con la instalación del nido con cebo y finalizó cuando el nido artificial fue depredado o pasados 15 días (duración promedio del periodo de incubación).

El objetivo del recorte de la vegetación fue remover cualquier obstrucción visual del nido en la parte frontal (entrada del nido artificial, Fig. 6.1A). Se recortó la vegetación con tijeras de podar hasta lograr que la entrada del nido estuviese totalmente despejada, dejando intacta la vegetación en los lados y parte posterior del nido artificial (Fig. 6.1B). Las hojas y tallos cortados fueron retirados de los alrededores del nido. Las diferencias en las características de la vegetación entre



Figura 6.1. Fotografías un nido artificial: A) antes del recorte de la vegetación y B) luego del recorte de la vegetación.

nidos artificiales con recorte y sin recorte se evaluaron mediante un análisis de componentes principales. El primer y segundo componente principal explicaron el 68.7% de variabilidad total de la estructura de la vegetación de los nidos. La varianza explicada debido al tratamiento de recorte de la vegetación permite separar entre nidos artificiales con y sin recorte de la vegetación (Fig. 6.2, Tabla 6.1). El primer componente principal separó entre tipos de nidos en función de la altura máxima, la altura efectiva y la distancia del nido al borde externo de la planta. El segundo componente, permitió separar entre tratamiento de acuerdo a la densidad de la vegetación, la cobertura de la vegetación y la distancia del nido al centro de la planta. La metodología de empleada para medir las características de la vegetación se encuentra desarrollada en el capítulo 4. Las hojas y tallos cortados fueron retirados de los alrededores del nido.

Figura 6.2. Diagrama de dispersión de la primer y segunda componente obtenida del análisis de componentes principales para los dos grupos de nidos artificiales de Ratona Aperdizada, sin recorte y con recorte de la cobertura vegetal. En paréntesis figuran los porcentajes de varianza explicados por cada componente. Los círculos blancos representan nidos artificiales sin recorte, los círculos negros representan los nidos artificiales con recortes de la vegetación. Notar el agrupamiento de los puntos en función del tratamiento de recorte.

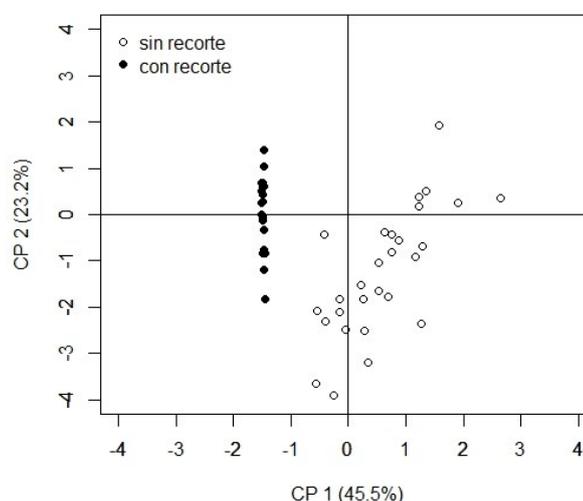


Tabla 6.1. Coeficientes de correlación obtenidos a partir del análisis de componentes principales a partir de las variables de cobertura vegetal agrupando por tratamiento de recorte en nidos artificiales de Ratona Aperdizada. En paréntesis se reportan los porcentajes de varianza explicados por cada componente principal (CP).

Variabes	CP 1 (45.5%)	CP 2 (23.2 %)
Altura máxima	0.97	0.09
Altura efectiva	0.93	0.15
Densidad de la vegetación	-0.14	0.79
Cobertura de la vegetación	0.32	-0.62
Distancia del nido al borde de la planta	0.89	0.15
Distancia del nido al centro de la planta	-0.07	0.58

Análisis estadísticos

Construcción de modelos

Para comparar la probabilidad de depredación entre nidos con y sin actividad parental se construyó un modelo binomial mixto. La probabilidad de depredación del nido (depredado = 0, exitoso = 1) se incorporó como variable respuesta y el tipo de nido (natural/artificial) como variable explicativa (Tabla 6.2).

Para evaluar el efecto del recorte experimental de la cobertura vegetal sobre la probabilidad de depredación entre nidos artificiales, se construyó un modelo binomial mixto. La probabilidad de depredación del nido (depredado = 0, exitoso = 1) se incorporó como variable respuesta. Como variable explicativa se incorporó el efecto del recorte (con recorte/sin recorte) (Tabla 6.2).

Para contemplar el análisis pareado en el destino de los nidos naturales vs. artificiales o entre tratamiento de recorte de un mismo territorio, se agregó la identidad de la pareja reproductiva como efecto aleatorio en ambos modelos. Para estos análisis no se consideró el número de días de exposición de los nidos (permite considerar nidos encontrados en estadios avanzados) debido a que el monitoreo comenzó con la puesta del primer huevo de los nidos naturales y la instalación del nido artificial. Además, el tiempo entre intervalos de monitoreo no excedieron los 3 días. Se consideró únicamente nidos que fueron exitosos y depredados, descartando cualquier otra fuente de fracaso.

Los términos no significativos ($P > 0.05$) de los modelos se simplificaron por pasos. El modelo mínimo adecuado se obtuvo comparando entre un modelo con y sin el efecto fijo en cuestión utilizando pruebas de razón de verosimilitud contra una distribución *Chi cuadrado* (Crawley 2007). Los efectos fijos no significativos ($P > 0.05$) se eliminaron uno a uno del modelo, empezando por el menos significativo.

Debido a que un alto porcentaje de los nidos que fracasaron fue a causa de la picadura de huevos por la Ratona Aperdizada, se realizó una prueba de *t* pareada para comparar si la frecuencia de destrucción de huevos entre nidos artificiales y nidos naturales era distinta (Tabla 6.2).

Tabla. 6.2. Construcción de modelos para evaluar el efecto de la actividad parental y la cobertura de la vegetación del nido sobre la probabilidad de depredación de nidos de la Ratona Aperdizada

Variable respuesta	Efecto fijo	efecto aleatorio
Probabilidad de depredación <i>MLGM binomial</i>	tipo de nido (natural/artificial)	id. pareja
Probabilidad de depredación <i>MLGM binomial</i>	tratamiento de recorte de vegetación (si/no)	id. pareja
Picadura de huevos <i>prueba de t pareada</i>	tipo de nido (natural/artificial)	-

Resultados

El 57.14% de los nidos artificiales y el 48.00% de los nidos artificiales con recorte llegaron a término exitosamente (Tabla.6.3). La principal fuente de fracaso de los nidos artificiales fue por picadura de huevos, afectando el 32.14% de los nidos artificiales y el 40.00 % de los nidos artificiales con recorte. El patrón de picadura observado pareciera causado por individuos de Ratona Aperdizada, puesto que lo huevos de Ratona Común empleados como cebos tenían entre uno y tres agujeros (Fig. 6.3). Dicho patrón se asemeja a las picaduras observadas en huevos de Pico de Plata *Hymenops perspicillatus* luego de la visita al nido por un individuo de Ratona Aperdizada (Llambías observaciones personales, Fig. 6.3). Las picaduras ocasionadas por el tordo en los huevos de la Ratona Aperdizada pueden tener forma triangular (observaciones personales, además ver Tuero *et al.* 2007) o pueden ser de pequeño tamaño

(observaciones personales). No obstante, como no se tienen registros de video del momento en el que se produjeron las picaduras de los huevos, solo se pueden hacer conjeturas sobre la identidad de la especie que produjo las picaduras.

El porcentaje de nidos depredados fue del 7.14 % para nidos artificiales y del 12% para nidos artificiales con recorte (Tabla 6.3). No se pudo determinar el destino de un nido artificial sin recorte de vegetación debido a que se encontraron rastros de los huevos rotos, pero no se pudo distinguir si el fracaso fue por picadura de huevos o por depredación. El 68.86% de los nidos naturales sobrevivió exitosamente el período de incubación. La principal causa de fracaso de los nidos naturales fue por depredación (10.71%), seguido por porcentajes similares de picadura de huevos por la Ratona Aperdizada e interferencia del Tordo Renegrido (7.14 % ambas causas de fracaso).

