



UNCUYO
UNIVERSIDAD
NACIONAL DE CUYO



FACULTAD DE
**CIENCIAS
AGRARIAS**

TESIS DE GRADO PARA OPTAR AL TÍTULO DE INGENIERA EN
RECURSOS NATURALES RENOVABLES

**Evaluación del efecto de variables ambientales y
comportamentales sobre el empollamiento en la Ratona
Aperdizada *Cistothorus platensis* en Uspallata, Mendoza,
Argentina.**



Tesista: Fabiana Cintia Mendoza

Director: Paulo Emilio Llambías

Codirectora: María Milagros Jefferies

Año: 2020

Evaluación del efecto de variables ambientales y comportamentales sobre el
empollamiento en la Ratona Aperdizada *Cistothorus platensis* en Uspallata, Mendoza,
Argentina

Tesista: Fabiana Cintia Mendoza

fabimza73@gmail.com

Director: Paulo Emilio Llambías

pllambias@mendoza-conicet.gob.ar

Codirectora: María Milagros Jefferies

mjefferies@mendoza-conicet.gob.ar

Miembros del comité evaluador:

Eduardo Albrecht

Andrea Astié

Paola Sassi

Ecología del Comportamiento Animal, Instituto Argentino de Investigaciones de Zonas
Áridas (IADIZA). CCT CONICET Mendoza. Av. Ruiz Leal s/n Parque General San Martín.

Mendoza - Argentina. Tel: 54-261-5244050.

CP 5500

RESUMEN

Las temperaturas ambientales extremas comprometen el desarrollo de huevos y pichones. Los pichones de las aves altriciales nacen con movilidad reducida, sin plumas e incapaces de termorregular. En respuesta a temperaturas ambientales extremas, las aves pueden modificar su comportamiento para aumentar la estabilidad térmica del nido, así como seleccionar un sitio de nidificación y construir nidos que contribuyan a amortiguar los extremos de temperatura. La presente tesina tiene dos objetivos generales: primero, describir la ecología del empollamiento de pichones de la Ratona Aperdizada y segundo, evaluar las estrategias utilizadas por los adultos para mitigar los efectos de la temperatura ambiental sobre la estabilidad térmica de los pichones. Durante tres temporadas reproductivas (2015 a 2017), se registró la temperatura ambiental de forma continua con termistores colocados cerca de los sitios de nidificación. Para cuantificar el cuidado parental, se filmaron nidos con pichones durante tres intervalos de edades: tempranos (2-3 días; $n = 172$), intermedios (7-8 días; $n = 141$) y tardíos (10-11 días; $n = 112$). Se analizó la relación entre la temperatura ambiental y las siguientes variables de empollamiento: la atención al nido (tiempo total de empollamiento / tiempo total de video), la duración promedio de la sesión de empollamiento y el número promedio de eventos de empollamiento por hora. Se evaluó cómo las variables de estructura de la vegetación y del nido afectan el comportamiento de empollamiento. Los modelos consideraron también la contribución relativa del macho a la alimentación de los pichones, el día juliano, el año y la edad de los pichones. El comportamiento de empollamiento disminuyó con la edad de los pichones, siendo poco frecuente en pichones tardíos. A bajas temperaturas, las hembras destinaron mayor atención al nido y realizaron un mayor número promedio de eventos de empollamiento por hora en pichones tempranos e intermedios. Cuando la contribución relativa de los machos a la alimentación aumentó, las hembras dedicaron una mayor proporción de tiempo al empollamiento para todas las variables comportamentales consideradas. Las hembras cuyos nidos fueron construidos en plantas con mayor distancia al borde, destinaron más tiempo a empollar que aquellas que anidaron en sitios más expuestos y desprotegidos. A su vez en nidos más voluminosos las hembras realizaron una mayor atención al nido, lo que podría deberse a que nidos de grandes dimensiones estarían asociados con un tamaño de nidada mayor y a su vez con una mayor inversión parental. Los resultados sugieren que las hembras no solo modifican el comportamiento de empollamiento en función de la temperatura ambiental, sino también en función de la contribución relativa de los machos a la alimentación y en función de la edad de los pichones.

PALABRAS CLAVES: biología reproductiva, empollamiento, temperatura ambiental, estructura de la vegetación, estructura del nido, pastizal, *Cistothorus platensis*.

ABSTRACT

Extreme environmental temperatures compromise the development of eggs and nestlings. The nestlings of altricial birds are born with reduced mobility, without feathers and incapable of thermoregulation. In response to extreme environmental temperatures, birds can modify their behavior to increase the thermal stability of the nest, as well as selecting a nesting site and building a nest that helps mitigate extreme temperatures. This research has two objectives: to evaluate the effect of the environmental temperature on the brooding behavior of nestlings of the Sedge Wren *Cistothorus platensis* and to evaluate the behavioral strategies used by adults to mitigate the effect of ambient temperature on the thermal stability of nestlings. During three breeding seasons (2015 to 2017), ambient temperature was recorded continuously with thermistors placed near the nesting sites. To quantify parental care, nests with nestlings were filmed during three age intervals: young (2-3 days old; n = 172), intermediate (7-8 days old; n = 141) and late (10-11 days old; n = 112). The relationship between ambient temperature and the following brooding variables were analyzed: nest attentiveness (total incubation time / total recording time), the average duration of brooding sessions, and the number of brooding bouts per hour. It was assessed how the vegetation structure of the nesting site and the nest structure affected brooding behavior. The models also considered the relative male feeding contribution, julian day, year and nestlings age. Brooding behavior decreased with nestling age, and was rare for late nestlings. At low ambient temperatures, females increased nest attentiveness and the number of brooding bouts per hour for young and intermediate nestlings. Females also increased nest attentiveness with increased male contribution to feeding nestlings for all the behavioral variables considered. Females whose nests were built at closer distances from the edge of substrate plant spent less time brooding than females whose nest were located farther from the edge. Also, females in bigger nests spent more time brooding than females in smaller nests. This could be the consequence of greater parental investment on bigger nests that may contain more nestlings. The results suggest that environmental temperature, male feeding contribution and nestling age affected the brooding behavior.

KEY WORDS: reproductive biology, brooding, environmental temperature, vegetation structure, nest structure, grassland, *Cistothorus platensis*.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a todas las personas que formaron parte de mi camino durante toda la etapa académica y a quienes me ayudaron a concluir esta etapa.

Gracias a mi madre quien siempre me ha dado alas y ha apoyado mis elecciones, por permitirme estudiar y desarrollarme como persona. A mi familia por acompañarme en los buenos y malos momentos.

Gracias a la Facultad de Ciencias Agrarias y a la Universidad Nacional de Cuyo, por haberme dado la oportunidad de crecer a nivel académico y a nivel humano durante estos años. Gracias a mis profesores por su compromiso y por motivar las vocaciones. Gracias a la Universidad pública, gratuita y de calidad por darme la posibilidad de formarme como profesional y a todos los que defienden este derecho.

Gracias a mis amigos y compañeros de la facultad por tantos momentos compartidos.

Agradezco a quienes me ayudaron a concluir esta etapa académica, al grupo de investigación Biología de Aves, por brindarme el espacio y los valiosos datos que son fruto de un intenso trabajo de campo y de laboratorio de mucha gente. Gracias a mi director Paulo por su predisposición, su tiempo y sus sugerencias para lograr un buen trabajo. Agradezco a mi co-directora Mili por su gran paciencia, por guiarme en todo momento, por brindarme sus conocimientos en el campo y en el laboratorio de manera desinteresada, por enseñarme con cariño y respeto, motivando la vocación científica. Gracias a Pau Garrido por sus consejos y hacer amena mi estadía en el laboratorio. Gracias a Silvi por ser mi compañera de pajareadas y compartir este último tramo.

Gracias a Eduardo Albrecht, Andrea Astié y Paola Sassi por aceptar ser mis evaluadores. Gracias por su tiempo, predisposición y sugerencias que sin dudas enriquecieron este trabajo.

En los días, los guía el sol. En la noche, las estrellas.

No pagan pasaje, y viajan sin pasaporte y sin llenar formularios de aduana ni de migración.

Los pájaros, los únicos libres en este mundo habitado por prisioneros, vuelan sin combustible, de polo a polo, por el rumbo que eligen y a la hora que quieren, sin pedir permiso a los gobiernos que se creen dueños del cielo.

Eduardo Galeano, *Los libres* en el libro *El cazador de historias*.

ÍNDICE

1.	INTRODUCCIÓN.....	1
1.1	IMPORTANCIA Y NATURALEZA DEL ESTUDIO.....	1
1.2	ANTECEDENTES.....	2
	La estrategia altricial.....	2
	Ambiente térmico y cuidado parental.....	3
	Ambiente térmico y estructura de la vegetación del sitio de nidificación	4
	Ambiente térmico y estructura del nido	4
2.	HIPÓTESIS	5
3.	PREDICCIONES	6
4.	OBJETIVOS	6
4.1	OBJETIVO GENERAL.....	6
4.2	OBJETIVOS ESPECÍFICOS	6
5.	MATERIALES Y MÉTODOS.....	7
6.	ESPECIE DE ESTUDIO	7
6.1	ÁREA DE ESTUDIO	8
6.2	METODOLOGÍA DE CAMPO	8
	Cuidado parental	8
	Temperatura	10
	Análisis de videos comportamentales y termistores.....	11
	Estructura de la vegetación	11
	Estructura del nido.....	12
6.3	ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	12
	Construcción de modelos de temperatura y empollamiento.....	14
	Construcción de modelos de estructura de la vegetación y estructura del nido	15
	Selección de modelos.....	15
7.	RESULTADOS	16
1.	Atención al nido.....	16
1.a.	Pichones de edad temprana	16
1.b.	Pichones de edad intermedia.....	16
1.c.	Pichones de edad tardía	16
1.d.	Comparación entre estadíos	17
2.	Duración promedio de la sesión de empollamiento	17
2.a.	Pichones de edad temprana	17
2.b.	Pichones de edad intermedia.....	18
2.c.	Pichones de edad tardía	18

2.d. Comparación entre estadios	18
3. Número promedio de eventos de empollamiento por hora	19
3.a. Pichones de edad temprana	19
3.b. Pichones de edad intermedia.....	19
3.c. Pichones de edad tardía	20
3.d. Comparación entre estadios	20
4. Efecto de la estructura de la vegetación sobre el comportamiento de empollamiento	25
4.a. ACP Estructura de la vegetación	25
4.b. Atención al nido	26
4.c. Duración promedio de la sesión de empollamiento	27
4.d. Número promedio de eventos de empollamiento por hora	27
4.e. Comparación del efecto de la estructura de la vegetación sobre el conjunto de variables de empollamiento	27
5. Efecto de la estructura del nido sobre el comportamiento de empollamiento	27
5.a. Atención al nido	27
5.b. Duración promedio de la sesión de empollamiento	28
5.c. Número promedio de eventos de empollamiento por hora	28
5.d. Comparación del efecto de la estructura del nido sobre el conjunto de variables de empollamiento	28
8. DISCUSIÓN.....	31
1. Atención al nido.....	31
Edad de los pichones	31
Temperatura	31
Contribución del macho	32
Variación intra-estacional.....	32
2. Duración promedio de la sesión de empollamiento	33
Edad de los pichones	33
Temperatura	33
Contribución del macho	33
Variación intra-estacional.....	33
1. Número promedio de eventos de empollamiento por hora	33
Edad de los pichones	33
Temperatura	34
Contribución del macho	34
Variación intra-estacional.....	34
2. Estructura de la vegetación y comportamiento de empollamiento	34
3. Estructura del nido y comportamiento de empollamiento	35

9. CONCLUSIONES.....	35
10. BIBLIOGRAFÍA.....	37

1. INTRODUCCIÓN

1.1 IMPORTANCIA Y NATURALEZA DEL ESTUDIO

El estudio de las adaptaciones comportamentales que surgen en respuesta a la presión selectiva del ambiente no solo aporta al conocimiento de la historia natural, sino que además contribuye a la conservación y manejo de fauna silvestre. Ante los cambios globales que acontecen, los estudios de ecología del comportamiento son de suma importancia, ya que permiten predecir cómo será afectado el éxito reproductivo de los individuos ante las nuevas condiciones ambientales (1; 2).

La identificación de las condiciones ambientales que modelan el comportamiento animal y su relación con el éxito reproductivo, fitness y/o supervivencia permite predecir los efectos que el cambio climático tendrá en las poblaciones (3). El clima es uno de los factores de mayor influencia en el éxito reproductivo de las aves (4). Se han documentado ampliamente cambios en el inicio de la reproducción (5), tamaño de puesta e inicio de la incubación (6). Sin embargo, la forma en que los cambios en la temperatura del ambiente afectarán los patrones de cuidado parental sigue siendo un tema de debate. Si bien se han publicado numerosos trabajos sobre los efectos de la temperatura en el comportamiento de incubación de huevos, se ha prestado menor atención a los efectos de variación térmica sobre la inversión parental durante el periodo de pichones (7; 8; 9; 10).

El empollamiento es un comportamiento en el cual un adulto pone en contacto el parche de incubación (zona ventral vascularizada) con el/los pichones para transmitirle/s calor. Es un comportamiento vital para los pichones de especies altriciales, los cuales nacen sin capacidad de termorregulación. Dicha limitación en el control de la temperatura corporal determina que los pichones de las especies altriciales sean vulnerables a condiciones climáticas adversas (11). Ante temperaturas extremas, los adultos incurren en un compromiso entre invertir en su propia supervivencia y en la de la descendencia. Por ejemplo, ante bajas temperaturas, los adultos deben aumentar su tasa de forrajeo para satisfacer su propio incremento metabólico y además deben incrementar el comportamiento de empollamiento para evitar que los pichones mueran por hipotermia (12). Por lo tanto, comprender cómo varía el comportamiento parental en relación con las condiciones climáticas locales ayudará a predecir cómo el cambio climático influirá sobre una etapa clave del ciclo reproductivo de las aves.

En esta tesina, se explorará el comportamiento de empollamiento de un ave especialista de pastizal, la Ratona Aperdizada *Cistothorus platensis*. Esta especie es considerada un excelente objeto de estudio dada su amplia distribución y abundancia (13). Si bien su estado

de conservación es de preocupación menor (14), las especies especialistas de pastizal han sufrido una reducción importante en su distribución y abundancia en las últimas décadas.

Los pastizales son uno de los ecosistemas que han sufrido mayor transformación antrópica en los últimos años (15). A pesar de encontrarse amenazados, presentan un bajo nivel de protección (16). Para poder predecir las respuestas poblacionales frente al disturbio antrópico y al cambio climático es necesario comprender el comportamiento reproductivo y la plasticidad comportamental de las especies que lo habitan. Sin embargo, el conocimiento de la biología reproductiva de las aves especialistas de pastizal en América del Sur es escaso (17). El conocimiento generado por esta tesina aportará información básica para predecir si la Ratona Aperdizada podrá responder plásticamente a las condiciones de cambio climático y degradación ambiental, y a su vez, a orientar la toma de decisiones de manejo.

1.2 ANTECEDENTES

La estrategia altricial

Los pichones de aves altriciales eclosionan con poco o nada de plumaje, ojos cerrados, escasa actividad motora e incapacidad de regular la temperatura corporal (18). Durante los primeros días de edad, los adultos empollan los pichones transfiriendo calor mediante el contacto con el parche de incubación (19). Se ha propuesto que la limitada capacidad de producción de calor de los pichones altriciales durante los primeros días de desarrollo es una estrategia que les permite invertir los recursos energéticos en su crecimiento corporal y transferir el gasto de su estabilidad térmica a los adultos que los empollan (20). Sin embargo, es más importante alcanzar la endotermia efectiva que completar el crecimiento corporal, ya que esto último puede ser compensado mediante la alimentación fuera del nido durante el estadio de volantones (20).

