

UCH-FC  
MAG-B  
M492  
C.L.

¿Existe influencia del tipo de nido, la  
dieta y la sociabilidad sobre la  
variabilidad del tamaño de puesta en  
Passeriformes?

**Tesis**

Entregada A La  
Universidad De Chile  
En Cumplimiento Parcial De Los Requisitos  
Para Optar Al Grado De

Magíster en Ciencias Biológicas

Facultad De Ciencias

Por

Fernando Anand Medrano Martínez

Junio, 2017

Director de Tesis Dr: Rodrigo A. Vásquez Salfate

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION

TESIS DE MAGÍSTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magíster presentada por el candidato.

**Fernando Anand Medrano Martínez**

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 27 de septiembre de 2017.

Director de Tesis:

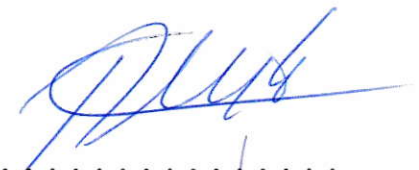
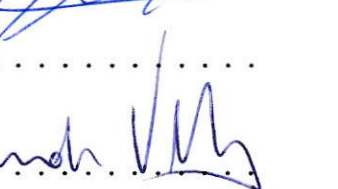
Dr. Rodrigo Vásquez



.....

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Pablo Sabat

.....  
.....

Dr. Claudio Veloso

A por el entendimiento de los patrones  
observados en la naturaleza

## AGRADECIMIENTOS

Esta vez quisiera agradecer a quienes hicieron posible el desarrollo de esta tesis. Primero que todo, a mi amigo Patrich Cerpa, quien me introdujo al mundo de la ecología evolutiva, y con quien he tenido las discusiones y reflexiones más interesantes respecto a las adaptaciones de los seres vivos a su entorno. Luego, a quienes me ayudaron con el desarrollo de esta tesis: Sharon Montecino me ayudó con la recolección de información desde el Handbook of Birds of the World, Óscar Hernández y Sebastián Pardo, quienes me asesoraron y ayudaron con los métodos filogenéticamente independientes y a mi tutor, Rodrigo Vásquez quien me acogió en su laboratorio y enriqueció esta investigación con sus comentarios y reflexiones.

También agradezco a los proyectos FONDECYT 1140548, ICM-P05-002, y PFB-23-CONICYT que financiaron parte del proyecto y a la Beca de CONICYT de Magíster Nacional código: CONICYT-PCHA/MagísterNacional/2015-22150082.

Por otra parte, quisiera dedicar esta tesis a mi pareja, Montserrat quien me ha acompañado durante estos años, comprendido y apoyado mis ideas y constantes viajes ornitológicos, y a mi familia quien fue la base que fomentó mi interés temprano por la ciencia y por la vida silvestre.

## ÍNDICE DE MATERIAS

RESUMEN BIÓGRAFICO .....	iv
AGRADECIMIENTOS .....	v
ÍNDICE DE MATERIAS .....	vi
LISTA DE TABLAS .....	vii
LISTA DE FIGURAS .....	viii
RESUMEN .....	ix
ABSTRACT .....	x
INTRODUCCIÓN .....	1
MATERIALES Y MÉTODOS .....	13
RESULTADOS .....	19
DISCUSIÓN .....	22
CONCLUSIONES .....	30
REFERENCIAS .....	31

## LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Valores de AIC para los modelos propuestos	20
Tabla 2. Valores del coeficiente de Pagel para cada una de las variables propuestas	21

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Hipótesis de árbol de las relaciones  
filogenéticas utilizadas en esta tesis. .... 18

## RESUMEN

El tamaño de puesta en aves se encuentra determinado por la cantidad y variabilidad de los recursos y de las condiciones ambientales como el clima y la presión de depredación. Sin embargo, se desconoce si es que algunos rasgos de historia de vida influyen en que el tamaño de puesta varíe diferencialmente entre especies. En esta tesis, se pone a prueba si el tipo de nido, el grado de especialización en la dieta y el grado de sociabilidad influyen sobre la variación que presentan las especies en el tamaño de puesta. Para dicho análisis, se realizó un análisis de PGLS, en donde se incluye la filogenia de las especies involucradas y el tamaño de la especie como variable correctora. También se evaluó cuánto influye la filogenia sobre la variabilidad del tamaño de puesta mediante el coeficiente de Pagel. Ninguno de los modelos que utilizan las variables propuestas se asoció significativamente a la variabilidad del tamaño de puesta. Sin embargo, la variabilidad del tamaño de puesta no se asoció sólo a las relaciones filogenéticas, por lo que es necesario explorar qué otras variables podrían afectar la variabilidad inter-específica en el tamaño de puesta.