La actividad parental no aumentó la probabilidad de depredación en nidos naturales comparado con nidos artificiales ($X^2 = 3.48, P = 0.06$). Los recortes de la vegetación en nidos artificiales no aumentaron

Tabla 6.3. Resultado del destino de los nidos experimentales que evalúan el efecto de la actividad parental y de la cobertura de la vegetación sobre la probabilidad de depredación de nidos de la Ratona Aperdizada.

Destino (%)	Tipo de nido		
	Natural <i>n</i> = 28	Artificial <i>n</i> = 28	Artificial con recorte <i>n</i> = 25
Exitosos	64.29 (18)	57.14 (16)	48.00 (12)
Depredados	10.71 (3)	7.14 (2)	12.00 (3)
Picadura de huevos por la Ratona Aperdizada	7.14 (2)	32.14 (9)	40.00 (10)
Interferencia Tordo Renegrido	7.14 (2)	0.00 (0)	0.00 (0)
Desertados	7.14 (2)	-	-
Desconocido	3.57 (1)	3.57 (1)	0.00 (0)

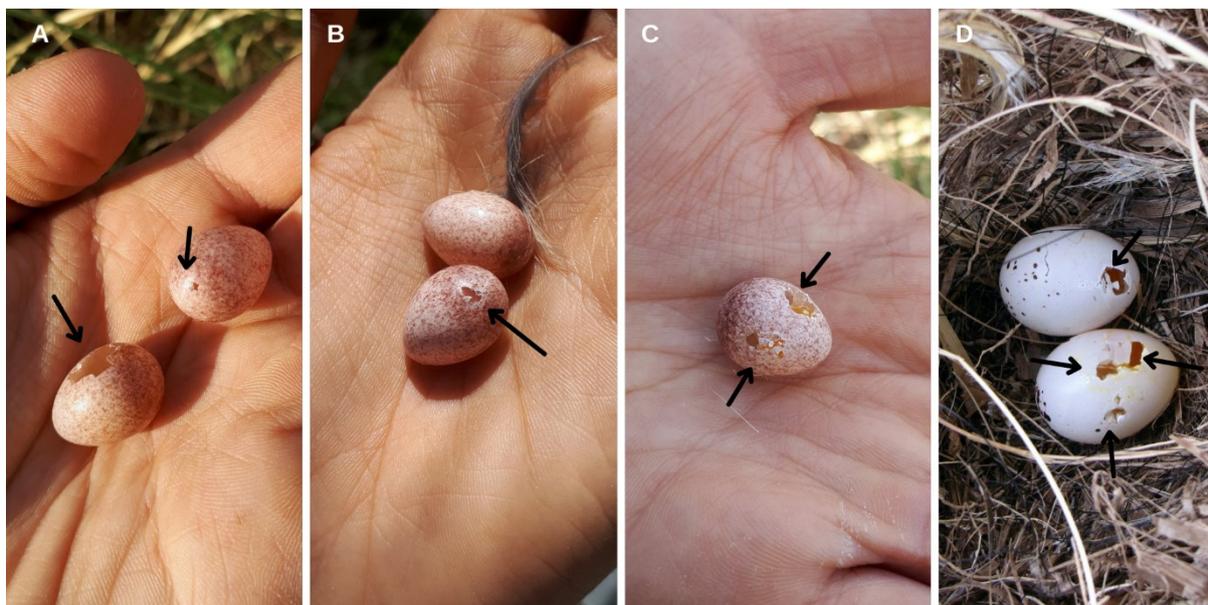


Figura 6.3. Comparación del patrón de picaduras de huevos: Registros del patrón de picadura de los huevos de Ratona Común utilizados como cebos experimentales de los nidos artificiales de Ratona Aperdizada (A, B y C). Huevos de Pico de Plata picados por la Ratona Aperdizada (D).

la probabilidad de depredación respecto a nidos sin recortes de la vegetación ($X^2 = 1.03$, $P = 0.31$). La frecuencia de picadura de huevos por parte de la Ratona Aperdizada fue mayor en nidos artificiales que en nidos naturales ($T = 3.29$, $P = 0.003$, $n = 28$ nidos).

Discusión

No se observaron diferencias en la probabilidad de depredación entre nidos artificiales y nidos naturales, lo cual sugiere que el comportamiento parental no tiene un efecto positivo o negativo sobre la probabilidad de depredación en los nidos de Ratona Aperdizada. Asimismo, el tratamiento de recorte de la vegetación en la entrada de los nidos artificiales no incrementó la probabilidad de depredación, lo que sugiere que la cobertura vegetal del nido no reduce la probabilidad de depredación. Sin embargo, los resultados deben considerarse con precaución, ya que una gran proporción de los nidos artificiales fueron destruidos aparentemente por individuos de Ratona Aperdizada (Tabla 6.3), reduciendo el tamaño muestral de forma considerable.

La destrucción de huevos de conspecíficos y heterospecíficos es un comportamiento frecuente en varias especies de Troglodytidos (*e.g.*, Picman 1977, Pribil & Picman 1991, Picman *et al.* 1996). Se ha propuesto que la destrucción de huevos sería un comportamiento adaptativo, mediante el cual los individuos excluirían de los territorios a potenciales competidores (Picman *et al.* 1996). Asimismo, el comportamiento de destrucción de huevos, reduciría la densidad de nidos activos en los territorios, disminuyendo la probabilidad de depredación del nido. Debido a la reducción en la tasa de recompensa, los depredadores de nidos se desplazarían para concentrar sus actividades de forrajeo en otras áreas con mayor tasa de recompensa por tiempo de búsqueda (Chalfoun & Martin 2009). En la Ratona Carrizalera *Cistothorus palustris*, el comportamiento de picoteo de huevos es común tanto en adultos como en volantones y juveniles (Picman 1977). Experimentos de adición de nidos artificiales dentro del territorio reproductivo de la Ratona Carrizalera han reportado una mayor tasa de destrucción de huevos en nidos artificiales que en nidos naturales (28.6 % vs. 9.6 % respectivamente; Picman *et al.* 1996). Similarmente, en la Ratona Aperdizada la probabilidad de destrucción de huevos fue mayor en nidos artificiales que en nidos naturales. En el sitio de estudio, se han observado adultos de Ratona Aperdizada picando huevos tanto de heterospecíficos (*e.g.*, Pico de Plata) como de conspecíficos. La mayor frecuencia de picoteo de huevos en nidos artificiales podría deberse a que dichos nidos fueron cebados con huevos de Ratona Común y probablemente la Ratona Aperdizada los considere como un nido de otra especie. Es poco probable que dichas picaduras hayan sido producidas por el Tordo Renegrido, ya que ninguno de los nidos artificiales fue parasitado. La menor tasa de destrucción de huevos en nidos naturales de Ratona Aperdizada podría ser consecuencia de la defensa del nido por parte de la hembra durante la incubación o de la protección pasiva de los huevos al cubrirlos con el cuerpo (Picman 1977, Weidinger 2002). Sin embargo, no queda claro si la destrucción de los huevos en nidos artificiales fue causada por los adultos residentes del territorio o individuos provenientes de territorios vecinos. Como la especie es altamente territorial e individuos ajenos al territorio son excluidos rápidamente es más

probable que los residentes de los territorios hayan destruido los huevos de Ratona Común. A futuro se debería evaluar la funcionalidad de la destrucción de huevos tanto de conspecíficos como de heteroespecíficos en la Ratona Aperdizada.