En las aves altriciales, los pichones deben ser empollados hasta que desarrollen su capacidad de termorregulación. En las aves de percha (Orden Passeriformes), los pichones comienzan a termorregular entre los 8-10 días de edad (21). A medida que los pichones crecen, el tiempo que los adultos dedican al empollamiento disminuye gradualmente conforme aumenta su capacidad de termorregular (22). El comportamiento de empollamiento también se ve afectado por el número de pichones en el nido. Por ejemplo, en algunas aves, las hembras invierten menos tiempo empollando cuando tienen nidadas de mayor tamaño, ya que la mayor cantidad de pichones en el nido contribuye a una menor pérdida de calor *per cápita* (23). Asimismo, ante el enfriamiento experimental de nidos, la endotermia se desarrolla más temprano en nidadas con menor número de pichones que en nidadas de mayor número en el Herrerillo Común *Cyanistes caeruleus* (24).

Ambiente térmico y cuidado parental

La temperatura ambiental influye en las características fenotípicas, en el desarrollo y la probabilidad de supervivencia de los pichones (25). Para garantizar la supervivencia de su progenie, los adultos deberían modificar el cuidado parental en respuesta a cambios ambientales.

Durante condiciones ambientales extremas (temperaturas muy altas o muy bajas), los adultos de algunas especies emplean dos estrategias para mantener una temperatura constante del nido. Por un lado, la estrategia de empollamiento intermitente, en donde las aves realizan un mayor número promedio de eventos de empollamiento, pero la duración promedio de la sesión es breve. Esto, le permite al adulto abandonar el nido para forrajear poco tiempo pero repetidas veces. Por otro lado, la estrategia de empollamiento continuo, en donde los adultos realizan un menor número promedio de eventos de empollamiento, pero con una duración promedio de la sesión más prolongada. En esta estrategia, tanto la duración de la sesión de empollamiento como el tiempo del receso para forrajear son más prolongados (3). Es importante aclarar que el tiempo total de empollamiento (suma de las sesiones de empollamiento) puede no diferir entre la estrategia de empollamiento intermitente ó continuo, ya que muchas sesiones cortas de empollamiento pueden ser equivalentes a pocas sesiones largas. La diferencia entre estrategias radica en el efecto que pueda tener cada receso sobre el desarrollo de los pichones. Esto dependerá de la temperatura ambiental (cálidas vs. frías).

En un experimento donde se calentaron los nidos de Carbonero Común *Parus major*, las hembras redujeron un 15 % la tasa de empollamiento respecto a los nidos control durante los primeros cuatro días de los pichones. El sobrecalentamiento afectó negativamente el desarrollo de los pichones, debido a que los pichones tuvieron que destinar la energía a disipar el calor excesivo en lugar de destinarla al crecimiento (26). Esto sugiere que, ambientes con temperaturas altas determinan que los pichones deban distribuir energía a disipar el calor excesivo, en lugar de destinarla al desarrollo corporal.

En ambientes con bajas temperaturas, las hembras deben decidir entre invertir en actividades de mantenimiento propio (ej. forrajeo) ó en el cuidado de los pichones (27), evitando que los pichones se enfríen y retrasen su tasa de crecimiento. Cuando las temperaturas ambientales disminuyen, las hembras de Reinita Azulada *Setophaga caerulescens* tienen recesos de forrajeo más extensos e incrementan el tiempo fuera de sus nidos (27). Resultados opuestos se encontraron en Suirirí Boreal *Tyrannus tyrannus* donde las hembras incrementan el tiempo invertido en empollamiento conforme las temperaturas ambientales disminuyen (28). En consecuencia, las hembras que pasan más tiempo fuera

de los nidos tienen volantones con menor masa que aquellas que destinan más tiempo a la transmisión de calor a los pichones.

El cuidado biparental (ambos miembros de la pareja contribuyen en el cuidado de huevos y pichones) es predominante en especies socialmente monógamas (29). En aproximadamente 37% de las especies de aves, el macho no desarrolla parche de incubación y por consiguiente no puede incubar huevos y empollar pichones (30). En dichas especies, los machos contribuyen en el cuidado parental alimentando directamente a los pichones ó indirectamente realizando aportes de alimento a las hembras. El aporte de alimento a las hembras podría permitir que las mismas permanezcan más tiempo en el nido empollando (31). Esto reduciría el tiempo de exposición de los pichones a temperaturas adversas durante las sesiones de receso (32). En un experimento donde se removieron los machos de Junco de Ojos Negros *Junco hyemalis*, las hembras experimentales redujeron el tiempo de empollamiento para aumentar la tasa de entrega de alimento a los pichones y así compensar la falta de cuidado paterno (33). Entonces, la falta o reducción en el cuidado paterno, afectaría no solo la probabilidad de supervivencia y calidad de la descendencia sino también la inversión materna (34).

Ambiente térmico y estructura de la vegetación del sitio de nidificación

Las temperaturas ambientales fluctúan a lo largo de la temporada reproductiva en zonas templadas. En respuesta a esas fluctuaciones, los adultos podrían aumentar la estabilidad térmica del nido al seleccionar sitios de nidificación con vegetación más densa y por lo tanto, más aislante. Una mayor cobertura vegetal podría proteger al nido del enfriamiento por el viento o la pérdida de calor por la irradiación (35; 36; 37). En un estudio realizado en el Chingolo Coliblanco *Pooecetes gramineus* y la Alondra Cornuda *Eremophila alpestris* se encontró que la altura del nido y la cobertura vegetal fueron importantes para mantener estable la temperatura del nido (36). De acuerdo con esto, la Gaviota Sombría *Larus fuscus* prefiere nidificar en sitios con vegetación alta, la cual tiene un efecto positivo sobre el crecimiento de los pichones (38). Por este motivo, anidar en sitios más protegidos por la cobertura vegetal podría facilitar una menor inversión de empollamiento para mantener la estabilidad térmica del nido (27).

Ambiente térmico y estructura del nido

En respuesta a las fluctuaciones de temperatura ambiental, los adultos podrían ajustar la composición y arquitectura del nido para aumentar su estabilidad térmica (39) lo que a su vez podría repercutir sobre la inversión parental y la performance reproductiva (40). Es probable que las arquitecturas que logran un mejor aislamiento térmico requieran una mayor inversión parental, lo cual podría traducirse en un aumento del éxito reproductivo (41). El aislamiento térmico del nido, estaría favorecido principalmente por el tamaño, densidad y

material de construcción. En la Golondrina Bicolor *Tachycineta bicolor* aquellas hembras que construyen nidos más grandes (más voluminosos y con mayor profundidad) tienen mayor éxito de eclosión en comparación con hembras que construyen nidos más pequeños (42). El tamaño del nido se encuentra relacionado positivamente con el tamaño de la nidada, lo cual afecta la estabilidad térmica del nido. Nidos más grandes, relacionados con nidadas de mayor tamaño, reducirían la inversión materna en incubación y empollamiento (43). De acuerdo con esto, las dimensiones del nido del Carbonero Común *Parus major* están positivamente relacionadas con el desempeño reproductivo en general (44). La estructura del nido del Mito *Aegithalos caudatus* se ajusta a las condiciones ambientales prevalentes; aquellos nidos de menor volumen y que tienen una mayor masa de plumas, presentan un mayor aislamiento térmico que aquellos nidos de mayor tamaño, pero con menor masa de plumas (45). En otras especies como el Carbonero Palustre *Parus palustris* no se encontró relación entre el desempeño reproductivo y el tamaño de cavidad utilizada para nidificar (46). En este contexto, entonces el nido podría o no brindar propiedades de aislamiento térmico para algunas especies.

2. HIPÓTESIS

1. La atención al nido, la duración promedio de la sesión de empollamiento y el número promedio de eventos de empollamiento por hora de la Ratona Aperdizada, son afectados por la edad de los pichones.
2. La temperatura ambiental afecta la atención al nido, la duración promedio de la sesión de empollamiento y el número promedio de eventos de empollamiento por hora de la Ratona Aperdizada.
3. La contribución relativa del macho a la alimentación de los pichones afecta la atención al nido, la duración promedio de la sesión de empollamiento y el número promedio de eventos de empollamiento por hora de la Ratona Aperdizada.
4. La vegetación de los sitios de nidificación, dado los beneficios térmicos asociados, repercute sobre la atención al nido, la duración promedio de la sesión de empollamiento y el número promedio de eventos de empollamiento por hora de la Ratona Aperdizada.
5. Las dimensiones del nido, dada la estabilidad térmica asociada, repercuten sobre la atención al nido, la duración promedio de la sesión de empollamiento y el número promedio de eventos de empollamiento por hora de la Ratona Aperdizada.

3. PREDICCIONES

1. Se espera que las hembras reduzcan la atención al nido, la duración promedio de la sesión de empollamiento y el número promedio de eventos de empollamiento por hora conforme los pichones incrementen su edad.
2. Se espera que las hembras reduzcan la atención al nido, la duración promedio de la sesión de empollamiento y el número promedio de eventos de empollamiento por hora conforme las temperaturas aumenten e incrementen estas variables cuando las temperaturas disminuyan, garantizando un ambiente térmico estable para los pichones.
3. Se espera que las hembras incrementen la atención al nido, la duración promedio de la sesión de empollamiento y disminuyan el número promedio de eventos de empollamiento por hora conforme los machos realicen una mayor contribución relativa a la alimentación de los pichones. Cuando la contribución del macho disminuya se espera que las hembras reduzcan la atención al nido, la duración promedio de la sesión de empollamiento e incrementen el número promedio de eventos de empollamiento por hora.
4. Se espera que las hembras que nidifiquen en sitios con mayor cobertura vegetal puedan disminuir la atención al nido, la duración promedio de la sesión de empollamiento y el número promedio de eventos de empollamiento por hora conforme las temperaturas ambientales disminuyan.
5. Se espera que las hembras asociadas a nidos de mayores dimensiones puedan reducir la atención al nido, la duración promedio de la sesión de empollamiento y el número promedio de eventos de empollamiento por hora conforme las temperaturas ambientales disminuyan.

4. OBJETIVOS

4.1 OBJETIVO GENERAL

La presente tesina tiene dos objetivos generales: primero, describir la ecología del empollamiento de pichones de la Ratona Aperdizada y segundo, evaluar las estrategias utilizadas por los adultos para mitigar los efectos de la temperatura ambiental sobre la estabilidad térmica de los pichones.

4.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Describir cómo las variables asociadas al comportamiento de empollamiento fluctúan de acuerdo a la edad de los pichones.
- Analizar el efecto de la variación de la temperatura ambiental sobre el comportamiento de empollamiento.

- Analizar el efecto de la contribución relativa del macho a la alimentación de los pichones sobre el comportamiento de empollamiento de las hembras.
- Analizar el efecto de la estructura de la vegetación del sitio nidificación sobre el comportamiento de empollamiento.
- Analizar el efecto de la estructura del nido sobre el comportamiento de empollamiento.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

6. ESPECIE DE ESTUDIO

La Ratona Aperdizada es un passeriforme (familia Troglodytidae) insectívoro de porte pequeño (10 g) que habita en pastizales y humedales desde el sur de Tierra del Fuego hasta Venezuela (fig. 1) (47).

Las poblaciones de Ratona Aperdizada son predominantemente residentes y en el sur templado se reproducen entre octubre y febrero (48), pueden criar al menos dos nidadas durante la misma temporada reproductiva (49). Construyen un nido elaborado de forma esférica u ovoide, conformando un domo. En la construcción emplean tallos y hojas de pastos para la arquitectura externa, mientras que revisten el interior de fibras finas, vegetales suaves y plumas. El tamaño de puesta promedio es de 4,75 huevos (rango: 2–6 huevos), con un periodo de incubación promedio 14,60 días (rango: 14 – 18 días) (49; 50) y periodo de pichones promedio 15,79 días (rango: 12 – 19 días) (13).

Los machos cantan y defienden el territorio donde ambos sexos forrajean y se reproducen. Únicamente las hembras desarrollan un parche de incubación mediante el cual transmiten calor para incubar los huevos y empollar pichones (51; 52). Ambos adultos alimentan a los pichones y volantones en proporciones relativamente similares (13; 48).



Figura 1. Mapa de distribución de Cistothorus platensis. Fuente: Cornell Lab of Ornithology. In Neotropical Birds online.

6.1 ÁREA DE ESTUDIO

El sitio de estudio se encuentra ubicado en el valle de Uspallata, (32°38'0S, 69°22'0W, 1800 m.s.n.m.) en el departamento de Las Heras, provincia de Mendoza, Argentina. En esta zona, la Ratona Aperdizada habita en pastizales de Cortaderas *Cortaderia selloana* sobre las márgenes del Arroyo Uspallata y el Río Mendoza (fig. 2). Aunque la precipitación media anual es baja (100 mm), los pastizales y pequeñas ciénagas son irrigadas por los arroyos Uspallata y San Alberto y forman un corredor fértil que se extiende sobre las márgenes del Río Mendoza (53). En el área de estudio, se observan varias especies de aves asociadas con pastizales húmedos (ej. Tachurí Siete Colores; *Tachuris rubigastra*, Pico de Plata; *Hymenops perspicillatus*, Junquero; *Phleocryptes melanops*). La variación estacional es pronunciada, con temperaturas medias anuales de ~ 4,6 °C en julio y de ~ 17,1 °C en enero respectivamente. Durante el invierno austral la temperatura mínima media es de -2 °C ocurriendo ocasionales caídas de nieve; mientras que en el verano austral la temperatura máxima anual media es de 25 °C (53).



Figura 1. Cortaderas sobre los márgenes del Arroyo Uspallata, en el sitio de estudio. Autor: Jefferies M. Milagros, 2018.

6.2 METODOLOGÍA DE CAMPO

Cuidado parental

Durante tres temporadas reproductivas (Octubre - Febrero de 2015 a 2017) se llevó a cabo un intensivo trabajo de campo, búsqueda y monitoreo de nidos en 172 territorios (45-83 territorios por año). El número de territorios varió entre años debido a su destrucción por quema del pastizal y desborde del río. Se buscaron los nidos mediante claves comportamentales (ej. viajes de los adultos al nido con material de construcción, viajes de la hembra para incubar o viajes con alimento para los pichones) y sistemáticas (inspección



Figura 2. Adulto de Ratona Aperdizada con anillos de colores.

visual de cortaderas). Se capturó con redes de niebla a ambos miembros de la pareja, y luego se anillaron con una combinación única de tres anillos de colores y uno de aluminio (fig. 3).

Los nidos se revisaron durante su construcción cada 2-3 días. Luego diariamente, de manera de registrar la fecha exacta de la puesta de huevos y de la eclosión de pichones. Se consideró día cero a la fecha en que la mitad o más de la mitad de los pichones eclosionaron. La fecha de abandono del nido, se consideró cuando todos pichones abandonaron el nido. Se midió el tamaño de puesta (i.e. número de huevos puestos) introduciendo dos dedos dentro del nido durante

la puesta e incubación. Se determinó el tamaño de la nidada (i.e. número de pichones que eclosionaron) sacando los pichones del nido al nacer (día 0 hasta el día 2). Además, se contó el número de pichones en el nido cada vez que se colocaron las cámaras filmadoras.

Para evaluar y cuantificar el cuidado parental durante el periodo de empollamiento los nidos se filmaron en tres momentos del desarrollo de los pichones: a los 2-3, 7-8 y 11-12 días de edad los cuales se asociaron con la categoría de pichones tempranos, intermedios y tardíos, respectivamente (fig. 4a, 4b y 4c).

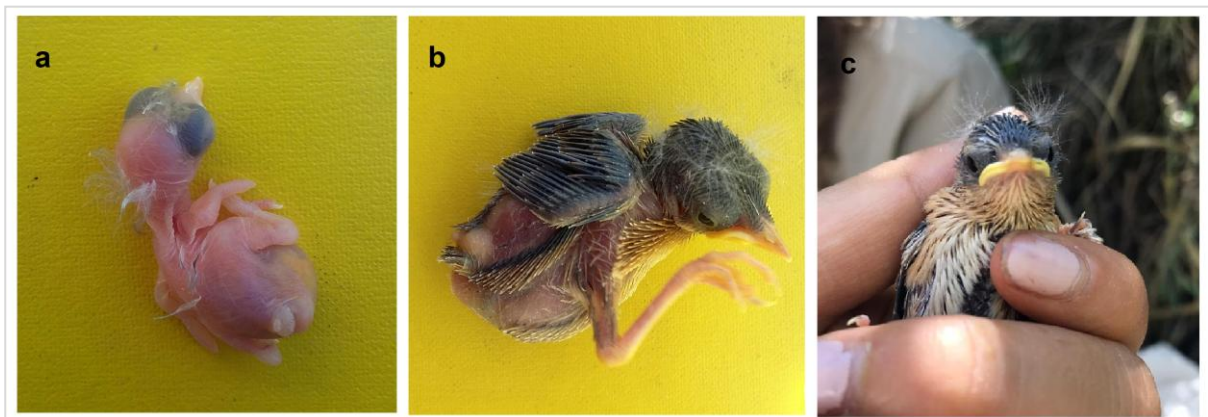


Figura 4. Pichones de Ratona Aperdizada en etapa de desarrollo (a) temprana, (b) intermedia y (c) tardía. Autores: Paulo E. Lambías y Kay Garlick-Ott.