## ABSTRACT

Clutch size in birds depends on the variation of resources and the environmental conditions as climate and predation pressure. However, the factors influencing on the differences of this variation among species are not clear. In this thesis, I assess if the kind of nest, diet specialization and sociability influence on the clutch size variation among species. With this purpose, a PGLS analysis was done, where I used the phylogeny tree and the body size as covariables. Also, I assess the influence of phylogeny using the Pagel coefficient. None of the models using the proposed variables influence on the clutch size variation between species. However, this is not due to the phylogeny, so it is necessary to explore new variables that could be influencing on the differences on the variation of clutch size.

## INTRODUCCIÓN

La variación fenotípica de un rasgo a lo largo de la distribución de una especie puede tener como causa a los procesos de selección natural que han generado adaptaciones locales para ciertos recursos y condiciones determinados, a procesos del desarrollo en el lugar que determinan la manifestación de un rasgo, y a la plasticidad fenotípica de dicho rasgo (Dawkins 1976, West-Eberhard 1989, Stearns 1992, Pigliucci 2001).

En el caso de las aves, uno de los rasgos fenotípicos cuya variación ha sido ampliamente estudiada es el número de huevos que pone la hembra en un evento reproductivo ("tamaño de puesta") (Vuilleumier 2004, Xiao et al. 2016). Con éste, se establece la cantidad potencial de crías que podrían salir del nido (Lack 1954, Cody 1966, Lima 1987) y, por ende, el éxito de un individuo en replicar sus genes. Sin embargo, la producción de más crías genera costos, los que se encuentran asociados al número de huevos (Carey 1996, Ward 1996, Monaghan & Nager 1997), esfuerzo de incubación (Ward 1996, Haltorn & Reinertsen 1985, Morero & Carlson 1989) y de crianza/mantenimiento de los pichones (Lack 1947, Cody 1966),

los cuales hacen que aumentar el tamaño de puesta pueda disminuir la probabilidad de supervivencia de los padres y/o el éxito de la nidada (Lack 1947, Lack 1954, Skutch 1949), como también el potencial reproductivo en puestas subsiguientes de los padres (Charnov & Krebs 1974, Nur 1988, Krebs & Davies 1993).

Por estas razones, han evolucionado mecanismos mediante los cuales la hembra tendría la capacidad de definir el tamaño óptimo de puesta dependiendo de los recursos, condiciones y presiones del medio endógeno y exógeno, existiendo por ende una plasticidad conductual que determinaría dicho rasgo (Lack 1954, Lima 1987, pero véase Haywood 2016). La existencia de un tamaño de puesta que tiende a optimizar el número de pichones que pueden ser criados bajo ciertos recursos y condiciones en un ambiente determinado ha sido demostrado a través de la remoción experimental de huevos en la nidada, tras la cual la madre sigue poniendo huevos, alcanzando nidadas con incluso el doble del número de huevos de una nidada promedio para la especie (Lack, 1954; Kennedy & Power, 1990).

Para explicar qué factores endógenos y exógenos contribuyen a que exista variación en el tamaño de puesta, se han propuesto numerosas hipótesis, siendo considerado un tema central dentro de la ornitología (Vuilleumier, 2004).

Una de las primeras hipótesis que intenta explicar este fenómeno fue la presentada por David Lack (1947), donde se propone que el tamaño de puesta es un rasgo ajustado por selección natural en relación al número máximo de pichones que los padres son capaces de alimentar con éxito en una época y sector determinado. Esto, debido a la cantidad de horas que los padres tienen disponibles para forrajear y, por ende, para alimentar a su nidada. De esta forma, Lack (1947) explica por qué el tamaño de puesta es menor en regiones tropicales que en zonas templadas dentro del rango de distribución de una misma especie, argumentando que en latitudes mayores en la época reproductiva el largo del día es mayor. Esta teoría ha recibido algunas críticas, debido a que no explica la variación del tamaño de puesta entre especies que se alimentan de presas similares en un mismo sitio (Martin, 1995, 2014). Sin embargo, estas críticas no consideran la herencia filogenética, es decir que, ante un mismo estímulo ambiental, dos especies no necesariamente responden de la misma forma debido a su historia evolutiva (Mahler & Tubaro, 2002) y a eventuales variaciones en otros rasgos de historia de vida.