No se observaron diferencias en las tasas de depredación entre nidos artificiales y nidos naturales en incubación. Las tasas de depredación de nidos de la Ratona Aperdizada en el período de incubación fueron significativamente menores que las observadas durante la puesta y en el período de pichones (capítulo 5). Una interpretación posible es que la baja tasa de depredación durante la incubación no permita distinguir el efecto de actividad parental al comparar nidos artificiales y naturales. Sin embargo, tampoco se encontró un efecto de la actividad parental durante la incubación y la probabilidad de depredación a nivel correlativo al utilizar un tamaño muestral bastante más elevado (capítulo 5). Similarmente, en el Mirlo Común *Turdus merula* la probabilidad de depredación no difiere entre nidos artificiales y nidos naturales durante el periodo de incubación (Cresswell 1997a). Esto sugeriría que la actividad parental no atraería la atención de depredadores o que, gracias a su tamaño corporal, el Mirlo Común se vale de la defensa activa y no de la cobertura vegetal para evitar la depredación del nido. En la Ratona Aperdizada, la defensa activa del nido resultaría poco efectiva si se tiene en cuenta su pequeño tamaño corporal y poca disposición para atacar a los depredadores (observaciones personales).

La reducción de la cobertura vegetal en el frente de los nidos artificiales de Ratona Aperdizada no tuvo un efecto sobre la probabilidad de depredación. Sin embargo, datos correlativos sugieren que la cobertura vegetal afecta la probabilidad de depredación en los nidos naturales (capítulo 4). Esta aparente discrepancia podría ser explicada por el método de búsqueda de los depredadores. Por ejemplo, podría ser que los depredadores utilicen claves olfativas generadas por los adultos de ratona para localizar zonas donde concentrar su búsqueda. Una vez en las inmediaciones del nido, la cobertura del nido podría jugar un rol importante en la probabilidad de detección del nido. En línea con esto, se ha observado a Zorros Grises *Lycalopex griseus* depredando nidos de Ratona Aperdizada en el sitio de estudio (Jefferies *et al.* 2021). Los zorros parecieran utilizar claves tanto olfativas como visuales para localizar sus presas (Bell 1990) y probablemente la cobertura vegetal afecte la probabilidad de localización de sus presas. La identidad y el método de búsqueda de los depredadores podría explicar diferentes resultados reportados en otros trabajos. Por ejemplo, Howlett & Stutchbury (1996) reportaron que en el Chipe Encapuchado *Setophaga citrina* la cobertura vegetal en nidos naturales no tiene efecto sobre el riesgo de depredación ni esta se incrementa al reducir la cobertura en nidos naturales. Las autoras proponen que cuando los depredadores localizan sus presas de forma aleatoria y no tienen preferencias dietarias, sería esperable que la cobertura vegetal no afecte la probabilidad de depredación de los nidos.

Las estrategias parentales y las características de los adultos también podrían explicar patrones de depredación entre nidos con y sin recortes de la vegetación. En la Curruca Pintada *Sylvia atricapilla*, el recorte de vegetación en nidos artificiales (sin actividad parental) produce una mayor probabilidad de depredación que el recorte en nidos naturales en incubación (Remeš 2005). Esa diferencia

probablemente se deba a que en los nidos naturales los adultos compensan comportamentalmente la escasa cobertura vegetal en los nidos naturales mediante la vigilancia del nido o la defensa. Para lograr una mejor comprensión sobre la interacción entre cobertura vegetal y cuidado parental en la Ratona Aperdizada, a futuro deberían realizarse experimentos donde se reduzca la cobertura vegetal en nidos naturales.

Los resultados del presente capítulo deben ser considerados con precaución debido a la interferencia resultante de la destrucción de huevos en nidos artificiales. Además, se debe tener en cuenta que los nidos artificiales fueron cebados con huevos de Ratona Común. Si bien los huevos de la Ratona Común tienen aproximadamente el mismo tamaño que los huevos de la Ratona Aperdizada, difieren en coloración y quizás también en el espesor de la cáscara. Mientras que los huevos de la Ratona Común son de color rosado, los huevos de Ratona Aperdizada son de color blanco. Dichas diferencias podrían complicar la interpretación de las comparaciones entre nidos artificiales y naturales si las diferencias en coloración hacen que los huevos de una especie sean más fáciles de localizar por un depredador que los huevos de la otra. Se piensa que la coloración de los huevos podría atraer la atención de los depredadores en aves que construyen nidos en forma de copa abierta (Zima *et al.* 2021). Los nidos de Ratona Aperdizada tiene forma de domo, y por estar compuestos por un techo y paredes laterales, los huevos solo serían visibles una vez que el depredador accede al interior del nido (Halupka & Greeney 2009). Otro punto a tener en cuenta, es el potencial retorno a nidos previamente depredados por depredadores con buena memoria espacial. Sin embargo, se piensa que este factor es poco probable y en general no es tenido en cuenta en estudios experimentales (*e.g.*, Cresswell 1997a, Martin *et al.* 2000b, Halupka & Greeney 2009).

Conclusiones

El experimento de adición de nidos artificiales sugiere que la actividad parental de la Ratona Aperdizada no incrementa o reduce las tasas de depredación de nidos, en concordancia con los resultados correlativos obtenidos en nidos naturales (capítulo 5). Si bien se observó una mayor destrucción de huevos por conspecíficos en nidos artificiales que en nidos naturales, no es posible atribuir dichas diferencias al comportamiento parental ya que no se pudo identificar la identidad de los individuos que destruyeron los huevos. A su vez, a pesar de que los nidos artificiales con recorte de la cobertura vegetal estuvieron más expuestos, no tuvieron una mayor probabilidad de depredación respecto a los nidos artificiales sin recorte. Dicho resultado sugiere que el efecto de la cobertura vegetal podría ser más importante para aislar las claves olfativas cuando el adulto está presente en los nidos naturales o que el efecto de la vegetación sea más importante durante el período de pichones que durante el de incubación. La utilización de nidos artificiales para evaluar las tasas de depredación de nidos debe evaluarse seriamente para implementarse en troglodítidos, debido a que el comportamiento de picoteo de huevos dificulta la interpretación del experimento.

Referencias

- Chalfoun, A.D. & Martin, T.E. 2009. Habitat structure mediates predation risk for sedentary prey: experimental tests of alternative hypotheses. *J. Anim. Ecol.* 78: 497–503.
- Cresswell, W. 1997a. Nest predation: the relative effects of nest characteristics, clutch size and parental behaviour. *Anim. Behav.* 53: 93–103.
- Cresswell, W. 1997b. Nest predation rates and nest detectability in different stages of breeding in Blackbirds *Turdus merula*. *J. Avian Biol.* 28: 296–302.
- Fulton, G.R. 2019. Meta-analyses of nest predation in temperate Australian forests and woodlands. *Austral Ecol.* 44: 389–396.
- Fulton, G.R. & Ford, H.A. 2003. Quail eggs, modelling clay eggs, imprints and small mammals in an Australian woodland. *Emu* 103: 255–258.
- Grant, T.A., Shaffer, T.L., Elizabeth, M.M. & Pietz, P.J. 2005. Time-specific variation in passerine nest survival: new insights into old questions. *Auk* 122: 661–672.
- Halupka, K. & Greeney, H.F. 2009. The influence of parental behavior on vulnerability to nest predation in tropical thrushes of an Andean cloud forest. *J. Avian Biol.* 40: 658–661.
- Howlett, J.S. & Stutchbury, B.J. 1996. Nest concealment and predation in Hooded Warblers: experimental removal of nest cover. *Auk* 113: 1–9.
- Kennedy, E.D. & Power, H.W. 1990. Experiments on indeterminate laying in House Wrens and European Starlings. *Condor* 92: 861.
- Kleindorfer, S., Fessler, B. & Hoi, H. 2003. The role of nest site cover for parental nest defense and fledging success in two *Acrocephalus* warblers. *Avian Sci.* 3: 21–30.
- Liu, J., Yan, H., Li, G. & Li, S. 2021. Nest concealment is associated with reproductive traits across sympatric bird species. *Ecol. Evol.* 11: 14079–14087.
- Marini, M. & Melo, C. 1998. Predators of quail eggs, and the evidence of the remains: implications for nest predation studies. *Condor* 100: 395–399.
- Martin, T.E., Martin, P.R., Olson, C.R., Heidinger, B.J. & Fontaine, J.J. 2000a. Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science* 287: 1482–1485.
- Martin, T.E., Scott, J. & Menge, C. 2000b. Nest predation increases with parental activity: Separating nest site and parental activity effects. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 267: 2287–2293.
- O'Reilly, P. & Hannon, S.J. 1989. Predation of simulated willow ptarmigan nests: the influence of density and cover on spatial and temporal patterns of predation. *Can. J. Zool.* 67: 1263–1267.
- Ortega, C.P., Ortega, J.C., Rapp, C.A. & Backensto, S.A. 1998. Validating the use of artificial nests in predation experiments. *J. Wildl. Manage.* 62: 925–932.
- Picman, J. 1977. Intraspecific nest destruction in the Long-billed Marsh Wren, *Telmatodytes palustris palustris*. *Can. J. Zool.* 55: 1997–2003.