Las filmaciones fueron realizadas durante las primeras horas del amanecer hasta pasado el mediodía (6:00 a.m. - 01:00 p.m.). Las mismas se realizaron con micro-cámaras (Mini 550) conectadas a un mini DVR portátil (PV500 LITE) colocadas a 15 - 20 cm del nido, camufladas con restos de vegetación del lugar (fig. 5).

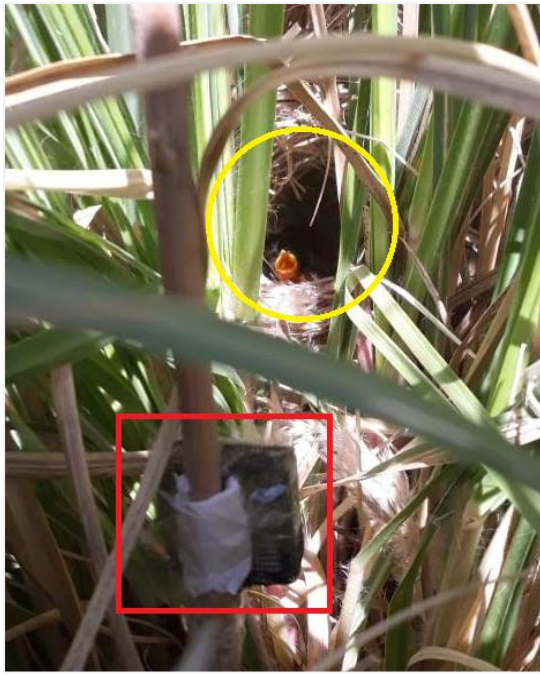


Figura 5. Microcámara instalada en la entrada del nido, su ubicación se indica con el recuadro rojo y el círculo amarillo marca la entrada del nido donde se observa un pichón pidiendo comida.

Temperatura

Para registrar la temperatura ambiental se colocaron 3 termistores marca HOBO® (Modelo: UA-002-64) en total en el sitio de estudio durante toda la temporada reproductiva (desde octubre hasta febrero). Los termistores fueron programados para tomar datos cada un minuto, se ubicaron en sitios sombreados y próximos a los territorios, siendo 2,70 km la distancia

máxima entre un nido y el termistor (fig. 6).

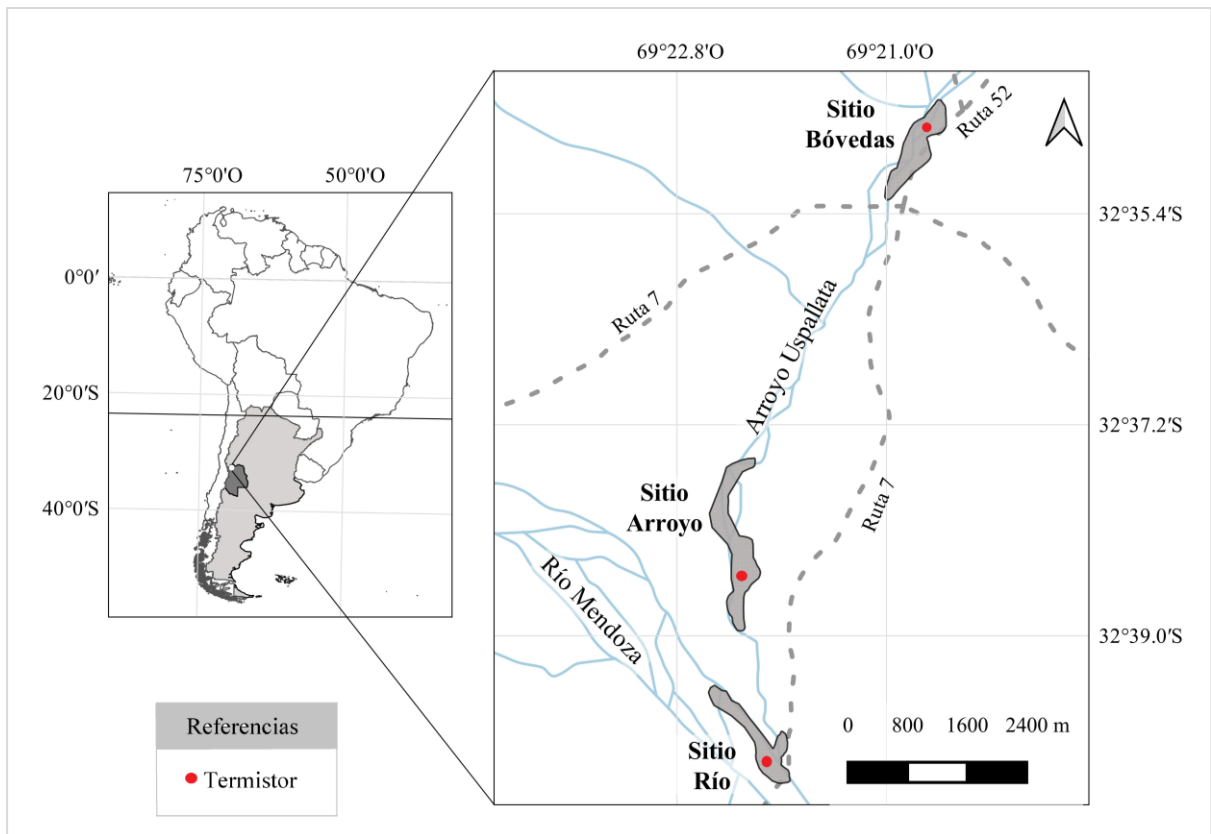


Figura 6. Mapa de ubicación de los termistores en el sitio de estudio. Autor: Jefferies M. Milagros, 2020.

Análisis de videos comportamentales y termistores

Para cada video comportamental, se registró el horario de iniciación y finalización del video y se cuantificaron las visitas de los adultos al nido. Para cada visita, se registró el sexo, el horario de la entrada y el horario de la salida del nido de los adultos (en hora, minutos y segundos). Se asumió que la hembra realizó un evento de empollamiento cuando permaneció en el nido de forma continua por al menos 60 segundos. Se calculó la temperatura media para cada sesión de filmación de cuidado parental a partir de las temperaturas registradas por el termistor más cercano al nido.

Se cuantificó el comportamiento de empollamiento a partir de las siguientes variables: 1) atención al nido (suma del tiempo de las sesiones de empollamiento / tiempo total de video); 2) duración promedio de la sesión de empollamiento medida en minutos; 3) número promedio de eventos de empollamiento por hora; 4) número de viajes con alimento del macho y de la hembra por hora y 5) la contribución relativa del macho a la alimentación de los pichones (número de viajes del macho con alimento / número total de viajes con alimento de ambos adultos).

En el presente análisis solo se consideraron videos donde se determinó 1) la temperatura ambiental, 2) la identidad de los adultos, 3) la edad y el número de pichones y 4) que la hembra participó en la alimentación de los pichones.

Estructura de la vegetación

Se consideró la cobertura vegetal como una medida indirecta del aislamiento térmico del nido (mayor cobertura vegetal implicaría mayor aislamiento térmico). Para evaluar los efectos de la cobertura vegetal del nido sobre el comportamiento de empollamiento, se midió la estructura de la vegetación en los sitios de nidificación durante la temporada 2017 (n=39). La estructura de la vegetación se cuantificó considerando: 1) la altura máxima de la vegetación substrato (se midió a una distancia horizontal de 50 cm respecto del nido, empleando un poste con escala métrica); 2) altura efectiva de la vegetación substrato (altura desde el suelo hasta el punto donde la vegetación substrato cubre al nido de manera efectiva, fue medida con un poste con escala métrica colocado a una distancia horizontal de 50 cm respecto del nido); 3) altura del nido (altura desde el suelo hasta la base del nido); 4) densidad de la vegetación (número de cuadrados negros que se pueden observar sin estar cubiertos por la vegetación al introducir horizontalmente una cinta métrica de 50 cm de largo, marcada a intervalos de 1 cm formando una trama de cuadrados negros y blancos. Esta trama permite el contraste de los cuadrados, operativamente se cuentan como máximo 25 cuadrados negros. Luego se calcula el complemento de la variable para facilitar su interpretación, para ello se resta a 50 el número de cuadrados negros contados); 5) cobertura vegetal del nido (número de triángulos negros que pueden verse sin estar

cubiertos por vegetación, al remplazar el nido por una pelota de 16 cm de diámetro, marcada con 8 triángulos negros en total (de 2 cm de base y 8 cm de altura) separados entre sí respecto al eje central de la pelota. Luego se calcula el complemento de la variable para facilitar su interpretación, para ello se resta a 16 el número de triángulos negros contados); 6) distancia del nido respecto al borde externo de la planta y 7) distancia del nido respecto al centro de la planta. Las variables 1), 2), 4) y 5) fueron medidas en los cuadrantes N, S, E y O con el nido como centro, luego se promediaron para obtener un único valor medio por cada variable.

Estructura del nido

Se consideró el tamaño del nido como una medida indirecta del aislamiento térmico (mayor tamaño implicaría mayor aislamiento térmico). Para evaluar el efecto de las dimensiones del nido sobre el comportamiento de empollamiento se midió la profundidad y diámetro del nido durante las temporadas 2015 y 2017 (n = 42) (fig. 7). Las medidas de profundidad y de diámetro del nido fueron tomadas con una regla milimétrica. Dichas variables permitieron calcular el volumen del nido. 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 diámetro del nido (43).

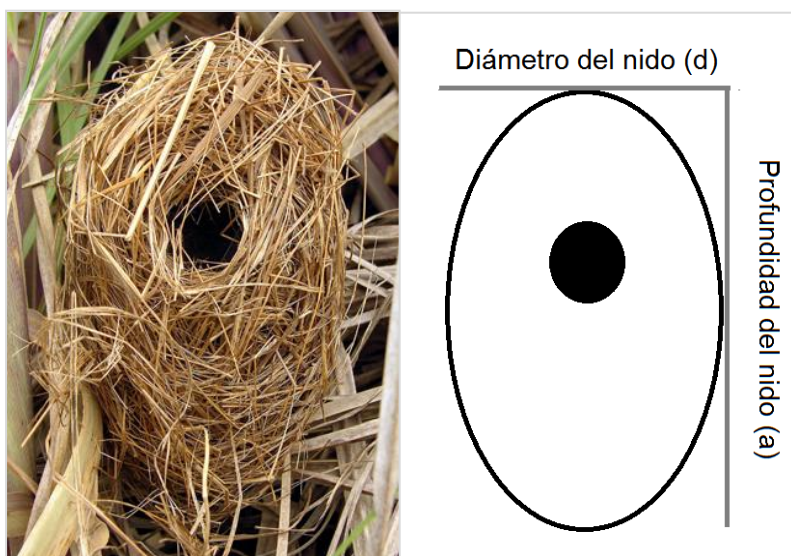


Figura 7. Estructura del nido domo de Ratona Aperdizada y esquema del nido con las medidas tomadas a campo. Autor de la foto: De la Peña, Martín.

Las medidas de estructura de vegetación y del nido fueron tomadas aproximadamente 40 (\pm 7) días después de que inició la construcción del nido de manera de reducir la perturbación en los sitios de nidificación.

6.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

El análisis de datos se realizó con el programa estadístico R Core Team 2019, versión 3.5.1 (54). Se realizaron modelos lineales generalizados mixtos mediante la función *glmer* del paquete *lme4* (55). Los supuestos de homocedasticidad, normalidad e independencia fueron verificados visualmente mediante los gráficos de residuos en función de los efectos fijos.

Además, cuando fue necesario se realizaron pruebas *post hoc* de Tukey ($\alpha = 0,05$) para evaluar diferencias significativas entre categoría de edad de pichones y entre años.

Estudios previos han documentado que incrementos de la temperatura ambiental durante el periodo reproductivo se encuentran asociados con el inicio prematuro de la reproducción, el número y el tamaño de huevos que las aves ponen (7; 56). Por ello, se realizó una regresión lineal para estudiar la variación de la temperatura ambiental promedio con el avance de la temporada reproductiva (día juliano, es el número de días transcurridos teniendo como referencia la puesta del primer huevo de la temporada reproductiva) y entre los años de estudio. Estos resultados indican que el 2015 fue un año en promedio más cálido ($16,76 \pm 2,33$ °C) respecto a las temporadas reproductivas 2016 ($14,99 \pm 2,88$ °C) y 2017 ($14,07 \pm 2,33$ °C) (comparaciones *post-hoc* de Tukey 2015-2016, $z = - 5,26$ y $p = < 0,001$; 2015-2017, $z = - 9,23$ y $p = < 0,001$). A su vez, el año 2017 fue el más frío (2016-2017, Test de Tukey, $z = - 3,09$ y $p = < 0,006$), mientras que el año 2016 tuvo una temperatura promedio intermedia respecto a 2015 y 2017. La temperatura ambiental promedio fue explicada por el efecto cuadrático del día juliano ($w_i = 0,99$), tanto a principio como a fines de temporada las temperaturas promedio fueron más bajas respecto a los registros de mitad de la temporada, excepto en el 2017 donde se evidenció un aumento de temperatura a fines de la temporada (fig. 8).

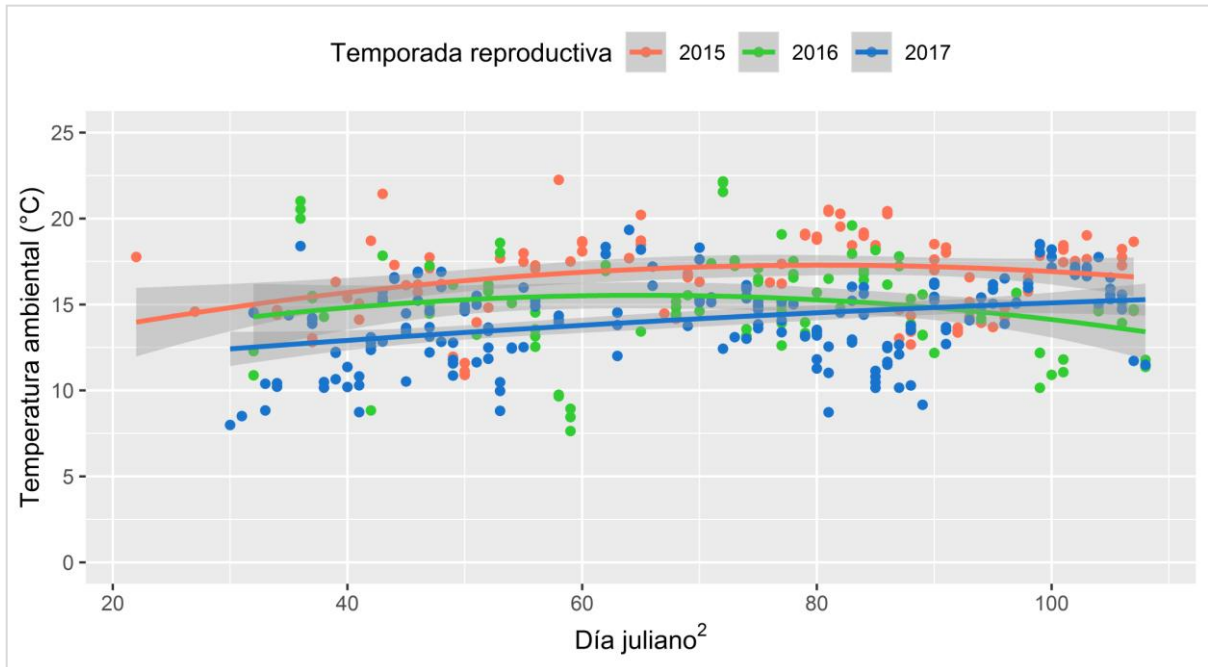


Figura 8. Variación de la temperatura ambiental promedio registradas durante las sesiones de filmación, en las temporadas 2015 - 2017 y a lo largo de la temporada reproductiva (día juliano).