Posteriormente, Skutch (1949) propuso que el factor que determina el tamaño de puesta es el evitar la potencial atracción de depredadores hacia el nido. Su explicación es

que, si existe un mayor número de pichones en el nido, los adultos deben visitar el nido con mayor frecuencia con el fin de alimentarlos y de mantener el nido limpio, lo que hace que éste sea más fácilmente detectable por depredadores (Skutch, 1949). Posteriormente, Skutch (1985), propone que dicha hipótesis además explicaría el patrón encontrado por Lack (1947), pues argumenta que existe una mayor presión de depredación sobre nidos en el trópico que en zonas templadas, y que por ende en el trópico el tamaño de puesta es menor dentro de una misma especie. Algunos estudios, como el de Martin et al. (2000), demostraron cuantitativamente que la depredación sobre los nidos no varía significativamente con la latitud y que, por lo tanto, la hipótesis de Skutch no explicaría la variación latitudinal del tamaño de puesta aun cuando sí podría ser una variable predictora del mismo.

Por otro lado, Ashmole (1963) planteó la hipótesis de que en aves marinas el tamaño de puesta se encuentra ajustado como respuesta a la disponibilidad de recursos ambientales, relacionándolo con la competencia intra-específica. En su hipótesis, plantea que la estacionalidad bioclimática (i.e. diferencias en temperaturas y/o productividad primaria) se encuentra directamente relacionada con la magnitud de la mortalidad en la época no-reproductiva de parte de la población. Por esto, en sitios con estacionalidad más

marcada, en el inicio de la temporada reproductiva la población se encuentra por debajo de la capacidad de carga, existiendo una mayor cantidad de recursos disponibles per cápita para la crianza (debido a la menor competencia intra-específica) en comparación con aquellos sitios donde la estacionalidad es menos marcada. Ricklefs (1980) encontró el mismo patrón para passerinos y argumentó que éste es el factor que podría explicar la variación latitudinal descrita por Lack (1947), debido a que las zonas templadas presentan una estacionalidad más marcada que zonas tropicales. Recientemente, Horak et al. (2015) pusieron a prueba esta hipótesis en aves de África, utilizando como indicador de la estacionalidad de la productividad ael "NDVI" (Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada). En este estudio, encontraron los mismos patrones encontrados por Ricklefs (1980), quien lo evaluó a través de un indicador más indirecto de la productividad primaria (evapotranspiración del ecosistema). Si bien es cierto, la hipótesis de Ashmole (1963) también ha sido criticada por no explicar las diferencias del tamaño de puesta para especies que se alimentan de los mismos ítems (Martin, 2014), estas críticas no evaluaron si es que existe un sesgo filogenético (Mahler & Tubaro, 2002) u otros factores de historia de vida que podrían gatillar esta diferencia.

Finalmente, Möller et al. (2014) evaluando la relación intra-específica existente entre el tamaño del nido y el tamaño de puesta, encontraron una relación positiva entre ambas variables. Los autores propusieron que, dentro de una especie, mientras mayor es el tamaño de un nido, mayor es el número de pichones que éste puede acoger debido a que se da un mejor soporte estructural a los pichones, se evita su hacinamiento y consecuentemente la posibilidad de que algunos de ellos caigan, y se genera un microclima que evita cambios indeseados de temperatura.

Si bien es cierto, estas hipótesis analizan los factores que influyen sobre la variación intra-específica del tamaño de puesta, existen escasas y poco exploradas hipótesis que expliquen por qué la forma y magnitud de esta variación difiere entre especies. Esto, pese a que el tamaño de puesta casi no difiere entre individuos de una especie (e.g. en los órdenes Procellariiformes y Columbiformes, en la familia Trochilidae y algunas especies de los géneros Tyrannidae y Tangaridae), mientras que en otras difiere de forma acentuada, llegando la relación entre el tamaño de puesta mayor y el menor a ser de 1:8 (e.g. algunas especies de las familias Corvidae y Emberizidae).

Lack (1954) abordó tangencialmente esta pregunta, planteando que aquellas especies generalistas en la obtención

de recursos tróficos deberían tener una menor variabilidad en el tamaño de puesta que aquellas especies especialistas, pues las primeras no necesitan predecir exactamente cuántos recursos tendrán cuando nazcan sus pichones al ser capaces de utilizar diferentes recursos. Debido a esto, las especies generalistas tendrían una condición corporal similar, por lo que el tamaño de puesta variaría menos que en especies especialistas, las que se verían condicionadas a la predicción individual sobre cuántos recursos estarán disponibles para sus pichones. En especies especialistas además existiría una condición corporal heterogénea, por lo que habría una mayor variación del tamaño de puesta.