- Picman, J., Pribil, S. & Picman, A.K. 1996. The effect of intraspecific egg destruction on the strength of Marsh Wren eggs. *Auk* 113: 599–607.
- Pribil, S. & Picman, J. 1991. Why House Wrens destroy clutches of other birds: a support for the nest site competition hypothesis. *Condor* 93: 184–185.
- Remeš, V. 2005. Nest concealment and parental behaviour interact in affecting nest survival in the *Blackcap* (*Sylvia atricapilla*): an experimental evaluation of the parental compensation hypothesis. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 58: 326–332.
- Skutch, A.F. 1985. Clutch size, nesting success, and predation on nests of Neotropical birds, reviewed. *Ornithol. Monogr.* 36: 575–594.
- Weidinger, K. 2002. Interactive effects of concealment, parental behaviour and predators on the survival of open passerine nests. *J. Anim. Ecol.* 71: 424–437.
- Wilson, G.R., Brittingham, M.C. & Goodrich, L.J. 1998. How well do artificial nests estimate success of real nests? *Condor* 100: 357–364.
- Zima, P.V.Q., Perrella, D.F. & Francisco, M.R. 2021. The influence of egg presence and eggshell colour in the attraction of visually oriented predators to nests of a tropical forest bird. *Ibis* 163: 1080–1086.

Capítulo 7

Discusión general

El objetivo principal de la presente tesis fue evaluar cómo la depredación de nidos modela la biología reproductiva y los rasgos de historia de vida de la Ratona Aperdizada. Para cumplir con dicho objetivo, se realizó trabajo de campo intensivo durante 9 temporadas reproductivas en Uspallata, Mendoza, Argentina. En primer lugar, se describió la variación espacio-temporal de las tasas diarias de éxito reproductivo, depredación e interferencia del Tordo Renegrado, así como los parámetros de inversión reproductiva y productividad. En segundo lugar, se evaluó el efecto del tamaño del nido y de las características de la vegetación del sitio y del parche de nidificación sobre la probabilidad de depredación. Por último, se puso a prueba la hipótesis de actividad parental inicialmente propuesta por Skutch (1949), la cual asume que la actividad parental es utilizada por depredadores visuales para localizar los nidos. En síntesis, esta tesis presenta un estudio detallado de la ecología reproductiva de la Ratona Aperdizada con énfasis en el efecto de la depredación de nidos sobre los rasgos de historia de vida (Fig. 7.1). Debido a que los efectos de la depredación sobre la historia de vida de las aves abarcan un amplio espectro de decisiones reproductivas (*e.g.*, Martin 1995, 1996, Lima 2009, Martin & Briskie 2009), se analizaron aquellas variables con mayor sentido biológico para la especie de estudio.

Los resultados obtenidos conforman un valioso aporte para el conocimiento de la avifauna Neotropical de zonas templadas. Brindan una descripción detallada de la variación espacio-temporal en la supervivencia y la mortalidad de los nidos asociada con la inversión parental y productividad. Resalta la importancia de la altura y densidad de la vegetación a distintas escalas espaciales sobre la probabilidad de supervivencia de los nidos. La información reportada podría ser utilizada para orientar la toma de decisiones sobre el uso de la tierra y el manejo de pastizales en el sitio de estudio, así como en otros ambientes similares.

La población de Ratona Aperdizada en Uspallata tuvo un éxito de nidificación relativamente alto (30% en promedio, 27% en Arroyo y 45% en Río) si se lo compara con otras especies de pastizales y húmedales neotropicales (rango 11% - 25%; Mermoz & Rebores 1998, Fernández & Mermoz 2000, Di Giacomo *et al.* 2011, Pretelli & Isacch 2013a, Chiaradía *et al.* 2017a, Browne *et al.* 2021, Colombo *et al.* 2021). Sin embargo se ha reportado un éxito excepcionalmente alto (51%) para el Espartillero Enano en pastizales salobres de la provincia de Buenos Aires (Llambías *et al.* 2009). Quizás el alto éxito de nidificación de la Ratona Aperdizada y el Espartillero Enano sea consecuencia de que ambas especies construyen nidos cerrados (la ratona construye nidos domo y el espartillero construye nidos tanto abiertos como estructuras que presentan un techo, ver Llambías *et al.* 2009 y Cardoni *et al.* 2017). A diferencia de la mayoría de las especies de pastizal en el sur templado de Sudamérica, que construyen

nidos en forma de copa abierta, es posible que el techo provea mayor protección contra los depredadores (Hall *et al.* 2015). No obstante, si construir nidos en forma de domo provee mayores ventajas antidepredatorias, no es claro entonces por qué el Espartillero Enano a veces construye nidos sin el techo del domo. Estudios recientes, no encontraron evidencia a favor de los beneficios antidepredatorios

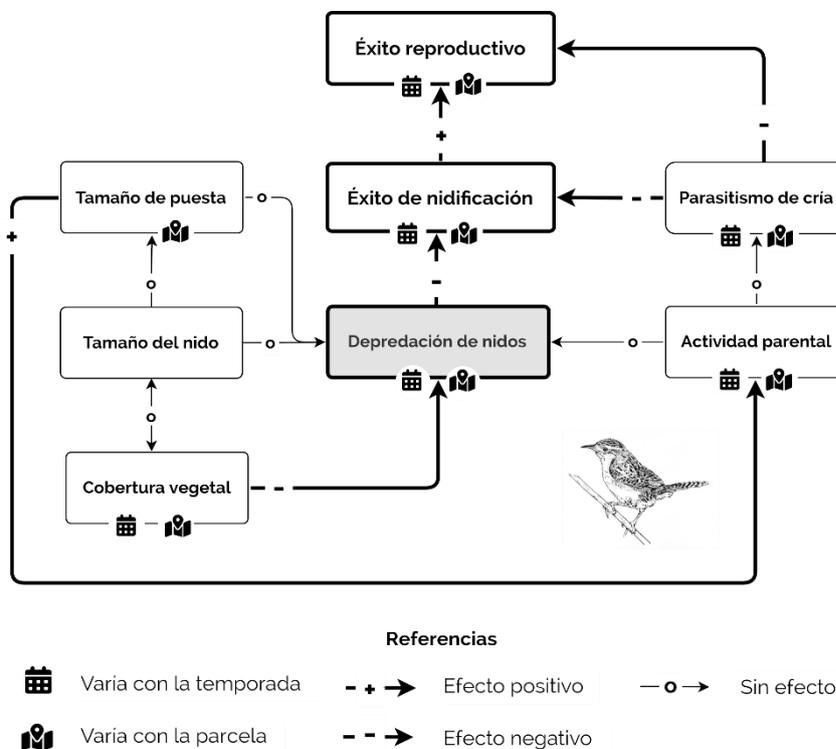


Fig. 7.1. Diagrama sináptico de los principales resultados de esta tesis. El signo y la dirección de las flechas representan la relación entre los distintos factores evaluados.

de los nidos en forma de domo respecto a nidos de copa abierta (Martin *et al.* 2017, Mouton & Martin 2019).