Construcción de modelos de temperatura y empollamiento

Para evaluar el efecto de la temperatura ambiental sobre el comportamiento de empollamiento de la Ratona Aperdizada, se realizaron conjuntos de modelos lineales generalizados mixtos por cada una de las variables comportamentales y para cada categoría de edad de pichones: tempranos, intermedios y tardíos. El detalle de la construcción de modelos es explicado en la tabla 1.

Tabla 1. Construcción de modelos lineales generalizados mixtos para cada variable de comportamiento de empollamiento de la Ratona Aperdizada. Estos modelos se realizaron para cada categoría de edad de pichones.

Variable respuesta	Variables explicativas	Distribución	Comentario
1. Atención al nido	. Temperatura	1. Binomial	1. proporción de tiempo que la hembra permanece en el nido respecto al total del tiempo filmado.
2. Duración promedio de la sesión de empollamiento	. Temperatura ²	(logit)	
	. Contribución relativa del macho a la alimentación	2. Normal	
3. Número promedio de eventos de empollamiento por hora	. Día juliano	3. Normal	2 y 3. solo se consideraron aquellos nidos donde la hembra realizó al menos un evento de empollamiento
	. Año		

²: efecto cuadrático

En base a los análisis exploratorios previos, se incorporaron distintas variables en los modelos para corregir el efecto de otras fuentes de variación asociadas al comportamiento de empollamiento que pueden confundir el efecto neto de la temperatura ambiental. Por ello, se incorporaron en todos los modelos las siguientes variables explicativas: 1) la contribución relativa del macho a la alimentación de los pichones, dado que condiciona la inversión materna (57), 2) día juliano, para estandarizar el inicio de temporada y corregir la variación fenológica de variables no medidas como disponibilidad de recursos alimenticios, inversión parental, que repercuten sobre el comportamiento de empollamiento y que varían a lo largo de la temporada y 3) año, para contemplar la variación interanual de las temperaturas.

A su vez, todos los modelos realizados incluyeron efectos aleatorios. La inclusión de efectos aleatorios proporciona un medio para lidiar con la no independencia de los datos (58). Por ejemplo, individuos que se reproducen varias veces en un año y entre años o cuando los niveles de una variable explicativa categórica no son informativos o interesantes en sí mismos, pero aportan heterogeneidad (59). Es por esto que en todos los modelos se consideró la identidad de la pareja y el número de pichones en el nido como efectos aleatorios al intercepto. Considerar la identidad de la pareja, es fundamental para corregir la

dependencia entre datos proveniente de parejas repetidas. En la población de estudio algunas parejas tuvieron varios intentos reproductivos tanto en la misma temporada como entre años. El número de pichones fue incorporado como efecto aleatorio, ya que, si bien la cantidad de cuidado parental provista por los padres es afectada por el tamaño de la nidada, esta variación no es de interés focal en este estudio, pero es necesario modelar esa fuente de varianza conocida.

Construcción de modelos de estructura de la vegetación y estructura del nido

Para caracterizar la estructura de la vegetación del sitio de nidificación se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) utilizando el programa estadístico InfoStat (60). Se evaluó el grado de correlación entre variables de vegetación y del nido, para evitar problemas de ajuste de los modelos debido a la colinealidad entre variables explicativas. Se redujo la multidimensionalidad del conjunto de variables de la vegetación para identificar las variables más influyentes, esto es, aquellas que incluyeron la mayor proporción de varianza para los primeros tres componentes principales.

Para evaluar el efecto de la estructura de la vegetación y la estructura del nido sobre el comportamiento de empollamiento de la Ratona Aperdizada, se creó un conjunto de modelos lineales generalizados mixtos por cada una de las variables de la vegetación y del nido por separado en interacción con la temperatura ambiental. Se comparó el conjunto de modelos para cada variable de empollamiento. Las variables de comportamiento de empollamiento se incluyeron como variables respuesta con la misma distribución que en la tabla 1. Los modelos únicamente fueron planteados para pichones tempranos, ya que fue el estadio donde las hembras dedicaron mayor tiempo al empollamiento debido al incipiente desarrollo de la capacidad de termorregulación de los pichones.

Selección de modelos

Para todos los análisis, se evaluó el ajuste del mejor modelo, utilizando el criterio de información de Akaike ajustado para tamaños de muestra pequeños (AICc) y comparando los pesos (w_i) de cada modelo a través de la función *dredge* o *model.sel* del paquete MuMin (61). Luego se seleccionó el modelo mejor clasificado teniendo en cuenta el nivel de incerteza en función del peso del modelo w_i . Si $w_i > 0,9$ se lo consideró el mejor modelo. Pero, si $w_i < 0,9$ se seleccionó un grupo de modelos cuyo w_i acumulado sea $\leq 0,90$ y se realizó un promediado de modelos entre el conjunto de los mejores modelos seleccionados mediante la función *model.avg* del paquete MuMin. 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%. Solo se reportaron los 10 mejores modelos del grupo de modelos seleccionados, cuando los modelos seleccionados excedieron esta cantidad. Todas las variables explicativas fueron centradas y

estandarizadas (media = 0, desviación estándar = 1) para optimizar las iteraciones de los modelos.

7. RESULTADOS

Se registraron 1915 horas de grabación a partir de 420 sesiones de filmación, cada sesión con una duración promedio de 4,56 h (rango = 2,29 - 6,64 h).

1. Atención al nido

1.a. Pichones de edad temprana

La atención al nido fue explicada por el efecto cuadrático de la temperatura, la contribución relativa de los machos a la alimentación, el día juliano y el año ($w_i = 1$, tabla 3). El efecto cuadrático de la temperatura sobre la atención al nido explica una disminución atenuada del empollamiento a medida que la temperatura asciende. A su vez, a mayor contribución relativa de los machos a la alimentación de los pichones, las hembras destinaron mayor tiempo de atención al nido para empollar a los pichones. El tiempo destinado al empollamiento de pichones aumentó conforme avanzó el día juliano. La atención al nido promedio fue mayor en el año 2017, intermedia para 2016 y menor para 2015, esto se corresponde con la variación de temperatura promedio entre años.

1.b. Pichones de edad intermedia

La atención al nido fue explicada por el efecto lineal de la temperatura, la contribución relativa de los machos, el día juliano y el año ($w_i = 0,803$, tabla 3). A medida que la temperatura ascendió se observó una disminución en la atención al nido. Por otro lado, el avance en la temporada reproductiva y una mayor contribución relativa de los machos permitieron que las hembras dedicaran mayor tiempo de atención al nido. Los coeficientes para la variable año incluyeron al cero en su intervalo de confianza del 95%. Por ello, el efecto del año si bien tiene algún efecto para pichones de edad intermedia, dejó de ser determinante en la atención al nido de las hembras.

1.c. Pichones de edad tardía

El nivel de incerteza del mejor modelo fue alto ($w_i = 0,37$; tabla 3), por ello se realizó promediado de modelos. Los coeficientes promediados del modelo y los intervalos de confianza del 95% indicaron que, a mayor contribución relativa de los machos en la alimentación, las hembras destinaron menor tiempo para atender el nido. El año tuvo cierto grado de efecto sobre la atención al nido, siendo en particular el año 2016 un año donde la atención al nido fue mayor. Los efectos de la temperatura y del día juliano sobre el tiempo de atención al nido de las hembras no fueron relevantes dado que ambas variables incluyeron al cero en sus intervalos de confianza del 95%.

1.d. Comparación entre estadíos

El tiempo neto que las hembras permanecieron en el nido disminuyó significativamente con el crecimiento de los pichones (tabla 2). La variación de la temperatura ambiental promedio tuvo un efecto significativo para pichones de edad temprana e intermedia (fig. 9a), no así para pichones tardíos. La contribución relativa de los machos en la alimentación fue la variable más relevante, tuvo una relación directamente proporcional en pichones tempranos e intermedios (fig. 9b). Sin embargo, la relación fue inversamente proporcional en pichones tardíos, donde las hembras realizaron un importante aporte a la alimentación de los pichones (ver anexo). El incremento en la atención al nido respecto al avance del día juliano (fig. 9c) tuvo un efecto significativo para pichones de edad temprana e intermedia, no así para pichones tardíos. Existieron diferencias de atención al nido entre años solo en pichones tempranos y tardíos.

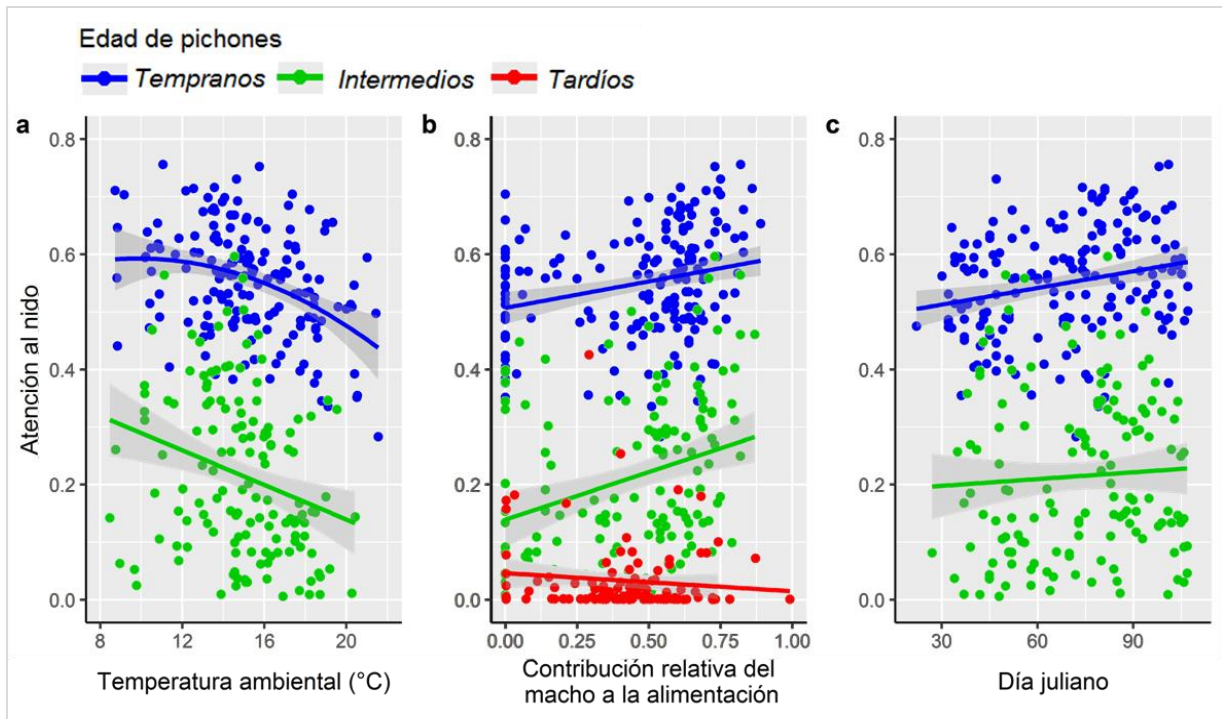


Figura 9. Comportamiento de atención al nido (suma del tiempo de las sesiones de empollamiento / tiempo total de video) de la Ratona Aperdizada para pichones de tres clases etarias: tempranos (2-3 días), intermedios (7-8 días) y tardíos (11-12 días). Efectos significativos de (a) la temperatura ambiental promedio, (b) la contribución relativa del macho a la alimentación de los pichones (número de viajes con alimento del macho/ número total de viajes del macho y la hembra con alimento) y (c) día juliano.

2. Duración promedio de la sesión de empollamiento

2.a. Pichones de edad temprana

El mejor modelo incluyó la contribución relativa de los machos a alimentación y el día juliano. Se realizó promediado de modelos, para evaluar el aporte relativo de cada variable dado que la selección de modelos tuvo incerteza en la clasificación del mejor modelo ($w_i = 0,55$; tabla 3). La contribución de los machos fue la variable con mayor grado de soporte en

la clasificación de modelos. Así, cuando la contribución del macho a la alimentación aumentó, la sesión de empollamiento fue más extensa. Mientras que las hembras asociadas a machos poco colaboradores en la alimentación, tuvieron sesiones de empollamiento más cortas. La duración promedio de la sesión de empollamiento aumentó conforme la temporada reproductiva progresó. Los coeficientes de temperatura y año incluyeron al cero en su intervalo de confianza del 95% por lo que sus efectos no fueron relevantes en la duración promedio de la sesión de empollamiento.

2.b. Pichones de edad intermedia

El mejor modelo seleccionado tuvo un alto grado de incerteza ($w_i = 0.25$). Para evaluar el aporte de cada variable, se realizó promediado de modelos. La contribución relativa de los machos a la alimentación fue la variable más relevante y tuvo una relación positiva con la duración promedio de la sesión de empollamiento (tabla 3). Los machos que más contribuyeron a la alimentación repercutieron positivamente en la duración de la sesión de empollamiento permitiendo que las sesiones fueran más extensas. Los coeficientes promediados para la temperatura, el día juliano y el año incluyeron al cero en su intervalo de confianza 95% por lo que sus efectos no fueron relevantes en la duración promedio de la sesión de empollamiento.

2.c. Pichones de edad tardía

El mejor modelo seleccionado fue el nulo y estuvo asociado a un alto grado de incerteza ($w_i = 0,11$; tabla 3). Para evaluar el aporte de cada variable, se realizó promediado de modelos. Los coeficientes promediados para la temperatura, la contribución relativa del macho a la alimentación, el día juliano y el año incluyeron al cero en su intervalo de confianza del 95%. Para pichones tardíos, ninguna de las variables explicativas fueron relevantes en la duración promedio de la sesión de empollamiento.

2.d. Comparación entre estadíos

La duración promedio de la sesión de empollamiento disminuyó significativamente con el crecimiento de los pichones (tabla 2). El patrón de la duración promedio de la sesión estuvo asociado con la contribución relativa del macho en la alimentación para pichones de edad temprana e intermedia (fig. 10a). Además, para pichones tempranos, la sesión de empollamiento se prolongó con el avance de la temporada reproductiva (fig. 10b). Las variables temperatura ambiental y año de reproducción no fueron relevantes para ninguna de las edades de pichones estudiadas.

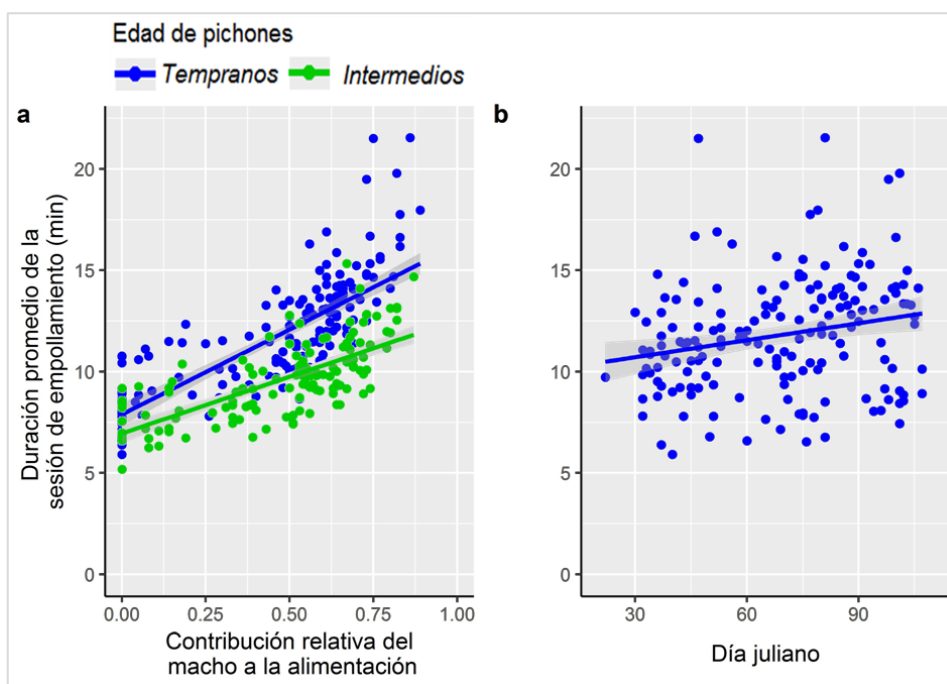


Figura 10. Duración promedio de la sesión de empollamiento de la Ratona Aperdizada para pichones de dos clases etarias: tempranos (2-3 días) e intermedios (7-8 días). Efectos significativos de: (a) la contribución relativa del macho a la alimentación de los pichones y (b) día juliano.