Por otra parte, Högstedt (1980) planteó que un factor que influye sobre la variación del tamaño de puesta es el grado de sociabilidad de las especies, distinguiendo entre especies sociales y no-sociales. Su hipótesis es que como las especies más sociales forrajejan juntas, la condición corporal entre los individuos de la especie sería más homogénea en comparación a especies menos sociables y, por lo tanto, la cantidad de recursos que las especies sociales tienen para alimentar a sus pichones es menos variable. Sin embargo, esta predicción se puso a prueba sólo en un grupo de 16 especies, y en un único sitio de estudio, por lo que es necesario ponerla a prueba en una escala más global.



Un factor adicional que podría tener influencia sobre la variación inter-específica de tamaño de puesta, es el cuán determinado se encuentra el tamaño del nido por factores exógenos a los padres. Según lo propuesto por Möller et al. (2014), el tamaño de puesta está relacionado con el tamaño del nido. Por esto, aquellas especies que son capaces de escoger el tamaño de éste (nidos en copa, domos o nidificadores de cavidades primarias) tienen como factor de variabilidad del tamaño de puesta sólo a su capacidad de criar a los pichones con éxito, mientras que aquellas especies que se encuentran restringidas al tamaño de la cavidad en la que nidifican (nidificadores de cavidades secundarias) dependen también del tamaño de la cavidad como factor adicional de variación en el tamaño de puesta, por lo que su tamaño de puesta debería ser más variable

Hasta la fecha, no existen investigaciones que hayan evaluado de forma global la importancia de la diversidad de la dieta, la sociabilidad y el tipo del nido, sobre la variación inter-específica el tamaño de nidada. En esta tesis, se evaluó la influencia de estos tres factores sobre la variación en el tamaño de puesta.

Las hipótesis de este trabajo se pusieron a prueba en el orden de los Passeriformes, el cual es un taxón monofilético con 6.675 especies conocidas (Ericson et al., 2003; Birdlife,

2015). Las especies de este orden se encuentran distribuidas en África, Asia, Oceanía, Europa y América (Barker et al., 2004), es posible observar una gran diversidad de rasgos de historia de vida a lo largo de toda su filogenia y se han adaptado a características ecológicas diferentes en todo el mundo (Nee et al., 1992; Cardillo, 1999). En este taxón existen convergencias evolutivas en los rasgos buscados (e.g., nidificación en cavidades secundarias presentes en Furnariidae y en Hirundinidae), lo que permite poner a prueba las hipótesis planteadas a continuación.

## Hipótesis del trabajo

1) En passerinos, según la hipótesis de Lack (1954), la diferencia interespecífica en el rango existente entre el tamaño mínimo y el tamaño máximo de puesta de una especie se encuentra influenciada por el grado de especialización de los recursos tróficos inherente a las especies, lo cual se debe a que aquellas aves que son capaces de alimentar a sus pichones con una mayor gama de recursos tróficos pueden estimar la cantidad de recursos que estarán disponibles al momento de tener que alimentar a sus crías y tienen una condición corporal más homogénea, por lo cual se esperaría una menor variabilidad en el rango del tamaño de puesta en aquellas especies que en especies que tienen una dieta más especializada.

2) En passerinos, según la hipótesis de Högestedt (1980), la diferencia interespecífica en el rango existente entre el tamaño mínimo y el tamaño máximo de puesta de una especie se encuentra influenciada por el grado de sociabilidad inherente a las especies, debido a que aquellas aves que son sociales durante la época reproductiva presentan una condición corporal intra-específica similar, por lo que se esperaría una menor variabilidad en el rango del tamaño de puesta en

aquellas especies sociales que en aquellas no sociales.

3) En passerinos, la diferencia interespecífica en el rango existente entre el tamaño mínimo y el tamaño máximo de puesta de una especie se encuentra influenciada por la capacidad de una especie de generar su propio nido, pues existe una relación entre el tamaño de puesta y el tamaño del nido. Dicho esto, aquellas especies que ven condicionado el tamaño de su nido al tamaño de una cavidad pre-existente (i.e. nidificadores de cavidades secundarias) añaden un factor de variación al tamaño de puesta, por lo que se esperaría una mayor variabilidad en el rango del tamaño de puesta en aquellas especies que nidifican en cavidades secundarias que en aquellas que construyen su propia cavidad o que generan un nido de copa.

Objetivo general:

Evaluar factores ecológicos y de historia de vida de las especies que podrían influir sobre la variación en el rango del tamaño de puesta en Passeriformes.