Por otro lado, el éxito reproductivo de la Ratona Aperdizada fue relativamente bajo si se compara con otras aves del Neártico en ambientes similares (20 - 68%; Crawford 1977, Burns 1982, Leonard & Picman 1987, Martin 1993a, Davis 2003). Sin embargo, considerando la variabilidad espacio-temporal en los patrones de éxito, depredación, interferencia del Tordo Renegrido, productividad y cuidado parental de la Ratona Aperdizada; se debe tener cautela al momento de comparar con otras especies o poblaciones. Las descripciones obtenidas en otros trabajos a partir del monitoreo de un solo año o una sola parcela podrían sesgar la interpretación del éxito reproductivo y de los rasgos de historia de vida de las especies debido a la pronunciada variación microespacial y temporal entre poblaciones de una misma especie. Es por ello que sería recomendable describir la historia natural de las aves considerando más de una réplica espacio-temporal. A su vez, se debería considerar el efecto de las perturbaciones antrópicas tales como la fragmentación y las perturbaciones del ambiente. Dichos impactos ambientales contribuyen a sobrestimar el efecto de la depredación sobre el éxito reproductivo, dado que las

perturbaciones ambientales se asocian con el incremento en la abundancia de los meso-depredadores (Stolzenburg 2006, Ritchie & Johnson 2009, Jiménez *et al.* 2019).

En base a los resultados obtenidos se puede concluir que, además de la depredación, varios factores adicionales afectan la probabilidad de mortalidad de un nido. Similarmente a lo observado en la Ratona Aperdizada, en aves Neotropicales de ambientes abiertos, el parasitismo de cría disminuye el éxito reproductivo y el éxito de nidificación (Massoni & Reboresda 1998, Azpiroz *et al.* 2012, Mermoz *et al.* 2020). La presión de selección ejercida por parasitismo de cría y la depredación podrían modelar los rasgos de historia de vida de las aves de forma independiente. Asimismo, en poblaciones de hospedadores de pequeño tamaño con altas tasas de parasitismo, podría ser que la presión de selección de los depredadores sea mínima comparada con la de los parásitos de cría. Puesto que las hipótesis que se han formulado para explicar las diferencias entre los rasgos de historias de vida del Neotrópico y del Neártico se han focalizado principalmente en especies de ambientes boscosos, en donde la presión ejercida por el parasitismo de cría no es tan fuerte, no han considerado al parasitismo de cría como presión de selección. Por lo tanto, a futuro será importante que las revisiones y meta-análisis que comparen entre latitudes amplíen el foco de análisis sobre las principales causas de mortalidad de los nidos entre distintos ambientes y latitudes, considerando en detalle la historia natural de las especies (*e.g.*, Etterson *et al.* 2007, Etterson & Stanley 2008, Darrah *et al.* 2018).

Si se consideran los patrones de depredación y parasitismo de cría, se observa que la supervivencia de los nidos de las aves está sujeta a una presión de selección diferencial dependiendo del periodo durante el estadio de nidificación (puesta, incubación o pichones). Por ello, es también importante considerar la variación del éxito reproductivo en función del periodo de nidificación para comprender cual/es son los periodos más vulnerables y las causas de mortalidad. En la Ratona Aperdizada, el periodo de puesta se vio afectado tanto por la depredación como por la interferencia del Tordo Renegrido, mientras que el periodo de pichones fue afectado principalmente por la depredación. En conjunto, tanto la puesta como el periodo de pichones fueron los periodos del estadio de nidificación más vulnerables, mientras que el periodo de incubación fue el más exitoso. El patrón de mortalidad de los nidos de la ratona, coincide con la alta tasa de mortalidad reportada también en puesta y pichones para aves que habitan el desierto del monte (*e.g.*, Mezquida & Marone 2001) y pastizales húmedos (*e.g.*, Fernández *et al.* 2007) del Neotrópico templado.

Comprender las variables que afectan la variación del largo del periodo de desarrollo de huevos y pichones es importante debido a que éstas pueden influir en los fenotipos y en la calidad de los pichones, lo cual en última instancia tiene profundas consecuencias sobre el fitness (Martin *et al.* 2011, 2018). El largo del periodo de desarrollo de huevos y pichones de la Ratona Aperdizada fue comparativamente más extenso que el de otras especies de aves de pastizal (capítulo 3). Por un lado, la mayor duración de los periodos de desarrollo implicaría una mayor exposición ante depredadores, lo cual es riesgoso considerando que durante el periodo de pichones la ratona enfrenta una alta tasa de depredación. Pero quizás, la presión de depredación sea aún más alta luego de que los pichones abandonan el nido, durante

el periodo de volantones. Por lo tanto, la mayor duración del período de pichones facilitaría que estos abandonen el nido con un mayor grado de desarrollo de las plumas de vuelo aumentando su probabilidad de supervivencia fuera del nido (Martin *et al.* 2018). En este contexto, será interesante evaluar la probabilidad de supervivencia de los volantones fuera del nido, tanto de Ratona Aperdizada, así como el de otras especies neotropicales.

Los efectos de la ganadería, la agricultura y la quema de pastizales repercuten negativamente en la altura y la densidad de los pastizales de cortaderas (Pretelli *et al.* 2015, Codesido & Bilenca 2021). La contrastante presión de depredación encontrada entre parcelas aparentemente estaría relacionada con las diferencias en la densidad de la vegetación y la altura del pastizal, lo cual a su vez sería el resultado del impacto antrópico diferencial entre parcelas. Los estudios de ecología reproductiva, deben tener en cuenta el efecto antrópico sobre la estructura de la vegetación debido a su profundo impacto sobre las tasas de depredación y parasitismo de cría que a su vez repercuten sobre los rasgos de historia de vida de las aves. Este es un punto de crucial importancia dado que las perturbaciones antrópicas impactan negativamente sobre los pastizales nativos reduciendo la idoneidad de los ambientes disponibles para que las aves especialistas de pastizal puedan habitarlos.

La composición de la estructura de la vegetación (*i.e.*, presencia de macrófitas vs. suelo desnudo) en el parche de nidificación pareciera tener un efecto sobre las tasas de depredación de nidos de la ratona. Si bien los resultados de composición de la vegetación no alcanzaron a ser muy importantes, invitan a considerar una escala espacial a nivel de paisaje. Un abordaje a escala del paisaje permitirá caracterizar la configuración de la cobertura del suelo y asociar dichas características con la distribución espacial de los territorios, caracterizar el grado de conectividad, el tamaño de los parches e identificar las fuentes y sumideros con sus respectivas métricas de éxito reproductivo. El análisis de la dinámica de metapoblaciones brindará una mirada más amplia que permita orientar decisiones de manejo sobre las prácticas agropecuarias y de quema de pastizales sobre el éxito reproductivo de las aves de pastizal en la zona de estudio (*e.g.*, Azpiroz *et al.* 2012, Pretelli *et al.* 2015).

En contraposición al efecto de las características y densidad de la vegetación, el tamaño del nido no sería una variable predominante en la determinación del éxito reproductivo de los passeriformes en general. La evidencia a favor de la hipótesis del tamaño del nido fue reportada principalmente en trabajos con nidos artificiales (*i.e.*, sin actividad parental; Møller 1990, Cresswell 1997, Grégoire *et al.* 2003, Biancucci *et al.* 2017). Sin embargo, un gran número de estudios en nidos naturales no encontraron evidencia de que el tamaño afecte la probabilidad de depredación de los nidos (*e.g.*, esta tesis, Møller 1990, Weidinger 2002, Grégoire *et al.* 2003, Herranz *et al.* 2004, Álvarez & Barba 2011, Cardoni *et al.* 2017, pero ver Antonov 2004). Entonces si en nidos naturales es menos probable encontrar relación entre el tamaño del nido y el riesgo de depredación, otros factores serían los responsables de explicar la variabilidad en el tamaño los nidos. Por ejemplo, la necesidades térmicas de huevos y pichones (*e.g.*, Hansell 2000, Deeming 2002), la selección intersexual (Soler *et al.* 2001, Tomás *et al.* 2013) o la disponibilidad de sitios de nidificación que provean cobertura óptima para el

nido (*i.e.*, en sitios con poca cobertura vegetal las aves construirían nidos más grandes para brindar mayor protección a huevos y pichones, ver Cardoni *et al.* 2017) podrían contribuir a explicar la variación en el tamaño del nido.