3. Número promedio de eventos de empollamiento por hora

3.a. Pichones de edad temprana

El mejor modelo tuvo un cierto grado de incerteza ($w_i = 0.69$, tabla 3) por lo que se realizó promediado de modelos. Las variables más relevantes fueron la contribución relativa de los machos a la alimentación y la temperatura. Las hembras realizaron eventos de empollamiento menos intermitentes (un menor número promedio de eventos de empollamiento por hora) conforme la contribución relativa del macho incrementó. A su vez, el número promedio de eventos de empollamiento disminuyó de manera lineal con el aumento de la temperatura ambiental. Debido a que las variables año y día juliano no fueron seleccionadas entre los mejores modelos por sus altos valores de AIC_c , no se promediaron. Por lo tanto, sus efectos sobre el número promedio de eventos de empollamiento fueron despreciables (tabla 4).

3.b. Pichones de edad intermedia

El número promedio de eventos de empollamiento por hora realizado por las hembras se relacionó con la temperatura y día juliano según la clasificación del mejor modelo ($w_i = 0.57$, tabla 3). El promediado de modelos indicó que el número promedio de eventos de empollamiento por hora disminuyó de manera lineal con el aumento de la temperatura ambiental y aumentó con el avance de la temporada reproductiva. Las variables contribución

del macho y año incluyeron al cero en sus intervalos de confianza del 95% por lo que sus efectos no fueron relevantes (tabla 4).

3.c. Pichones de edad tardía

El mejor modelo clasificado fue el nulo y presentó un alto grado de incerteza ($w_i = 0.40$, tabla 3). Se realizó promediado de modelos. La variable más relevante fue el día juliano. Conforme avanzaba la temporada reproductiva las hembras realizaron un mayor número promedio de eventos de empollamiento por hora. Las variables temperatura, año y contribución del macho incluyeron al cero en sus intervalos de confianza del 95%, por lo que sus efectos sobre el número promedio de eventos de empollamiento por hora no fueron relevantes (tabla 4).

3.d. Comparación entre estadios

El número promedio de eventos de empollamiento por hora disminuyó con el crecimiento de los pichones (tabla 2). Siendo frecuente el número de hembras que no realizaron ningún evento de empollamiento fundamentalmente en el estadio de pichones tardíos (44,4%) y un menor número de hembras para pichones intermedios (5%). Todas las hembras empollaron a los pichones durante el estadio de pichones tempranos.

Para pichones tempranos e intermedios, el número promedio de eventos de empollamiento por hora se asoció de forma inversamente proporcional con la temperatura ambiental promedio (fig. 11a). La contribución relativa del macho a la alimentación solo fue relevante en pichones tempranos. Así, a mayor contribución del macho en la alimentación, la hembra tuvo menos interrupciones de los eventos de empollamiento. Las hembras que empollaron de forma intermitente, tuvieron que interrumpir los eventos de empollamiento para compensar la falta de colaboración del macho en la alimentación (fig. 11b). Además, conforme la temporada reproductiva progresaba el número promedio de eventos de empollamiento por hora incrementó, para pichones intermedios y tardíos (fig. 11c).

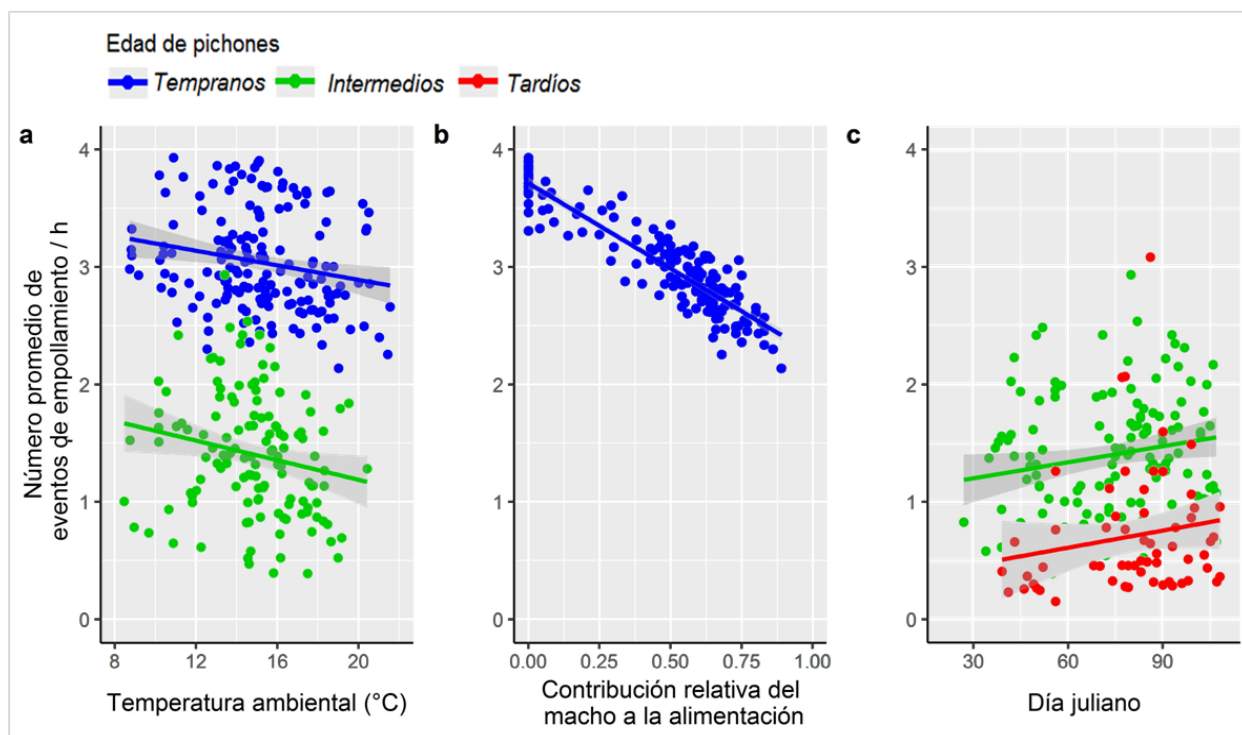


Figura 11. Número promedio de eventos de empollamiento por hora en la Ratona Apeyrida para pichones de tres clases etarias: tempranos (2-3 días), intermedios (7-8 días) y tardíos (11-12). Efectos significativos de (a) la temperatura ambiental promedio, (b) la contribución relativa del macho a la alimentación de los pichones) y (c) día juliano.

Tabla 2. Medidas descriptivas de variables de empollamiento para cada categoría de edad de pichones: Temp = tempranos, Inter = intermedios y Tard = tardíos.

Edad	Atención al nido			Duración promedio de la sesión de empollamiento (min)			Número promedio de eventos de empollamiento / h		
	\bar{x}	rango	n	\bar{x}	rango	n	\bar{x}	rango	n
Temp	0,55	0,27 - 0,80	172	11,79	5,92 - 33,23	172	3,04	1,47 - 5,00	172
Inter	0,21	0,00 - 0,60	140	9,79	1,10 - 4,23	133	1,40	0,21 - 3,46	133
Tard	0,03	0,00 - 0,43	108	4,62	1,00 - 3,76	60	0,71	0,18 - 3,43	60
Comparaciones post-hoc de Tukey									
	z	p	z	p	z	p	z	p	
Temp vs Inter	94,77	<0,001	-4,51	<0,001	-21,45	<0,001			
Temp vs Tard	106,90	<0,001	-11,86	<0,001	-23,42	<0,001			
Inter vs Tard	60,16	<0,001	-8,24	<0,001	-6,89	<0,001			

Tabla 3. Resultados de la selección de modelos de las variables comportamentales estudiadas para cada categoría de edad de pichones de Ratona Aperdizada durante 2015 a 2017 en Uspallata, Mendoza, Argentina. K indica el número de parámetros de cada modelo. Los modelos se clasifican según las diferencias en el criterio de información de Akaike corregido para el tamaño de muestra pequeño y los pesos de Akaike del modelo (w_i). T° = Temperatura ambiental promedio, día juliano = es el día dentro de la temporada reproductiva, año = año de la temporada reproductiva, contribución σ = contribución relativa del macho a la alimentación.

Edad	Modelos	K	AIC_c	ΔAIC_c	w_i
Atención al nido					
Pichones tempranos	$T^{\circ 2}$ + contribución σ + día juliano + año	8	1790,50	0,00	1,00
Pichones intermedios	T° + contribución σ + día juliano + año	8	1494,60	0,00	0,80
Pichones tardíos	contribución σ + año	6	650,00	0,00	0,37
	contribución σ + día juliano + año	7	652,00	1,97	0,14
	T° + contribución σ + año	7	652,20	2,21	0,12
	año	5	652,30	2,30	0,12
	T° + contribución σ + día juliano + año	8	653,60	3,56	0,06
	día juliano + año	6	654,50	4,49	0,04
	T° + año	6	654,60	4,54	0,04
Duración promedio de la sesión de empollamiento					
Pichones tempranos	T° + contribución del σ + día juliano + año	9	955,10	0,00	0,55
	contribución del σ + día juliano + año	8	957,20	2,01	0,20
Pichones intermedios	T° + contribución del σ	6	721,50	0,00	0,25
	T° + contribución del σ + año	8	722,30	0,74	0,17
	contribución del σ + año	7	722,60	1,12	0,14
	T° + contribución del σ + día juliano	7	722,80	1,31	0,13
	contribución del σ	5	723,40	1,90	0,10
	T° + contribución del σ + año + día juliano	9	723,70	2,13	0,09
Pichones tardíos	nulo	4	323,90	0,00	0,11
	contribución σ	5	324,10	0,14	0,10
	año	6	324,50	0,51	0,08
	T°	5	324,60	0,66	0,08
	día juliano	5	324,70	0,72	0,07
	contribución del σ + T°	6	324,70	0,74	0,07
	contribución σ + año	7	324,90	0,92	0,07

	contribución ♂ + día juliano	6	324,90	0,97	0,07
	T° + año	7	325,30	1,40	0,05
	año + día juliano	7	325,30	1,40	0,05
	T° + día juliano	6	325,40	1,46	0,05
	contribución ♂ + T° + día juliano	7	325,60	1,67	0,05
Número promedio de eventos de empollamiento / h					
Pichones tempranos	T° + contribución ♂	6	325,80	0,00	0,68
	contribución ♂	5	329,20	3,34	0,13
Pichones intermedios	T° + día juliano	6	263,60	0,00	0,57
	día juliano	5	265,50	1,90	0,22
	T° + contribución ♂ + día juliano	7	266,90	3,24	0,11
Pichones tardíos	nulo	4	119,10	0,00	0,40
	día juliano	5	120,10	0,98	0,24
	T°	5	121,30	2,15	0,14
	contribución ♂	5	123,50	4,37	0,04
	T° + día juliano	6	123,70	4,64	0,04
	año	6	123,80	4,68	0,04

Tabla 4. Coeficientes estandarizados (β) e intervalos de confianza del 95% (ICI=intervalo de confianza inferior, ICS= intervalo de confianza superior) obtenidos del promediado de modelos seleccionados según las diferencias en el criterio de información de Akaike de la tabla 2. Las celdas vacías corresponden a variables excluidas del promediado de modelo, por su bajo nivel de soporte.

	Pichones tempranos			Pichones intermedios			Pichones tardíos		
<i>Atención al nido</i>									
Parámetro	β	ICI	ICS	β	ICI	ICS	β	ICI	ICS
Intercepto	0,16	-0,13	0,45	-1,36	-1,90	-0,81	-6,09	-7,43	-4,74
T ^{o2}	-0,35	-0,48	-0,23	/	/	/	/	/	/
T ^o	/	/	/	-0,76	-0,91	-0,62	-0,15	-0,86	0,56
Día juliano	0,23	0,17	0,29	0,38	0,26	0,49	0,13	-0,29	0,55
Año 2016	-0,08	-0,21	0,05	0,22	-0,08	0,52	1,98	0,39	3,58
Año 2017	0,23	0,08	0,38	-0,17	-0,52	0,16	0,65	-0,78	2,09
Contribución ♂	0,44	0,34	0,35	0,22	0,04	0,41	-0,65	-1,28	-0,02
<i>Duración promedio de la sesión de empollamiento</i>									
Intercepto	12,82	10,96	14,69	9,53	7,97	11,10	4,77	2,93	6,61
T ^o	-1,16	-2,41	0,08	-1,03	-2,37	0,31	-0,39	-2,16	1,38
Día juliano	2,05	0,94	3,16	0,04	-1,21	1,29	-0,25	-2,02	1,52
Año 2016	-1,72	-3,46	0,01	0,77	-1,05	2,60	0,14	-2,50	2,78
Año 2017	-0,69	-2,34	0,96	0,99	-0,74	2,73	0,63	-1,73	2,99
Contribución ♂	5,03	3,83	6,23	2,52	1,25	3,80	0,80	-1,16	2,75
<i>Número promedio de eventos de empollamiento / h</i>									
Intercepto	3,03	2,92	3,14	1,52	1,10	1,94	0,70	0,49	0,91
T ^o	-0,27	-0,45	-0,09	-0,27	-0,47	-0,06	0,22	-0,08	0,51
Día juliano	/	/	/	0,37	0,18	0,56	0,22	0,03	0,41
Año 2016	/	/	/	/	/	/	0,31	-0,02	0,78
Año 2017	/	/	/	/	/	/	0,36	-0,06	0,78
Contribución ♂	-0,79	-0,97	-0,61	0,13	-0,07	0,34	0,02	-0,28	0,31

4. Efecto de la estructura de la vegetación sobre el comportamiento de empollamiento

4.a. ACP Estructura de la vegetación

A partir del ACP se identificaron tres componentes principales que explicaron el 76,60 % del total de la variabilidad. El CP1 explicó el 44,80 % de la varianza total. La altura máxima de la vegetación y altura efectiva de la vegetación se asociaron positivamente y fueron las variables más influyentes para la CP1. El CP2 explicó el 19,40 % de la varianza total. El CP2 mostró una asociación positiva con la distancia del nido al centro de la planta y una asociación negativa con la altura del nido. El CP3 representó el 12,40 % de la varianza total y se asoció negativamente con la distancia del nido respecto al borde de la planta, y la densidad de la vegetación (tabla 5, fig. 12).

El ACP permitió identificar colinealidad entre la altura máxima, la altura efectiva y la altura del nido. Por ello, en los siguientes modelos se utilizó solo la altura máxima del nido, dado que esta variable presentó la mayor proporción de varianza.

Tabla 5. Contribución relativa de cada variable en los tres primeros componentes principales de las variables de estructura de la vegetación del sitio de nidificación, medidos en 39 nidos de Ratona Aperdizada.