Objetivos específicos:

- Evaluar cómo la generalidad de los recursos tróficos de las especies influye sobre la variabilidad del tamaño de puesta en Passeriformes.
- Evaluar cómo el grado de sociabilidad influye sobre la variabilidad del tamaño de puesta en Passeriformes.
- Evaluar cómo el tipo de nido influye sobre la variabilidad del tamaño de puesta en Passeriformes.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Para poner a prueba las hipótesis planteadas es necesario obtener un indicador de la variación del tamaño de puesta para la mayor cantidad de especies posible. Con este fin, se realizó una revisión bibliográfica sistemática del tamaño de puesta mínimo y máximo habitual (i.e. excluyendo datos anecdóticos) para cada especie, utilizando como fuente la serie literaria "Handbook of Birds of the World Alive (HBW)" (del Hoyo et al. 2016). Dicho procedimiento se realizó para todas las especies del orden de los Passeriformes del mundo (n=6.675) utilizando la lista taxonómica propuesta por Birdlife International (2015), base taxonómica del HBW. De esta forma, se obtuvo la mayor cantidad de coincidencias posibles entre la lista y las especies con información en el HBW, obteniéndose así el mayor número de especies posibles con información para el análisis.

Con estos datos, se calculó la razón entre el tamaño de puesta máximo y el mínimo (Tamaño máximo/Tamaño mínimo) de cada especie. Esto es un indicador cuantitativo que permite estimar la variación intra-específica del tamaño de puesta al no existir la información suficiente en esta plataforma que

permita calcular medidas de dispersión de la media (como varianza o desviación estándar).

Adicionalmente, durante la revisión de las fichas del HBW se extrajo información sobre el tipo de nido (cavidades secundarias/otros), el sistema social de la especie durante la época reproductiva (uso/no uso de bandadas) y el tipo de dieta que entregan a los pichones (carnívora (incluyendo insectos)/herbívora/omnívora) de cada especie, la cual se encuentra disponible en las fichas dentro del HBW.

Además, se incluyó como covariable al tamaño corporal el cual podría mejorar el poder predictivo de cada variable ya que los rasgos de historia de vida como el tamaño de puesta suelen estar relacionados con el tamaño del organismo (Shingleton 2011). El tamaño corporal fue cuantificado a través de la masa corporal, la cual se extrajo de la enciclopedia "CRC Handbook of Avian Body Masses" (Dunning 2008).

Para evaluar si existen relaciones entre cada uno de los factores con la variación del tamaño de puesta se utilizó método comparativo filogenético. Los métodos comparativos filogenéticos permiten poner a prueba hipótesis, comparando rasgos cuantitativos o cualitativos en grupos amplios de especies, incluyendo dentro de los procesos estadísticos a la influencia de la filogenia de dichos rasgos (Mahler & Tubaro,

2002).

En este caso, el método comparativo filogenético utilizado fueron los "Phylogenetic Generalized Least Squares" (PGLS; véase Hernández et al., 2013, Graber 2013 y Symonds & Blomberg 2014), donde se utilizaron los siguientes modelos:

$$\log_{10}P = D + \varepsilon$$

$$\log_{10}P = S + \varepsilon$$

$$\log_{10}P = N + \varepsilon$$

$$\log_{10}P = \log_{10}M * (1 + D) + \varepsilon$$

$$\log_{10}P = \log_{10}M * (1 + S) + \varepsilon$$

$$\log_{10}P = \log_{10}M * (1 + N) + \varepsilon$$

$$\log_{10}P = \log_{10}M * (1 + D + S + N) + \varepsilon$$

Siendo,

P: Proporción tamaño puesta (máximo/mínimo) de cada especie

D: Dieta de la especie

S: Sociabilidad de la especie

N: Tipo de nido de la especie

M: Masa promedio de la especie

$\varepsilon$ : Residual de la variación

Los modelos incluyeron, entonces, a cada variable como la predictora de la variación del tamaño de puesta, existiendo



además los modelos que incluyen al tamaño como covariable, y un modelo con las tres variables como predictoras. Como los datos de la proporción entre el tamaño de puesta máximo y mínimo de las especies, y de la masa de las especies no presentan una distribución normal, se aplicó logaritmo en base 10.

Para utilizar PGLS, es necesario incluir una hipótesis de las relaciones filogenéticas entre las especies contenidas dentro del análisis, la cual debería tener el mayor consenso posible. En el caso de las aves, una de las hipótesis filogenéticas que compila el mayor número de especies, y a la vez con alto nivel de consenso, es la provista por Jetz et al. (2012) en el proyecto "Bird Tree", donde utiliza como base al árbol filogenético construido por Hackett et al. (2008) (véase Rubolini et al. 2015). En esta tesis, se utilizó un árbol que incluye a las especies con la información suficiente para poner a prueba las tres hipótesis de forma simultánea, de manera de poder comparar si ellas se ajustan de forma significativa a la variable respuesta (en este caso, la variación del tamaño de puesta). El árbol de las especies con las cuales se trabajó se presenta en la Figura 1.