En 1949, Skutch propuso que el tamaño de puesta reducido de las aves tropicales sería consecuencia de una restricción en las tasas de entrega de alimento a los pichones, causada por una alta presión de selección por depredadores visuales. Para evaluar esta hipótesis numerosos trabajos realizaron variados diseños experimentales, comparando el riesgo de depredación entre nidos artificiales (sin actividad) y nidos naturales (con actividad) (*e.g.*, Zanette 2002, Muchai & Du Plessis 2005, Fernández *et al.* 2007, Svagelj *et al.* 2009) o incrementando el riesgo percibido de los adultos (*e.g.*, Ghalambor & Martin 1999, Eggers *et al.* 2005). En general, muchos de estos trabajos encontraron evidencia a favor de la hipótesis propuesta por Skutch. A su vez, Martin *et al.* (2000) realizaron comparaciones entre el neotrópico (Argentina) y el neártico (EE. UU.) y reportaron que la depredación de los nidos entre especies explica la frecuencia de viajes de provisión de alimento dentro de una misma región, pero no entre regiones. Una predicción fundamental de la hipótesis de Skutch es que los nidos con una mayor tasa de actividad parental deberían tener una probabilidad de depredación mayor. Sin embargo, la actividad parental en nidos naturales no estuvo relacionada con el riesgo de depredación en la Ratona Aperdizada, coincidiendo con lo reportado para varias especies de passeriformes (*e.g.*, Roper & Goldstein 1997, Muchai & Du Plessis 2005, Schaefer *et al.* 2005, Londoño *et al.* 2008, Pope *et al.* 2013, Schaaf *et al.* 2018). La hipótesis de Skutch asume que los principales depredadores de nidos son diurnos, que localizan los nidos utilizando la actividad parental y que las aves nidificantes pueden modificar la actividad parental en respuesta al riesgo percibido. Por este motivo, es fundamental contar con descripciones de la composición y abundancia de la comunidad de depredadores para poder analizar la relación entre actividad parental y los métodos de búsqueda de presas empleados por los depredadores. Es necesario considerar que las tasas de provisión de alimento se encuentran relacionadas con el crecimiento y la supervivencia de los pichones (Martin *et al.* 2011) y con el largo de los períodos de desarrollo (Martin *et al.* 2011). Asimismo, la actividad parental estaría relacionada también con la defensa y posibilidad de ahuyentar a los depredadores (Halupka & Greeney 2009). Debido a que el incremento de la actividad parental en las aves pareciera ser en muchas instancias ventajosa para la progenie, la hipótesis de actividad parental debe ser considerada en función de los costos y beneficios. Aún más, dicha hipótesis implica un gran número de supuestos que no siempre son tenidos en cuenta.

Antes de plantear cualquier tipo de diseño experimental para evaluar hipótesis particulares, es importante conocer en profundidad los detalles de la historia natural de la especie de estudio (*e.g.*, en qué estadio del ciclo de nidificación se registran las mayores tasas de depredación o considerar aspectos particulares de la especie de estudio). Debido al desconocimiento sobre la alta tasa de picadura intra-específica de huevos de la Ratona Aperdizada, fue difícil la interpretación del destino de los nidos artificiales. Hubiera sido importante desarrollar experimentos pilotos antes de embarcarse a evaluar el efecto de la ausencia de la actividad parental en nidos artificiales. En adelante, la utilización de nidos

artificiales para comparar las tasas de depredación entre nidos con y sin actividad parental debe considerarse con cautela si se desea implementar en troglodítidos, debido a que la picadura intraespecífica puede interferir la interpretación de los resultados experimentales.

Los principios básicos que han guiado la forma de pensar e investigar los rasgos de historias de vida fueron planteados a mediados del siglo XX por Moreau, Lack y Skutch (revisado por Ricklefs 2000). Sus ideas generaron dos hipótesis alternativas: que la variación latitudinal en rasgos de historia de vida son consecuencia de variación latitudinal en las tasas de depredación vs. la variación latitudinal en disponibilidad de alimento (Ricklefs 1969, Martin 1993a). Si bien aún son escasos los datos sobre la historia natural de la mayoría de las aves Neotropicales, durante varias décadas la hipótesis de depredación de nidos fue la hipótesis más aceptada para explicar la variación latitudinal en el tamaño de puesta en passeriformes. Sin embargo, las tasas de depredación de nidos varían notoriamente entre poblaciones y el gradiente latitudinal en las Américas no es tan claro como se asume (Martin *et al.* 2000a, Robinson *et al.* 2000, Auer *et al.* 2007, Brawn *et al.* 2011). Por lo tanto, concentrarse fundamentalmente en la depredación de nidos como el principal agente de las diferencias en el tamaño de puesta de las aves Neotropicales no es suficiente para comprender la variación en los rasgos de historias de vida de las aves entre latitudes.

Postular mecanismos singulares para explicar patrones generales reduce la complejidad, pero dificulta el abordaje multidimensional de factores involucrados en las estrategias reproductivas de las aves. Esta tesis se concentró fundamentalmente en el estudio de la depredación de nidos sobre los rasgos de historia de vida de una población de Ratona Aperdizada. Dado que se concentró en tres parcelas de estudio relativamente próximas entre sí, impidió la consideración de efectos latitudinales sobre los rasgos de historia de vida. Los resultados obtenidos dan cuenta del efecto de la depredación de nidos sobre el éxito de nidificación de la Ratona Aperdizada, sin embargo no fue el único dado que efecto del Tordo Renegrado también tuvo un efecto importante. A su vez, la magnitud de estos efectos se relaciona con las diferencias en la estructura de la vegetación que varían en función de las distintas perturbaciones antrópicas entre parcelas de estudio. Si bien el efecto antrópico no fue foco del estudio, es un resultado indirecto que debe ser tenido en cuenta como antecedente para estudios a futuro. Por todo lo explicado, es preciso contemplar una mirada global de todos factores y efectos para poder describir la ecología reproductiva de la Ratona Aperdizada. Atendiendo a esto, cuando se parametrizan todas las variables e hipótesis consideras se acaba en una compleja red de interacciones entre efectos. Muchas de dichas variables fueron evaluadas y otras fueron discutidas a lo largo de la tesis (Fig. 7.2). La figura 7.2 da cuenta de la magnitud, diversidad y cantidad de efectos que exceden a la depredación de nidos, pero que también podrían estar operando sobre éxito de reproductivo de la Ratona Aperdizada.