Variabes	CP 1	CP 2	CP 3
Altura del nido	0,43	-0,42	-0,25
Altura máxima de la vegetación	0,50	-0,21	-0,06
Altura efectiva de la vegetación	0,51	-0,16	-0,03
Distancia nido-borde	0,27	0,35	-0,53
Distancia nido-centro	0,11	0,68	-0,31
Cobertura vegetal	0,35	0,35	0,34
Densidad	0,31	0,24	0,67

Correlación cofenética=0,95

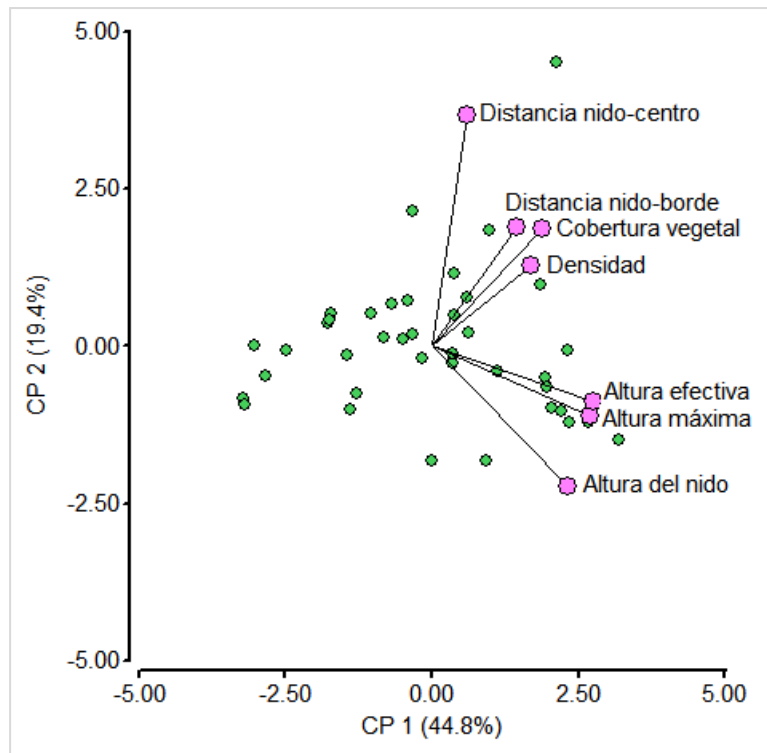


Figura 12. Biplot del primer (CP1) y segundo (CP2) componentes principales obtenidos mediante ACP de las variables de estructura de la vegetación del sitio de nidificación.

4.b. Atención al nido

El modelo con la interacción entre distancia del nido al borde de la planta y la temperatura ambiental, fue el que presentó mayor grado de soporte dentro del conjunto de 6 modelos planteados para atención al nido ($w_i = 0,98$; tabla 6). Las hembras permanecieron más tiempo en el nido cuando la distancia del nido al borde de la planta fue mayor y las temperaturas ambientales fueron bajas (fig. 13). El resto de los modelos propuestos de interacción de la temperatura con: altura máxima de la vegetación, distancia del nido al centro de la planta, la densidad y la cobertura vegetal presentaron un grado de soporte muy bajo, por lo que sus efectos sobre la atención al nido no fueron explicativos (tabla 7).

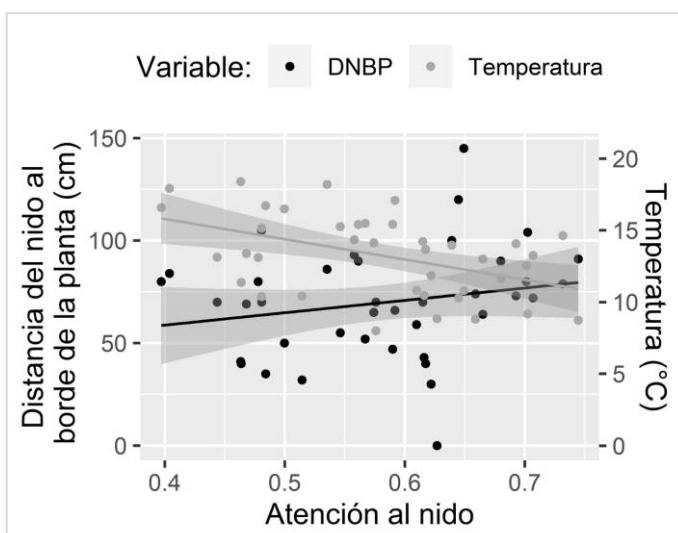


Figura 13. Efectos significativos de la estructura de vegetación sobre la atención al nido en pichones tempranos de Ratona Aperdizada. Las curvas muestran el efecto de la interacción entre la distancia del nido al borde de la planta sustrato (DNBP) y la temperatura ambiental.

4.c. Duración promedio de la sesión de empollamiento

Los modelos que evaluaron el efecto de la estructura de la vegetación en interacción con la temperatura ambiental para la duración de la sesión de empollamiento tuvieron dificultades para clasificar un único mejor modelo ($w_i = 0,22$; tabla 6). Se realizó promediado de modelos. Los coeficientes promediados para cada una de las variables en interacción con la temperatura ambiental incluyeron al cero en su intervalo de confianza del 95% por lo que ninguna de las variables evaluadas fueron relevantes en la duración promedio de la sesión de empollamiento.

4.d. Número promedio de eventos de empollamiento por hora

El mejor modelo para el número promedio de eventos de empollamiento por hora fue el modelo nulo ($w_i=0,70$; tabla 6). Por este motivo, se realizó promediado de modelos. Los coeficientes promediados para cada una de las variables en interacción con la temperatura ambiental incluyeron al cero en su intervalo de confianza del 95%, por lo que sus efectos sobre el número promedio de eventos de empollamiento por hora no fueron relevantes.

4.e. Comparación del efecto de la estructura de la vegetación sobre el conjunto de variables de empollamiento

Los modelos planteados para evaluar el efecto de la estructura de la vegetación en interacción con la temperatura solo pudieron clasificar un único mejor modelo cuando se evaluó la atención al nido, para las otras dos variables de empollamiento no se pudo clasificar un único mejor modelo y fue necesario realizar promediado de modelos (tabla 6). Los intervalos de confianza para estas variables incluyeron el cero, por lo tanto sus efectos no fueron relevantes (tabla 7).

5. Efecto de la estructura del nido sobre el comportamiento de empollamiento

5.a. Atención al nido

Los modelos que evaluaron el efecto de la estructura del nido en interacción con la temperatura ambiental sobre la atención al nido tuvieron dificultades para clasificar un único mejor modelo ($w_i = 0,65$; tabla 6). Por esta razón se realizó promediado de modelos. Los coeficientes promediados para la interacción del diámetro del nido con la temperatura ambiental (fig.14a) y el volumen con la temperatura ambiental (fig. 14b) no incluyeron al cero en su intervalo de confianza del 95% por lo que se consideró a estas variables relevantes para la atención al nido. Las hembras permanecieron más tiempo en el nido cuando el volumen del nido fue mayor y cuando la temperatura ambiental fue relativamente más fría. A su vez en aquellos nidos con mayores diámetros, las hembras de Ratona Aperdizada realizaron una mayor atención al nido.

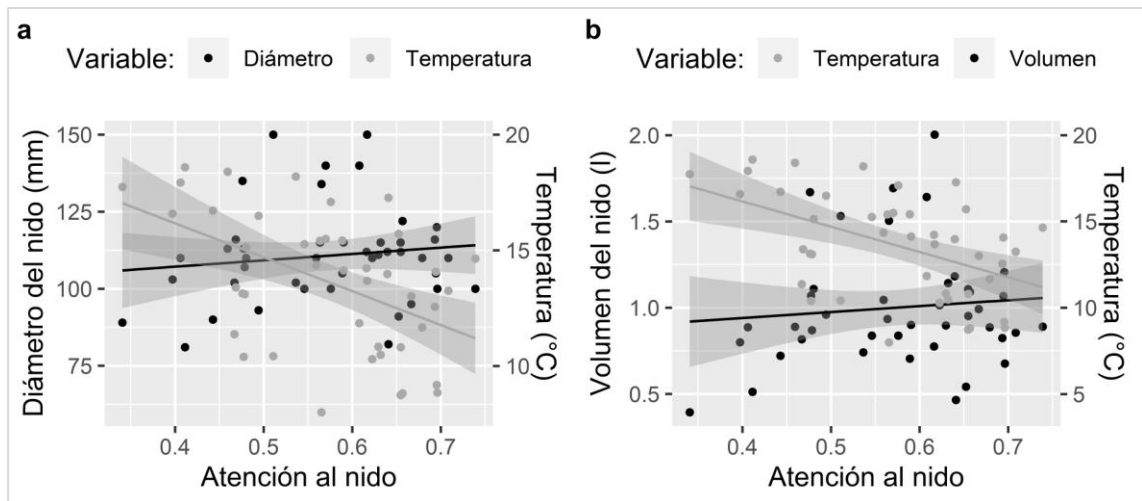


Figura 14. Efectos significativos de (a) la interacción de la temperatura ambiental y el diámetro del nido y (b) de la interacción de la temperatura ambiental y el volumen del nido sobre la atención al nido de pichones tempranos de la Ratona Aperdizada.

5.b. Duración promedio de la sesión de empollamiento

Los modelos que evaluaron el efecto de las variables de la estructura del nido en interacción con la temperatura ambiental para la duración de la sesión de empollamiento tuvieron dificultades para clasificar un único mejor modelo ($w_i = 0,29$; tabla 6). Los coeficientes promediados incluyeron al cero en su intervalo de confianza del 95% por lo que estas variables no fueron relevantes en la duración promedio de la sesión de empollamiento.

5.c. Número promedio de eventos de empollamiento por hora

Los modelos que evaluaron el efecto de la estructura del nido sobre número promedio de eventos de empollamiento por hora tuvieron incerteza, el mejor modelo fue el nulo ($w_i = 0,73$; tabla 6). De acuerdo con esto, se realizó promediado de modelos. Los coeficientes promediados para cada una de las variables en interacción con la temperatura ambiental incluyeron al cero en su intervalo de confianza del 95%, por lo que sus efectos sobre el número promedio de eventos de empollamiento por hora no fueron significativos.

5.d. Comparación del efecto de la estructura del nido sobre el conjunto de variables de empollamiento

La interacción del volumen del nido con la temperatura ambiental, y el diámetro del nido con la temperatura ambiental presentaron efectos significativos y tuvieron una relación positiva con atención al nido. Los modelos planteados para las otras variables respuesta de empollamiento en función de las variables de estructura de nido en interacción con la temperatura ambiental, tuvieron un alto grado de incerteza y luego del promediado de modelos ninguna variable explicativa propuesta resultó relevante.

Tabla 6. Resultados de la selección de modelos de estructura de la vegetación, estructura del nido en interacción con la temperatura ambiental promedio sobre las variables de comportamiento de empollamiento de pichones tempranos de Ratona Aperdizada. *K* indica el número de parámetros de cada modelo. *T°* = Temperatura ambiental, *DNBP* = distancia del nido al borde de la planta, *DNCP* = distancia del nido al centro de la planta, altura máxima = altura máxima de la vegetación, densidad = densidad de la vegetación, cobertura = cobertura vegetal; volumen = volumen del nido, diámetro = diámetro del nido, profundidad = profundidad del nido.

Modelos	<i>K</i>	<i>AICc</i>	$\Delta AICc$	<i>w_i</i>
Atención al nido y estructura de la vegetación				
DNBP x T°	4	374,80	0,00	0,98
DNCP x T°	4	384,90	10,09	0,01
nulo	3	385,10	10,27	0,01
densidad x T°	4	385,90	11,01	0,00
cobertura x T°	4	386,80	12,00	0,00
altura máxima x T°	4	387,40	12,55	0,00
Duración promedio de la sesión de empollamiento y estructura de la vegetación				
nulo	3	230,60	0,00	0,22
DNBP x T°	4	230,60	0,00	0,22
altura máxima x T°	4	231,10	0,52	0,17
cobertura x T°	4	231,50	0,85	0,14
densidad x T°	4	231,60	0,98	0,13
DNCP x T°	4	231,80	1,23	0,12
Número promedio de eventos de empollamiento / h y estructura de la vegetación				
nulo	3	70,40	0,00	0,70
cobertura x T°	4	74,40	4,00	0,09
altura máxima x T°	4	75,20	4,73	0,07
densidad x T°	4	75,70	5,26	0,05
DNCP x T°	4	75,90	5,49	0,04
DNBP x T°	4	76,20	5,73	0,04
Atención al nido y estructura del nido				
volumen x T°	4	420,70	0,00	0,65
diámetro x T°	4	422,10	1,39	0,32
nulo	3	427,60	6,92	0,02
profundidad x T°	4	429,50	8,76	0,01
Duración promedio de la sesión de empollamiento y estructura del nido				
volumen x T°	4	259,90	0,00	0,30
diámetro x T°	4	260,10	0,14	0,28

nulo	3	260,10	0,16	0,28
profundidad x T°	4	261,30	1,38	0,15
Número promedio de eventos de empollamiento / h y estructura del nido				
nulo	3	80,40	0,00	0,73
diámetro x T°	4	84,00	3,59	0,12
volumen x T°	4	84,70	4,28	0,09
profundidad x T°	4	85,20	4,82	0,06

Tabla 7. Coeficientes estandarizados e intervalos de confianza del 95% obtenidos del promediado de los mejores modelos de estructura de la vegetación, estructura del nido en interacción con la temperatura ambiental para explicar el comportamiento de empollamiento en pichones tempranos de Ratona Aperdizada.

Estructura de la vegetación									
Variables	Atención al nido			Duración promedio de la sesión de empollamiento			Nro. promedio de eventos de empollamiento / h		
	β	ICI	ICS	β	ICI	ICS	β	ICI	ICS
Intercepto	0,35	0,16	0,61	13,51	11,13	15,89	2,81	2,62	2,99
altura máxima x T°	/	/	/	-0,71	-2,45	1,03	0,07	-0,15	0,28
DNBP x T°	-0,10	-0,16	-0,05	-0,79	-1,70	0,12	/	/	/
DNCP x T°	/	/	/	/	/	/	/	/	/
densidad x T°	/	/	/	-0,48	-2,00	1,04	/	/	/
cobertura x T°	/	/	/	-0,49	-2,20	1,21	0,11	-0,11	0,34
Estructura del nido									
Variables	Atención al nido			Duración promedio de la sesión de empollamiento			Nro. promedio de eventos de empollamiento / h		
	β	ICI	ICS	β	ICI	ICS	β	ICI	ICS
Intercepto	0,40	0,18	0,62	14,02	11,40	16,64	2,78	2,59	2,97
volumen x T°	0,14	0,05	0,22	0,91	-0,58	2,40	-0,09	-0,29	0,10
diámetro x T°	0,12	0,04	0,21	0,85	-0,57	2,26	-0,12	-0,31	0,06
profundidad x T°	0,04	-0,07	0,16	0,04	-1,55	1,63	0,06	-0,15	0,27

8. DISCUSIÓN

En la presente tesina se evaluó el efecto de la edad de los pichones, la temperatura ambiental, la contribución parental del macho, la estructura de la vegetación del sitio de nidificación y la estructura del nido sobre el comportamiento de empollamiento de una población de Ratona Aperdizada en el valle de Uspallata. El comportamiento de empollamiento disminuyó con la edad de los pichones, siendo poco frecuente en pichones tardíos. El esfuerzo de empollamiento fue mayor a temperaturas bajas y estuvo condicionado por la contribución del macho. Aquellas hembras que recibieron poca ayuda por parte de los machos en la alimentación de los pichones debieron reducir el esfuerzo de empollamiento para incrementar la tasa de entrega de alimento a los pichones. Asimismo, las hembras que construyeron los nidos más cerca del borde de la vegetación substrato realizaron un menor esfuerzo de empollamiento. Contrario a lo esperado, la atención al nido fue mayor en nidos más voluminosos.

1. Atención al nido

Edad de los pichones

La atención al nido disminuyó conforme la edad de los pichones aumentó. Este patrón es típico de los passeriformes donde la capacidad de termorregulación comienza a desarrollarse a partir de los 7-8 días de edad. Resultados similares se encontraron en el Tangará de Ala Blanca *Lanio versicolor*, el Cucarachero Pechigrís *Henicorhina leucophrys* el Maullador Gris *Dumetella carolinensis* y el Zorzal de Borneo *Chlamydochaera jefferyi* (62; 63; 64; 65). Durante los primeros días de desarrollo, los pichones utilizan la energía del alimento principalmente para el crecimiento somático y asignan pocas calorías al crecimiento de plumas o producción de calor (66). Una vez que los pichones comienzan a termorregular, la hembra se independiza gradualmente del comportamiento de empollamiento e incrementa la tasa de provisión de alimento a los pichones, resultados similares se encontraron en el Maullador Gris (64).