Para evaluar si los modelos predicen de forma significativa la variación del tamaño de puesta, se empleó el

Criterio de Información de Akaike (AIC), comparando su valor de AIC con el construido a través de un modelo nulo, de forma de establecer si los modelos presentan una respuesta más significativa que la esperada por el azar (Gotelli & Graves 1996, Freckleton 2009).

Finalmente, se calculó la señal filogenética de la variable para cada modelo mediante el coeficiente de Pagel ( $\lambda$ ) (Pagel 1999). Este coeficiente es una medida de correlación filogenética y permite conocer el grado de relación del rasgo para las especies involucradas en el árbol seleccionado. Cuando el coeficiente de Pagel es 0, los valores de la variable son filogenéticamente independientes, por lo que se cumpliría uno de los supuestos de la estadística inferencial. Por otra parte, cuando el valor es menor a 1, los valores son menores a lo esperado por las relaciones filogenéticas, y cuando es mayor a 1, los valores de la hipótesis son mayores a los esperados por la estructura de la filogenia (Pagel 1999).

Todos los análisis estadísticos fueron realizados con R, utilizando el paquete APE (R Development Core Team 2014).

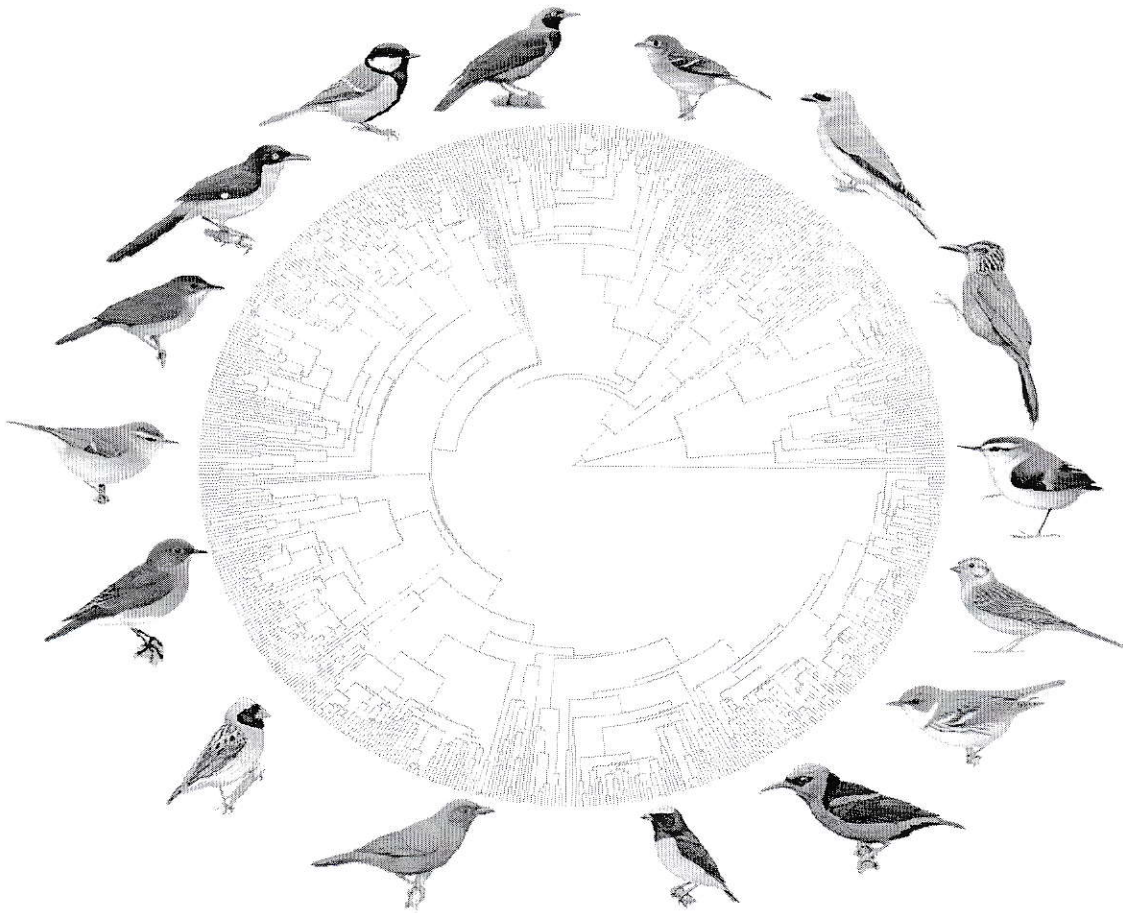


Figura 1. Hipótesis de árbol de las relaciones filogenéticas utilizadas en esta tesis.

## RESULTADOS

Como insumo para la puesta a prueba de estas hipótesis, se obtuvo la información suficiente para 578 especies.