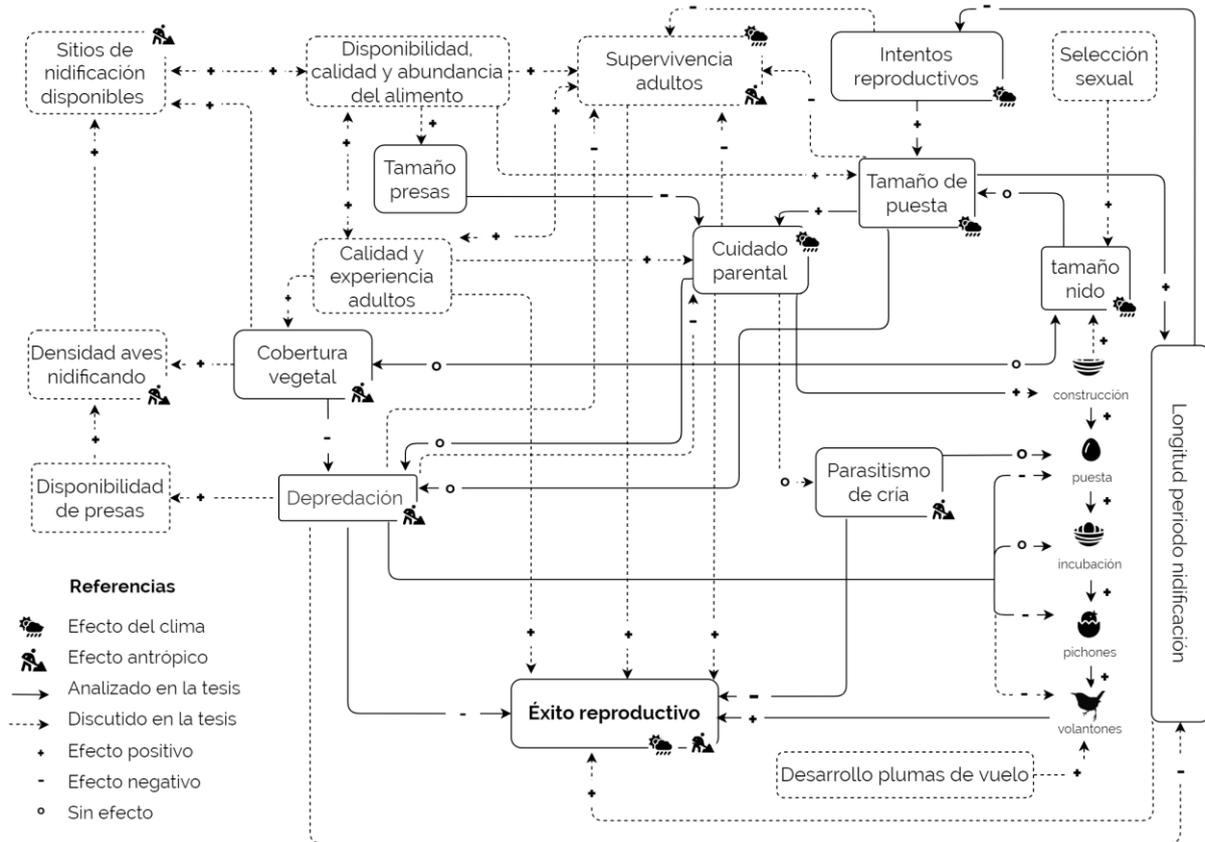


Figura 7.2. Diagrama sináptico de cajas y flechas que sintetiza la mayoría de los efectos analizados y discutidos sobre las distintas variables respuesta consideradas en el desarrollo de esta tesis de doctorado. Notar que el efecto del cuidado parental comienza con una flecha que conecta con la construcción de nidos y continúa durante la puesta, la incubación, periodo de pichones y de volantones.

Referencias

Álvarez, E. & Barba, E. 2011. Nest characteristics and reproductive performance in great Tits *Parus major*. *Ardeola* 58: 125–136.

Antonov, A. 2004. Smaller Eastern Olivaceous Warbler *Hippolais pallida elaeica* nests suffer less predation than larger ones. *Acta Ornithol.* 39: 87–92.

Auer, S.K., Bassar, R.D., Joseph, J. & Martin, T.E. 2007. Breeding biology of passerines in a subtropical montane forest in northwestern Argentina. *Condor* 109: 321–333.

Azpiroz, A.B., Isacch, J.P., Dias, R.A., Di Giacomo, A.S., Fontana, C.S. & Palarea, C.M. 2012. Ecology and conservation of grassland birds in southeastern South America: A review. *J. F. Ornithol.* 83: 217–246.

Biancucci, L., Martin, T.E., Biancucci, L. & Martin, T.E. 2010. Can selection on nest size from nest predation explain the latitudinal gradient in clutch? *J. Anim. Ecol.* 79: 1086–1092.

Brawn, J.D., Angehr, G., Davros, N., Robinson, W.D., Styrsky, J.N. & Tarwater, C.E. 2011. Sources of variation in the nesting success of understory tropical birds. *J. Avian Biol.* 42: 61–68.

- Browne, M., Turbek, S.P., Pasian, C. & Di Giacomo, A.S. 2021. Low reproductive success of the endangered Iberá Seedeater in its only known breeding site, the Iberá Wetlands, Argentina. *Condor* 123: 1–12.
- Burns, J. 1982. Nests, territories, and reproduction of Sedge Wrens (*Cistothorus platensis*). *Wilson Bull.* 94: 338–349.
- Cardoni D.A., Isacch J.P. & Baladrón, A. 2017. Causes and consequences of nest mass and structure variation in the Bay-capped Wren-spinetail *Spartonoica maluroides*. *Acta Ornithol.* 52: 51–58
- Chiaradia, N.M., Augusto Cardoni, D., Pretelli, M.G. & Isacch, J.P. 2017. Breeding biology of the Wren-like Rushbird (*Phleocryptes melanops*) in the southeast Pampas of Argentina. *Wilson J. Ornithol.* 129: 46–52.
- Codesido, M. & Bilenca, D. 2021. Influencia de la intensidad de pastoreo sobre ensambles de aves en espartillares de la bahía de Samborombon, Argentina. *Hornero* 36: 27–38.
- Colombo, M.A., Jauregui, A., Gonzalez, E. & Segura, L.N. 2021. Nesting biology and nest survival of the Grassland Sparrow (*Ammodramus humeralis*) in grazed grasslands of central-eastern Argentina. *Neotrop. Biodivers.* 7: 67–74.
- Crawford, R.D. 1977. Polygynous breeding of Short-Billed Marsh Wrens. *Am. Ornithol. Union* 94: 359–362.
- Cresswell, W. 1997. Nest predation: the relative effects of nest characteristics, clutch size and parental behaviour. *Anim. Behav.* 53: 93–103.
- Darrah, A.J., Cohen, J.B. & Castelli, P.M. 2018. A Bayesian multinomial logistic exposure model for estimating probabilities of competing sources of nest failure. *Ibis* 160: 23–35.
- Davis, S.K. 2003. Nesting ecology of mixed-grass prairie songbirds in southern Saskatchewan. *Wilson Bull.* 115: 119–130.
- Deeming, C. 2002. Avian incubation: behaviour, environment and evolution. Oxford University Press.
- Di Giacomo, A., Di Giacomo, A. & Rebores, J.C. 2011. Male and female reproductive success in a threatened polygynous species: the Strange-tailed Tyrant, *Alectrurus risora*. *Condor* 113: 619–628.
- Eggers, S., Griesser, M. & Ekman, J. 2005. Predator-induced plasticity in nest visitation rates in the Siberian Jay (*Perisoreus infaustus*). *Behav. Ecol.* 16: 309–315.
- Etterson, M.A., Nagy, L.R. & Robinson, T.R. 2007. Partitioning risk among different causes of nest failure. *Auk* 124: 432.
- Etterson, M.A. & Stanley, T.R. 2008. Incorporating classification uncertainty in competing-risks nest-failure analysis. *Auk* 125: 687–699.
- Fernández, G.J. & Mermoz, M.E. 2000. Effect of predation and cowbird parasitism on the nesting success of two sympatric neotropical Marshbirds. *Wilson Bull.* 112: 354–364.
- Fernández, G.J., Mermoz, M.E., Llambías, P.E. & Manuela Pujol, E. 2007. Life history traits and breeding success of the Scarlet-headed Blackbird (*Amblyramphus holosericeus*) in the Argentinean Pampas. *Ornithol. Neotrop.* 18: 407–419.