Temperatura

La atención al nido fue mayor cuando la temperatura ambiental fue más baja. En condiciones de baja temperatura, las hembras de Ratona Aperdizada dedicaron más tiempo a empollar a sus pichones y por ende menos tiempo para alimentarse a sí mismas y/o buscar alimento para los pichones. La disminución de la atención al nido con la temperatura fue atenuada (efecto cuadrático) en pichones tempranos (2-3 días) pero más abrupta (efecto lineal) en pichones intermedios (7-8 días) probablemente para compensar la baja capacidad de termorregulación en pichones tempranos. No se observó relación entre la temperatura y la atención al nido para pichones tardíos (11-12 días). Estos resultados demuestran que las

hembras de Ratona Aperdizada ajustan el comportamiento de empollamiento en función de la temperatura ambiental, garantizando los requerimientos térmicos de los pichones.

Contribución del macho

La contribución relativa del macho a la alimentación de pichones contribuyó a explicar la atención al nido provista por la hembra. Aquellas hembras que recibieron una mayor contribución del macho a la alimentación de pichones tempranos e intermedios permanecieron una mayor proporción de tiempo en el nido empollando, respecto a las hembras asociadas a machos que contribuyeron menos. Las hembras con poca colaboración del macho en el cuidado de los pichones probablemente hayan tenido que reducir el tiempo de empollamiento para salir del nido a buscar alimento para los pichones.

A medida que los pichones crecieron, los machos redujeron la tasa de entrega de alimento. Asimismo, las hembras redujeron la atención al nido e incrementaron su provisión a los pichones. Esto sugiere que el comportamiento parental del macho responde a la capacidad de la hembra de proveer cuidado materno. Resultados similares fueron encontrados en el Zorzal de Borneo *Chlamydochaera jefferyi* y en el Junco Ojos Negros, donde los machos reducen la provisión de alimento a los pichones a medida que se desarrollan, mientras que las hembras reducen la atención al nido, pero incrementan la tasa de entrega de alimento (65; 33).

Variación intra-estacional

Conforme avanzó la temporada reproductiva, las hembras realizaron una mayor atención al nido en pichones tempranos e intermedios. Las hembras que nidificaron al inicio de la temporada pasaron menos tiempo empollando y más tiempo fuera del nido, ya sea buscando alimento para los pichones, forrajeando o realizando comportamientos de mantenimiento (ej. acicalamiento de plumas, etc.).

La inversión materna varía a lo largo de la temporada dado que las condiciones ambientales y recursos disponibles varían estacionalmente. En el Carbonero Común los huevos puestos al inicio de la temporada reproductiva son incubados menos tiempo por día, y su incubación se completa en un periodo de tiempo mayor que aquellos huevos puestos tardíamente (67). La temperatura ambiental y posiblemente la abundancia de insectos varía intra-estacionalmente, lo cual condicionaría la eficiencia de forrajeo. Por ejemplo, en la Golondrina Bicolor *Tachycineta bicolor* la eficiencia de forrajeo es menor en temperaturas ambientales menores a 18,5 °C, debido a una disminución en la abundancia de insectos aéreos (9; 68). Por lo tanto, el éxito reproductivo de los adultos y la condición corporal de los pichones al inicio de la temporada podría ser menor comparada con aquellos individuos que nidifican más tarde en la temporada (9).

2. Duración promedio de la sesión de empollamiento

Edad de los pichones

La duración promedio de la sesión de empollamiento disminuyó conforme la edad de los pichones aumentó. Esto contrasta con los resultados obtenidos en la Collalba gris *Oenanthe oenanthe* donde las hembras disminuyen la atención al nido pero no así la duración promedio de la sesión de empollamiento a medida que los pichones crecen (69).

Temperatura

No se encontró relación entre la temperatura ambiental y la duración promedio de la sesión de empollamiento. Esto contrasta con los resultados obtenidos en el Carbonero Común donde se observó una disminución en la duración de la sesión de empollamiento al incrementar la temperatura ambiental (39).

Contribución del macho

La contribución relativa del macho a la alimentación de los pichones influyó en la duración de la sesión de empollamiento de las hembras, tanto en pichones tempranos como en intermedios. Aquellas hembras asociadas con machos que contribuyeron más a la alimentación de los pichones, realizaron sesiones de empollamiento más prolongadas. Este resultado sugiere que las hembras asociadas con machos que contribuyeron menos al cuidado parental tuvieron que compensar la baja tasa de aprovisionamiento del macho, reduciendo el tiempo de empollamiento y aumentando el tiempo fuera del nido buscando alimento.

Variación intra-estacional

Conforme avanzó la temporada reproductiva, las hembras realizaron sesiones más prolongadas de empollamiento en pichones tempranos. Esto podría deberse a que a medida que avanza la temporada aumenta la abundancia de insectos a causa del incremento en la temperatura, produciéndose así una mayor eficiencia de forrajeo (39). De esta forma, las hembras de Ratona Aperdizada podrían aumentar el largo de las sesiones de empollamiento hacia el final de la temporada debido a que pasarían menor cantidad de tiempo forrajeando.

1. Número promedio de eventos de empollamiento por hora

Edad de los pichones

Las hembras redujeron el número promedio de eventos de empollamiento por hora a medida que los pichones crecieron. Resultados similares se encontraron en las hembras de Collalba gris, donde las mismas disminuyen gradualmente la frecuencia de eventos de empollamiento a medida que los pichones crecen y mejoran su capacidad termorreguladora (69).

Temperatura

Las hembras disminuyeron el número promedio de eventos de empollamiento por hora a mayor temperatura ambiental. Este patrón se observó en estadios de pichones tempranos e intermedios, y está en concordancia con la reducción en la atención al nido con el aumento de la temperatura ambiental. A medida que la temperatura ambiental aumentó, las hembras pudieron reducir el número promedio de eventos de empollamiento debido a que las condiciones de temperatura fueron favorables para mantener la temperatura del nido estable para el desarrollo de los pichones (10; 39).

Contribución del macho

En pichones tempranos, se observó que cuando los machos realizaron más viajes de alimentación, las hembras salieron con menor frecuencia del nido. Una mayor contribución del macho a la alimentación de los pichones permite extender las sesiones de empollamiento y reducir las salidas del nido. De acuerdo con esto, cuando los machos colaboraron menos con la provisión de alimento, las hembras realizaron eventos más intermitentes. Este resultado está en concordancia con la reducción en la atención al nido de las hembras asociadas a machos con menor contribución al cuidado parental.

Variación intra-estacional

Conforme avanzó la temporada reproductiva, las hembras realizaron un mayor número promedio de eventos de empollamiento por hora en pichones intermedios y tardíos. Las hembras con pichones de esta edad invirtieron más tiempo en alimentarlos, realizando mayor cantidad de sesiones de forrajeo e interrumpiendo así las sesiones de empollamiento. Esto causó un incremento en el número promedio de eventos de empollamiento por hora. Si bien la intermitencia fue mayor, el tiempo neto que las hembras dedicaron al empollamiento fue menor que en pichones tempranos, probablemente a causa del mayor desarrollo de la capacidad de termorregulación.

2. Estructura de la vegetación y comportamiento de empollamiento

Al evaluar el efecto de la estructura de la vegetación en interacción con la temperatura ambiental, se encontró que la única característica de la vegetación que tuvo incidencia sobre la atención al nido fue la distancia del nido al borde de la planta sustrato. Sin embargo, el efecto de la interacción entre la temperatura y la distancia del nido al borde fueron opuestos a las predicciones. Ante bajas temperaturas ambientales, las hembras cuyos nidos fueron construidos más alejados del borde realizaron una mayor atención al nido comparado con aquellas que anidaron en sitios más expuestos y desprotegidos (menor distancia del nido al borde de la planta). No obstante, estudios previos realizados en la Reinita Azulada, encontraron que los individuos seleccionaron sitios con vegetación densa debido a beneficios térmicos en el microclima del nido (27; 70). Una explicación alternativa de los

resultados obtenidos es que los nidos más cercanos al borde de la planta substrato se encontrarían más expuestos a la radiación solar lo cual permitiría a las hembras reducir la atención al nido. Sin embargo, la Ratona Aperdizada selecciona predominantemente sitios con abundante vegetación para construir su nido (48). Dicha selección podría reducir la probabilidad de depredación, haciendo que los nidos sean más difíciles de localizar (71). Dado el alto índice de actividad en el nido, podría ser costoso anidar en sitios expuestos ya que expondría la ubicación del nido e incrementaría la probabilidad de depredación y parasitismo de cría (72). Por ello, las hembras con nidos más cercanos al borde de la planta substrato pudieron haber reducido la atención al nido para aumentar la probabilidad de supervivencia de los pichones al reducir su actividad alrededor del nido. Sin embargo, al reducir la atención al nido podría afectar negativamente el desarrollo de los pichones y prolongar el tiempo de permanencia en el nido.

3. Estructura del nido y comportamiento de empollamiento

Las hembras deberían realizar un menor esfuerzo de empollamiento en nidos de mayor tamaño dado que los nidos voluminosos deberían tener una mayor capacidad de aislamiento térmico (40). Contrario a lo esperado, en pichones tempranos las hembras de Ratona Aperdizada realizaron una mayor atención al nido en nidos de mayor volumen y diámetro. Esto podría deberse a que nidos con dimensiones mayores están asociados con un tamaño de nidada mayor y a su vez con una mayor inversión parental (42) y no necesariamente con una estrategia de aislamiento térmico. Estudios previos demostraron que las hembras no ajustan las características del nido en respuesta a las condiciones ambientales experimentadas durante la construcción del nido, pero ajustan sus patrones de atención al nido dependiendo de los requerimientos térmicos y nutricionales de los pichones (22; 27).

9. CONCLUSIONES

Los resultados indican que las hembras de Ratona Aperdizada modificaron el comportamiento de empollamiento en función de la edad de los pichones, la temperatura ambiental, la contribución a la alimentación de los pichones de su pareja social, la estructura de la vegetación y la estructura del nido.

El comportamiento de empollamiento disminuyó con la edad de los pichones, siendo poco frecuente en pichones tardíos. Las temperaturas ambientales bajas generaron un compromiso entre los adultos y su progenie. Las hembras debieron decidir entre empollar, alimentar a los pichones e invertir en su propio mantenimiento. La habilidad de las hembras para amortiguar los cambios de temperatura dentro del nido durante los recesos de empollamiento estuvo condicionada directamente por el grado de colaboración del macho en la alimentación de los pichones.

Los efectos de la temperatura pueden variar dependiendo las condiciones climáticas. En sitios con clima frío, el incremento de temperatura puede ser beneficioso para el desarrollo de los pichones y en ambientes cálidos puede ser perjudicial. Los efectos de la temperatura sobre el crecimiento y la supervivencia de los pichones también pueden variar según la edad de los pichones (73). La forma en que la temperatura ambiental influye en el comportamiento de empollamiento ha sido poco estudiada y es un factor importante en especies insectívoras, en las cuales la disponibilidad de alimento está estrechamente vinculada a las condiciones climáticas. Futuros estudios deberían analizar si la variación de la temperatura durante la incubación y el empollamiento tiene efectos sobre el fenotipo de los pichones.

Las características de la estructura del microhábitat condicionan de forma distinta el microclima que las aves experimentan en el nido durante la reproducción, debido a las diferencias en las propiedades térmicas y el grado de aislamiento. Esto es de suma importancia en las comunidades de aves de pastizal, dado que este ecosistema es el que ha sufrido mayor transformación por el avance de la frontera agropecuaria.

Esta tesina es una contribución para comprender los efectos de las condiciones climáticas locales sobre la variación del cuidado parental. Estos resultados, sumados a futuros trabajos que se realicen en la temática, podrían ayudar a lograr una mayor comprensión de las estrategias reproductivas de las aves en un contexto cambiante. Además, esta tesina contribuye con valiosos datos de historia natural los cuales son fundamentales para la toma de decisiones con respecto a problemas de conservación relacionados con el cambio climático.

10. BIBLIOGRAFÍA

1. CASSINI, M. H. 1999. Etología y conservación: un encuentro con futuro. *Etología*. Vol. 7, p. 1-4.
2. MARÍN, A. S. 2016. La etología como herramienta para la conservación de fauna silvestre. *Revista Colombiana de Ciencia Animal-RECIA*. Vol. 8, p. 391-399, [<https://doi.org/10.24188/recia.v8.n0.2016.396>].
3. KATZENBERGER, J; TATE, G; KOESLAG, A. y AMAR, A. 2015. Black Sparrowhawk brooding behaviour in relation to chick age and weather variation in the recently colonised Cape Peninsula, South Africa. *Journal of Ornithology*. Vol. 156, no 4, p. 903-913, [<https://doi.org/10.1007/s10336-015-1199-0>].
4. CRICK, H.Q. 2004. The impact of climate change on birds. *Ibis*. Vol. 146, p. 48-56, [<https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2004.00327.x>].
5. SANZ, J. 2002. Climate change and birds: Have their ecological consequences already been detected in the Mediterranean region? *Ardeola*. Vol. 49, no 1, p. 109-120.
6. VISSER, M; BOTH, C. y LAMBRECHTS, M. 2004. Global Climate Change Leads to Mistimed Avian Reproduction. *Advances in ecological research*. Vol. 35, p. 89-110.
7. ARDIA, D; COOPER, C. y DHONDT, A. 2006. Warm temperatures lead to early onset of incubation, shorter incubation periods and greater hatching asynchrony in Tree Swallows *Tachycineta bicolor* at the extremes of their range. *Journal of Avian Biology*. Vol. 37, no 2, p. 137-142, [<https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2006.03747.x>].
8. ÁLVAREZ, E. y BARBA, E. 2014. Behavioural responses of Great Tits to experimental manipulation of nest temperature during incubation. *Ornis Fennica*. Vol. 91, no 4, p. 220-230.
9. COE, B; BECK, M; CHIN, S; JACHOWSKI, C. y HOPKINS, W. 2015. Local variation in weather conditions influences incubation behavior and temperature in a passerine bird. *Journal of Avian Biology*. Vol. 46, no 4, p. 385-394, [<https://doi.org/10.1111/jav.00581>].
10. CONWAY, C. J. y MARTIN, T. E. 2000. Effects of ambient temperature on avian incubation behavior. *Behavioral Ecology*. Vol. 11, no 2, p. 178-188, [<https://doi.org/10.1093/beheco/11.2.178>].
11. ELKINS, N. 2010. *Weather and bird behaviour*. T & A D Poyser Ltd; Londres, [ISBN: 978-1-4081-3335-4].
12. REDPATH, S. M; ARROYO, B. E; ETHERIDGE, B; LECKIE, F; BOUWMAN, K. y THIRGOOD, S. J. 2002. Temperature and hen harrier productivity: from local mechanisms to geographical patterns. *Ecography*. Vol. 25, no 5, p. 533-540, [<https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2002.250503.x>].
13. LLAMBÍAS, P. E; GARRIDO, P. S; JEFFERIES, M. M. y FERNÁNDEZ, G. J. 2018. Social mating system, male parental care contribution and life history traits of a southern Sedge Wren (*Cistothorus platensis platensis*) population: a comparison with northern Sedge Wrens (*Cistothorus platensis stellaris*). *Journal of ornithology*. Vol. 159, no 1, p. 221-231. [<https://doi.org/10.1007/s10336-017-1491-2>].