Como resultado de los PGLS, el modelo con menos valor de AIC fue el modelo nulo, lo que indica que agregarle variables predictoras a un modelo no mejora su poder predictivo. Esto quiere decir que no existe soporte estadístico para las hipótesis propuestas en esta tesis (Véase Tabla 1).

Además, como muestran los resultados en la Tabla 1, al agregar como covariable al Tamaño corporal se disminuyó el poder predictivo de cada modelo.

Adicionalmente, en la Tabla 2 se presentan los valores del coeficiente de Pagel  $\lambda$  para las variables de las hipótesis propuestas, que presentan el valor de la influencia filogenética sobre el valor de respuesta de cada variable. Estos muestran que el valor predictivo de cada variable sobre la variabilidad del tamaño de puesta no se debe a su filogenia, aun cuando no son completamente independientes (en cuyo caso, tendrían un valor de 0).

Tabla 1. Valores de AIC para los modelos propuestos

Variable	AIC
Sociabilidad	660.135
Tipo de nido	660.597
Dieta	666.605
Sociabilidad * Masa	670.267
Tipo de nido * Masa	662.744
Dieta * Masa	681.233
Sociabilidad +	692.530
Tipo de nido + Dieta	
Modelo nulo	654.987

Tabla 2. Valores del coeficiente de Pagel para cada una de las variables propuestas

<b>Variable</b>	$\lambda$
<b>Sociabilidad</b>	0.542
<b>Tipo de nido</b>	0.541
<b>Dieta</b>	0.544
<b>Sociabilidad * Masa</b>	0.542
<b>Tipo de nido * Masa</b>	0.541
<b>Dieta * Masa</b>	0.545
<b>Sociabilidad +</b>	0.540
<b>Tipo de nido + Dieta</b>	

## DISCUSIÓN

Tras poner a prueba las hipótesis planteadas, se concluyó que la dieta, la sociabilidad y el tipo de nido no influyen de forma significativa sobre la magnitud de la variación del tamaño de puesta en el grupo de aves estudiado.

Existen al menos tres posibles explicaciones, no excluyentes entre sí, que podrían explicar la ausencia de efecto: (i) no existe una relación entre la variable puesta a prueba y la magnitud de la variabilidad del tamaño de puesta, (ii) la forma en la que se categorizaron las variables independientes no es la adecuada o (iii) la forma de medir la magnitud de la variabilidad del tamaño de puesta, a través de la proporción entre el tamaño de puesta máximo y el tamaño de puesta mínimo, no es suficiente para capturar correctamente esta variable.

Sobre la inexistencia de relación entre variables predictoras y variabilidad inter-específica del tamaño de puesta.

La primera hipótesis, en base a la inferencia realizada por Lack (1954), planteó que especies generalistas tróficas deberían tener una variabilidad menor de tamaño de puesta que

especies especialistas. Esta hipótesis podría haberse rechazado dado que, el hecho de que aquellas especies especialistas no puedan predecir la cantidad de alimento para sus pichones al momento de la puesta no necesariamente genera que exista una variabilidad distinta a aquella en la cual los padres sí pueden determinar el alimento que estará disponible para sus pichones, como predeciría la hipótesis de Lack (1954). Esto se podría deber a que la incerteza sobre los recursos tenga efecto sobre otros rasgos de historia de vida, y no sobre el tamaño de puesta.

Por otra parte, la hipótesis de Högstedt (1980) propone que, en especies sociales durante la época reproductiva, el tamaño de puesta varía menos que en especies territoriales en la misma época. Según los resultados de esta tesis, esta predicción no se cumple, y una posible explicación es que el hecho de que una especie sea social no necesariamente implique que la condición corporal intra-específica sea más homogénea dentro de la especie que en especies no sociales, pues podrían existir jerarquías intra-bandadas y entre bandadas (e.g. Gosler 1996., Rogers & Smith 1993, Cuthill et al. 1997, pero véase Koivula et al. 1995).

Finalmente, la hipótesis propuesta en esta tesis que predice que aquellas especies que nidifican en cavidades secundarias (cavidades ya existentes) tienen un tamaño de



puesta más variable que especies que construyen sus propios nidos no se cumple. Una posible explicación es que, en general, la disponibilidad de cavidades apropiadas acordes a las necesidades de los individuos no sea generalmente una variable limitante del crecimiento poblacional (i.e. existiendo más cavidades apropiadas que el número de individuos) como encontraron Wiebe et al. (2006) en bosques de Canadá. En este caso, el tamaño de la cavidad podría ser escogido sabiendo *a priori* el tamaño de puesta a utilizar dadas las condiciones y recursos ambientales (ya sea por cantidad de recursos disponibles para los pichones (Lack 1947), la variabilidad temporal de las condiciones y recursos ambientales (Ashmole 1963) o la presión de depredación (Skutch 1949)), en vez de ser un factor que determine el tamaño de la puesta.