- Ghalambor, C.K. & Martin, T.E. 1999. Comparative manipulation of predation risk in incubating birds reveals variability in the plasticity of responses. *Behav. Ecol.* 13: 101–108.
- Grégoire, A., Garnier, S., Dréano, N. & Faivre, B. 2003. Nest predation in Blackbirds (*Turdus merula*) and the influence of nest characteristics. *Ornis Fenn.* 80: 1–10.
- Hall, Z.J., Street, S.E., Auty, S. & Healy, S.D. 2015. The coevolution of building nests on the ground and domed nests in Timaliidae. *Auk*, 132: 584–593.
- Halupka, K. & Greeney, H.F. 2009. The influence of parental behavior on vulnerability to nest predation in tropical thrushes of an Andean cloud forest. *J. Avian Biol.* 40: 658–661.
- Hansell, M. 2000. Bird nests and construction behaviour. Cambridge University Press.
- Herranz, J., Traba, J., Morales, M.B. & Suárez, F. 2004. Nest size and structure variation in two ground nesting passerines, the Skylark *Alauda arvensis* and the Short-toed Lark *Calandrella brachydactyla*. *Ardea* 92: 209–218.
- Jiménez, J., Nuñez-Arjona, J.C., Mougeot, F., Ferreras, P., González, L.M., García-Domínguez, F., Muñoz-Igualada, J., *et al.* 2019. Restoring apex predators can reduce mesopredator abundances. *Biol. Conserv.* 238: 108234.
- Leonard, M.L. & Picman, J. 1987. Nesting mortality and habitat selection by Marsh Wrens. *Auk* 104: 491–495.
- Lima, S.L. 2009. Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 84: 485–513.
- Llambías, P.E., Ferretti, V., Cardoni, D.A. & Maldonado, J.E. 2009. Breeding success and social mating system of the Bay-capped Wren-Spinetail (*Spartonoica maluroides*). *Wilson J. Ornithol.* 121: 803–807.
- Londoño, G.A., Levey, D.J. & Robinson, S.K. 2008. Effects of temperature and food on incubation behaviour of the Northern Mockingbird, *Mimus polyglottos*. *Anim. Behav.* 76: 669–677.
- Martin, T.E. 1993a. Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the dogmas. *Am. Nat.* 141: 897–913.
- Martin, T.E. 1993b. Nest predation and nest sites new perspectives on old patterns. *Bioscience* 43: 522–532.
- Martin, T.E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecol. Monogr.* 65: 101–127.
- Martin, T.E. 1996. Life history evolution in tropical and south temperate birds: what do we really know? *J. Avian Biol.* 27: 263–272.
- Martin, T. E., Boyce, A. J., Fierro-Calderón, K., Mitchell, A. E., Armstad, C. E., Mouton, J. C. & Bin Soudi, E. E. 2017. Enclosed nests may provide greater thermal than nest predation benefits compared with open nests across latitudes. *Funct. Ecol.* 31:1231–1240.

- 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. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1168: 201–217.
- Martin, T.E., Lloyd, P., Bosque, C., Barton, D.C., Biancucci, A.L., Cheng, Y.R. & Ton, R. 2011. Growth rate variation among passerine species in tropical and temperate sites: An antagonistic interaction between parental food provisioning and nest predation risk. *Evolution* 65: 1607–1622.
- Martin, T.E., Martin, P.R., Olson, C.R., Heidinger, B.J. & Fontaine, J.J. 2000. Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science* 287: 1482–1485.
- Martin, T.E., Tobalske, B., Riordan, M.M., Case, S.B. & Dial, K.P. 2018. Age and performance at fledging are a cause and consequence of juvenile mortality between life stages. *Sci. Adv.* 4: 1–9.
- Massoni, V. & Reboveda, J.C. 1998. Costs of brood parasitism and the lack of defenses on the Yellow-winged Blackbird -Shiny Cowbird system. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 42: 273–280.
- Mermoz, M.E., Cruz, A., Chace, J.F. & Reboveda, J.C. 2020. Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis* Gmelin, 1788). In: *Invasive Birds: Global Trends and Impacts* (C. T. Downs & L. A. Hart, eds.), pp. 97–104. CAB International.
- Mermoz, M.E. & Reboveda, J.C. 1998. Nesting success in Brown-and-Yellow Marshbirds: effects of timing, nest site, and brood parasitism. *Auk* 115: 871–878.
- Mezquida, E.T. & Marone, L. 2001. Factors affecting nesting success of a bird assembly in the central Monte Desert, Argentina. *J. Avian Biol.* 32: 287–296.
- Møller, A.P. 1990. Nest predation selects for small nest size in the Blackbird. *Oikos* 57: 237–240.
- Mouton, J. C., & Martin, T. E. 2019. Nest structure affects auditory and visual detectability, but not predation risk, in a tropical songbird community. *Funct. Ecol.* 33: 1973–1981.
- Muchai, M. & Du Plessis, M.A. 2005. Nest predation of grassland bird species increases with parental activity at the nest. *J. Avian Biol.* 36: 110–116.
- Pope, T.L., Conkling, T.J., Smith, K.N., Colón, M.R., Morrison, M.L. & Wilkins, R.N. 2013. Effects of adult behavior and nest-site characteristics on Black-capped Vireo nest survival. *Condor* 115: 155–162.
- Pretelli, M.G. & Isacch, J.P. 2013. Breeding biology of Spectacled Tyrant (*Hymenops perspicillatus*) in the southeastern Pampas region, Argentina. *Wilson J. Ornithol.* 125: 275–279.
- Pretelli, M.G., Isacch, J.P. & Cardoni, D.A. 2015. Effects of fragmentation and landscape matrix on the nesting success of grassland birds in the Pampas grasslands of Argentina. *Ibis* 157: 688–699.
- Ricklefs, R.E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithson. Contr. Zool.* 9: 1–48.
- Ricklefs, R.E. 2000. Lack, Skutch, and Moreau: the early development of life-history thinking. *Condor* 102: 3–8.
- Ritchie, E.G. & Johnson, C.N. 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecol. Lett.* 12: 982–998.

- Robinson, W.D., Robinson, T.R., Robinson, S.K. & Brawn, J.D. 2000. Nesting success of understory forest birds central Panama. *J. Avian Biol.* 31: 151–164.
- Roper, J.J. & Goldstein, R.R. 1997. A test of the Skutch hypothesis: does activity at nest increase nest predation risk? *J. Avian Biol.* 28: 111–116.
- Schaaf, A.A., Vergara-Tabares, D.L., Peralta, G., Díaz, A. & Peluc, S. 2018. Timing of nest predation events during incubation for six passerine species in the austral Chaco. *Emu - Austral Ornithol.* 118: 363–368.
- Schaefer, H.C., Eshiamwata, G.W., Munyekenye, F.B., Griebeler, E.M. & Böhning-Gaese, K. 2005. Nest predation is little affected by parental behaviour and nest site in two African *Sylvia* warblers. *J. Ornithol.* 146: 167–175.
- Skutch, A.F. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91: 430–455.
- Soler, J.J., De Neve, L., Martínez, J.G. & Soler, M. 2001. Nest size affects clutch size and the start of incubation in magpies: an experimental study. *Behav. Ecol.* 12: 301–307.
- Stolzenburg, W. 2006. Where the wild things were. *Conserv. Pract.* 7: 28–34.
- Svagej, W.S., Fernández, G.J. & Mermoz, M.E. 2009. Effects of nest-site characteristics and parental activity on cowbird parasitism and nest predation in Brown-and-yellow Marshbirds. *J. F. Ornithol.* 80: 9–18.
- Tomás, G., Merino, S., Martínez-De La Puente, J., Moreno, J., Morales, J. & Rivero-De Aguilar, J. 2013. Nest size and aromatic plants in the nest as sexually selected female traits in blue tits. *Behav. Ecol.* 24: 926–934.
- Weidinger, K. 2002. Interactive effects of concealment, parental behaviour and predators on the survival of open passerine nests. *J. Anim. Ecol.* 71: 424–437.
- Zanette, L. 2002. What do artificial nests tell us about nest predation? *Biol. Conserv.* 103: 323–329.