14. BIRDLIFE INTERNATIONAL. 2016. *Cistothorus platensis*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016: e.T103886997A94290566. Consulta: 5 de mayo 2020, [<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T103886997A94290566.en>].
15. PARERA, A. y CARRIQUIRY, E. 2014. Manual de prácticas rurales asociadas al índice de conservación de pastizales naturales (ICP). *Aves Uruguay para el Proyecto de Incentivos a la Conservación de Pastizales Naturales del Cono Sur*. 204 p.
16. BILENCA, D; CODESIDO, M; ABBA, A. M; AGOSTINI, M. G; GONZÁLEZ FISCHER, M. C; PÉREZ CARUSI, L. y ZUFIAURRE, E. 2018. Conservación de la biodiversidad en sistemas pastoriles. *Buenas prácticas para una ganadería sustentable de pastizal. Kit de extensión para las Pampas y Campos*. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.
17. COZZANI, N. y ZALBA, S. 2009. Estructura de la vegetación y selección de hábitats reproductivos en aves del pastizal pampeano. *Ecología Austral*. Vol. 19, p. 35-44, [<http://ref.scielo.org/7f2nk4>].
18. STARCK, J. M. y RICKLEFS, R. E. (Eds.). 1998. *Avian growth and development: evolution within the altricial-precocial spectrum*. Oxford University Press.
19. BAILEY, R. E. 1952. The incubation patch of passerine birds. *The Condor*. Vol. 54, no 3, p. 121-136, [<https://www.jstor.org/stable/1365062>].
20. WĘGRZYN, E. 2013. Resource allocation between growth and endothermy allows rapid nestling development at low feeding rates in a species under high nest predation. *Journal of avian biology*. Vol. 44, no 4, p. 383-389, [<https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2013.05846.x>].
21. DUNN, E. H. 1976. Development of endothermy and existence energy expenditure of nestling Double-crested Cormorants. *The Condor*. Vol. 78, no 3, p. 350-356, [<https://www.jstor.org/stable/1367695>].
22. ARCHARD, G; ROBERTSON, R; JONES, D; PAINTER, J; CROZIER, R. y CLARKE, M. 2006. Brooding behaviour in the cooperatively breeding Bell Miner (*Manorina melanophrys*). *Emu-Austral Ornithology*. Vol. 106, no 2, p. 105-112, [<https://doi.org/10.1071/MU05032>].
23. DUNN, E. H. 1976. The relationship between brood size and age of effective homeothermy in nestling House Wrens. *The Wilson Bulletin*. Vol. 88, no 3, p. 478-482, [<https://www.jstor.org/stable/4160784>].
24. ANDREASSON, F; NORD, A. y NILSSON, J. 2016. Brood size constrains the development of endothermy in Blue Tits. *Journal of Experimental Biology*. Vol. 219, no 14, p. 2212-2219, [<https://doi.org/10.1242/jeb.135350>].
25. GREÑO, J. L; BELDA, E. J. y BARBA, E. 2008. Influence of temperatures during the nestling period on post-fledging survival of Great Tit *Parus major* in a Mediterranean habitat. *Journal of Avian Biology*. Vol. 39, no 1, p. 41-49, [<https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2008.04120.x>].
26. RODRIGUEZ, S. y BARBA, E. 2016. Nestling growth is impaired by heat stress: an experimental study in a Mediterranean Great Tit population. *Zoological Studies*. Vol. 55, no 40, p. 1-13, [<https://doi.org/10.6620/ZS.2016.55-40>].
27. SMITH, M. G; KAISER, S. A; SILLETT, T. S. y WEBSTER, M. S. 2018. Variation in nest characteristics and brooding patterns of female Black-throated Blue Warblers is associated

- with thermal cues. *The Auk: Ornithological Advances*. Vol. 135, no 3, p. 733-747, [<https://doi.org/10.1642/AUK-17-195.1>].
28. ROSA, S. y MURPHY, M. 1994. Trade-offs and constraints on Eastern Kingbird parental care. *The Wilson Bulletin*. Vol. 106, no 4, p. 668-678.
29. LACK, D. L. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds.
30. GILL, F; PRUM, M. y ROBINSON, S. 2019. *Ornithology*. 4th Edition. ISBN: 9781319266868.
31. FIORINI, V. y RABUFFETTI, F. 2003. Cuidado parental en el Churrinche (*Pyrocephalus rubinus*): contribución relativa del macho y de la hembra. *El hornero*. Vol. 18, no 1, p. 31-35.
32. YOON, J; SOFAER, H; SILLETT, T; MORRISON, S. y GHALAMBOR, C. 2017. The relationship between female brooding and male nestling provisioning: does climate underlie geographic variation in sex roles?. *Journal of Avian Biology*. Vol. 48, no 2, p. 220-228, [<https://doi.org/10.1111/jav.00890>].
33. WOLF, L; KETTERSON, E. y NOLAN V. 1990. Behavioural response of female dark-eyed juncos to the experimental removal of their mates: implications for the evolution of male parental care. *Animal Behaviour*. Vol. 39, no 1, p. 125-134.
34. HOUSTON, A; SZÉKELY, T. y MCNAMARA, J. 2005. Conflict between parents over care. *Trends in Ecology & Evolution*. Vol. 20, no 1, p. 33-38.
35. D'ALBA, L; MONAGHAN, P. y NAGER, R. G. 2009. Thermal benefits of nest shelter for incubating female eiders. *Journal of Thermal Biology*. Vol. 34, no 2, p. 93-99, [<https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2008.11.005>].
36. NELSON, K. J. y MARTIN, K. 1999. Thermal aspects of nest-site location for Vesper Sparrows and Horned Larks in British Columbia. *Studies in Avian Biology*. Vol. 19, p. 137-143.
37. WITH, K. A. y WEBB, D. R. 1993. Microclimate of ground nests: the relative importance of radiative cover and wind breaks for three grassland species. *The Condor*. Vol. 95, no 2, p. 401-413, [<https://doi.org/10.2307/1369363>].
38. KIM, S. Y. y MONAGHAN, P. 2005. Effects of vegetation on nest microclimate and breeding performance of lesser Black-backed Gulls (*Larus fuscus*). *Journal of Ornithology*. Vol. 146, no 2, p. 176-183, [<https://doi.org/10.1007/s10336-005-0077-6>].
39. SANZ, J. J. y TINBERGEN, J. M. 1999. Energy expenditure, nestling age, and brood size: an experimental study of parental behavior in the Great Tit *Parus major*. *Behavioral Ecology*. Vol. 10, no 5, p. 598-606, [<https://doi.org/10.1093/beheco/10.5.598>].
40. WINDSOR, R. L; FEGELY, J. L. y ARDIA, D. R. 2013. The effects of nest size and insulation on thermal properties of Tree Swallow nests. *Journal of avian biology*. Vol. 44, no 4, p. 305-310, [<https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2013.05768.x>].
41. CASTRO, F. 2015. Relación entre el aislamiento del nido y el éxito reproductor en el gorrión molinero (*Passer montanus* L.). Universidad Complutense de Madrid. Madrid, España.

42. LOMBARDO, M. P. 1994. Nest architecture and reproductive performance in Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *The Auk*. Vol. 111, no 4, p. 814-824, [<https://doi.org/10.2307/4088813>].
43. SOLER, J; DE NEVE, L; MARTÍNEZ, J. y SOLER, M. 2001. Nest size affects clutch size and the start of incubation in Magpies: an experimental study. *Behavioral Ecology*. Vol. 12, p. 301-307, [<https://doi.org/10.1093/beheco/12.3.301>].
44. ÁLVAREZ, E. y BARBA, E. 2008. Nest quality in relation to adult bird condition and its impact on reproduction in Great Tits *Parus major*. *Acta Ornithologica*. Vol. 43, no 1, p. 3-9, [<https://doi.org/10.3161/000164508X345275>].
45. MCGOWAN, A; SHARP, S. P. y HATCHWELL, B. J. 2004. The structure and function of nests of Long-tailed Tits *Aegithalos caudatus*. *Functional Ecology*. Vol. 18, no 4, p. 578-583, [<https://www.jstor.org/stable/3599074>].
46. WESOŁOWSKI, T. 2003. Clutch size and breeding performance of Marsh Tits *Parus palustris* in relation to hole size in a primeval forest. *Acta ornithologica*. Vol. 38, no 1, p. 65-72, [<https://doi.org/10.3161/068.038.0102>].
47. REMSEN, J. V; ARETA, J. I; BONACCORSO, E; CLARAMUNT, S; JARAMILLO, A; PACHECO, J. F; ROBBINS, M. B; STILES, F. G; STOTZ, F. y ZIMMER, K. J. 2019. A classification of the bird species of South America. South American Classification Committee. American Ornithological Society. Consulta: 5 de enero 2020, [<http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>].
48. LLAMBÍAS, P. E; JEFFERIES, M. M; CÁCERES, D. P; GARRIDO, P. S; ZARCO, A; ARRIETA, R. S. Y 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*. Vol. 162, no 1, p. 75-89, [<https://doi.org/10.1111/ibi.12722>].
49. ZARCO, A. Y LLAMBIAS, P. E. 2018. Chercán de las vegas, *Cistothorus platensis*. En MEDRANO, F; BARROS, R; NORAMBUENA, H; MATUS, R. y SCHMITT, F. *Atlas de las aves nidificantes de Chile*. Santiago: Red de Observadores de Aves y Vida Silvestre de Chile, p. 516,517.
50. DE LA PEÑA, M. R. 2013. *Nidos y reproducción de las aves argentinas*. Ediciones Biológica. Serie Naturaleza, Conservación y Sociedad N° 8. Santa Fe, Argentina, [ISBN 978-987-27043-7-7].
51. BURNS, J.T. 1982. Nests, territories and reproduction of the Sedge Wren (*Cistothorus platensis*). *The Wilson Bulletin*. Vol. 94, no 3, p. 338-349, [<https://www.jstor.org/stable/4161644>].
52. HERKERT, J. R; KROODSMA, D. E. y GIBBS, J. P. 2020. Sedge Wren (*Cistothorus platensis*) En *Birds of the World* (A. F. Poole and F. B. Gill, Editors). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA, [<https://doi.org/10.2173/bow.sedwre.01>]
53. CARRETERO, E. 2000. Vegetación de los Andes Centrales de la Argentina. El Valle de Uspallata, Mendoza. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*. Vol. 34, no 3, p. 127-148.

54. R CORE TEAM. 2019. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria. R Foundation for Statistical Computing, [<https://www.R-project.org/>].
55. BATES, D; MÄCHLER, M; BOLKER, B. y WALKER, S. 2014. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*. Vol. 67, p. 1-48, [<https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>].
56. JÄRVINEN, A. 1996. Correlation between egg size and clutch size in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in cold and warm summers. *Ibis*. Vol. 138, no 4, p. 620-623, [<https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1996.tb04762.x>].
57. MATYSIOKOVÁ, B. y REMEŠ, V. 2014. The importance of having a partner: male help releases females from time limitation during incubation in birds. *Frontiers in zoology*. Vol. 11, no 1, p. 24, [<https://doi.org/10.1186/1742-9994-11-24>].
58. CORREA MORALES, J. C. y SALAZAR URIBE, J. C. 2016. Introducción a los modelos mixtos. *Escuela de Estadística*, 2016. Medellín: Universidad Nacional de Colombia, ISBN: 978-958-775-953-2.
59. GRUEBER, C. E; NAKAGAWA, S; LAWS, R. J. y JAMIESON, I. G. 2011. Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *Journal of evolutionary biology*. Vol. 24, no 4, p. 699-711, [<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02210.x>].
60. DI RIENZO J.A; CASANOVES F; BALZARINI M.G; GONZALEZ L; TABLADA M. y ROBLEDO C.W. InfoStat versión 2014. *Grupo InfoStat*. FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina, [<http://www.infostat.com.ar>].
61. BARTON, K. 2019. MuMin:Multi-Model Inference. R package version 1.43.6, [<https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>].
62. CERÓN-CARDONA, J; VOOZ, J. P y LONDOÑO, G. A. 2018. Nesting biology of the White-winged Shrike-Tanager (*Lanio versicolor*). *The Wilson Journal of Ornithology*. Vol. 130, no 3, p. 639-649, [<https://doi.org/10.1676/17-050.1>].
63. ARSLAN, N. y MARTIN, T. 2019. Reproductive biology of Grey-breasted Wood-Wren (*Henicorhina leucophrys*): A comparative study of tropical and temperate wrens. *The Wilson Journal of Ornithology*. Vol. 131, no 1, p. 1-11, [<https://doi.org/10.1676/18-12>].
64. JOHNSON, E. y BEST, L. 1982. Factors affecting feeding and brooding of Gray Catbird nestlings. *The Auk*. Vol. 99, no 1, p. 148-156.
65. MITCHELL, A. E; TUH, F. y MARTIN, T. E. 2017. Breeding biology of an endemic Bornean turdid, the Fruithunter (*Chlamydochaera jefferyi*), and life history comparisons with *Turdus* species of the world. *The Wilson Journal of Ornithology*. Vol. 129, no 1, p. 36-45, [<https://doi.org/10.1676/1559-4491-129.1.36>].
66. MORTON, M. y CAREY, C. 1971. Growth and the development of endothermy in the mountain white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys oriantha*). *Physiological Zoology*. Vol. 44, no 3, p. 177-189, [<https://www.jstor.org/stable/30155570>].
67. CRESSWELL, W. y MC CLEERY, R. 2003. How Great Tits maintain synchronization of their hatch date with food supply in response to long-term variability in temperature. *Journal of Animal Ecology*. Vol. 72, no 2, p. 356-366, [<https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00701.x>].

68. WINKLER, D. W; LUO, M. K. y RAKHIMBERDIEV, E. 2013. Temperature effects on food supply and chick mortality in Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *Oecologia*. Vol. 173, no 1, p. 129-138, [<https://doi.org/10.1007/s00442-013-2605-z>].
69. MORENO, J. 1987. Parental care in the wheatear *Oenanthe oenanthe*: effects of nestling age and brood size. *Ornis Scandinavica*. Vol. 18, no 4, p. 291-301, [<https://doi.org/10.2307/3676898>].
70. HOLWAY, D. A. 1991. Nest-site selection and the importance of nest concealment in the Black-throated Blue Warbler. *The Condor*. Vol. 93, no 3, p. 575-581, [<https://doi.org/10.2307/1368189>].
71. JOERN, W. y JACKSON, J. 1983. Homogeneity of vegetational cover around the nest and avoidance of nest predation in mockingbirds. *The Auk*. Vol.100, p. 497-499.
72. MUELLER, A; MILLER, K. y BOWERS, E. 2019. Nest microclimate during incubation affects posthatching development and parental care in wild birds. *Scientific reports*. Vol. 9, no 1, p. 1-11, [<https://doi.org/10.1038/s41598-019-41690-4>].
73. ANDREASSON, F; NORD, A. y NILSSON, J. 2018. Experimentally increased nest temperature affects body temperature, growth and apparent survival in blue tit nestlings. *Journal of Avian Biology*. Vol. 49, no 2, p. 1-14, [<https://doi.org/10.1111/jav.01620>].

ANEXO

Tasas de entrega y contribución relativa al aprovisionamiento

El macho y la hembra incrementaron gradualmente su tasa de entrega a medida que los pichones fueron creciendo. La tasa de entrega por hora promedio del macho en pichones tempranos fue de 3,75 viajes de alimentación / h (rango = 0 – 13,41 viajes / h); en intermedios 4,68 viajes de alimentación / h (rango = 0 – 12,72 viajes / h) y en pichones tardíos 5,79 viajes alimentación / h (rango = 0 – 19,32 viajes / h). Fueron significativamente diferentes entre sí (Test de Tukey para pichones tempranos vs medios, $z = 3,82$ y $p = < 0,001$; tempranos vs tardíos $z = 6,55$ y $p = < 0,001$; y medios vs tardíos $z = 2,98$ y $p = < 0,008$). La tasa de entrega por hora promedio de la hembra en pichones tempranos fue de 3,72 viajes alimentación / h (rango = 0,85-10,29 viajes / h); en medios 5,11 viajes alimentación / h (rango = 1,07 – 13,52 viajes / h); y en pichones tardíos 6,88 viajes alimentación/h (rango = 0,21-18,01 viajes / h). Fueron significativamente diferentes entre sí (Test de Tukey para pichones tempranos vs medios, $z = 6,16$ y $p = < 0,001$; de tempranos vs tardíos $z = 12,94$ y $p = < 0,001$ y en medios vs tardíos $z = 7,05$ y $p = < 0,008$).

Sin embargo, la contribución relativa del macho al aprovisionamiento disminuyó gradualmente conforme los pichones fueron creciendo. En pichones tempranos la provisión relativa media fue de 0,47 (rango: 0-0,89) viajes macho / total de viajes; en intermedios de 0,46 (0-0,87) viajes macho / total de viajes; y en tardíos 0,41 (0-0,99) viajes macho / total de viajes. No hubo diferencias significativas de contribución relativa del macho entre pichones tempranos e intermedios, pero si entre estos dos estadios y tardíos (Test de Tukey para pichones tempranos vs medios $z = - 1,89$ y $p = < 0,139$; tempranos vs tardíos $z = 19,02$ y $p = < 0,001$ y medios vs tardíos $z = 20,39$ y $p = < 0,001$). En pichones tardíos las hembras son la principal fuente de alimentación de los pichones.