De no existir relación entre las variables predictoras y la variabilidad inter-específica del tamaño de puesta, sería interesante entender cuáles son las variables que sí explican esta variabilidad. Debido a que el tamaño de puesta estaría determinado por la cantidad y estacionalidad de los recursos según las hipótesis de Lack (1947) y Ashmole (1961), y por la presión de depredación según la hipótesis de Skutch (1949), el grado de variación de estas condiciones y recursos al que se encuentra sometida una especie podría estar determinando

el cuánto varía el tamaño de puesta de una especie. Por ello, en estudios futuros se podrían utilizar indicadores de esta variación, como:

1. La superficie de distribución de cada especie, ya que en una distribución más amplia hay mayores probabilidades de encontrar una mayor diversidad de ambientes, en los cuales habitaría la especie (véase Lack 1969).
2. Mediciones de la variación espacial de la productividad y/o la estacionalidad de la productividad a lo largo de la distribución de cada especie, utilizando sistemas de información geográfica (véase como ejemplo a Horak et al. (2015)).
3. Medición de la variación de otros rasgos de historia de vida dentro de cada especie (e.g. supervivencia de los padres y/o los pichones, volumen de los huevos, tiempo de crianza de los pichones). Estos rasgos podrían influir debido a que la asignación de energía, nutrientes y tiempo en esos rasgos está relacionada con la asignación de esos recursos al tamaño de puesta (Roff 1992, Martin 2014).

#### Sobre la categorización de las variables

Una de las posibles explicaciones por las cuales la predicción sobre la especialización de la dieta fue rechazada

podría yacer en una falla de la categorización de esta variable, ya que podría existir una ruptura del supuesto de que las especies omnívoras son más generalistas que aquellas especies que alimentan a sus juveniles solo con vegetales o animales (pudiendo haber especies herbívoras con distintas amplitudes de nicho trófico, véase Shipley et al., 2009 para mamíferos).

Una forma alternativa de poner a prueba esta hipótesis, de forma de prescindir de este supuesto, sería realizar una recopilación sistemática de la amplitud del nicho trófico (para la obtención de la métrica, véase Levins 1962 para una aproximación clásica, y Newsome et al., 2012 para una aproximación con isótopos estables) de la mayor cantidad de especies de paseriformes para los cuales esta información esté disponible en estudios primarios. De esta forma, se obtendría información cuantitativa del grado de especialización en la utilización de los recursos tróficos y se podría comparar esa información, en vez de utilizar variables categóricas como variable independiente. Sin embargo, al utilizar sólo especies que tengan disponible dicha información, el número de muestras probablemente disminuiría.

En cuanto a la hipótesis sobre la sociabilidad, el categorizar entre aquellas especies que utilizan bandadas y

aquellas que no utilizan bandadas durante la época reproductiva podría no representar con detalle la naturaleza de dicha variable. Por ello, una forma cuantitativa de poner a prueba esta hipótesis sería tener información sobre cuán variados son los tamaños de las bandadas durante la época reproductiva de cada especie, lo cual permitiría evaluar si existe la relación entre esta variable y la variabilidad del tamaño de puesta. Sin embargo, a la fecha no existe la información suficiente para realizar este tipo de estudios, por lo que sólo se podría estudiar a nivel local.

Finalmente, para la hipótesis sobre los tipos de nidos, aparentemente sólo se puede utilizar la categorización utilizada en esta tesis, por lo que el rechazo de esta predicción probablemente no se debe a un error en la creación de dichas categorías.

#### Sobre una métrica más adecuada para la variabilidad del tamaño de puesta.

Una forma adicional de poner a prueba cualquiera de las hipótesis es obtener una métrica más adecuada para medir la variabilidad del tamaño de puesta. En este caso, se recopiló a través de la información del HBW el tamaño máximo y el tamaño mínimo, con lo cual se realizó una proporción simple. Sin embargo, esto podría no reflejar de manera fiel la

variabilidad, ya que no considera cuán diferente es el valor respecto a una medida de tendencia central, y solo cuantificaría la proporción en los gastos de poner un huevo adicional. Ante esto, existe al menos una opción, que sería extraer información de fuentes primarias sobre tamaños de puesta de un número suficiente de nidos de una misma especie, pudiendo así calcular un coeficiente de variación del tamaño de puesta. De esta forma, se podría obtener la medida más cercana de la variación del tamaño de puesta posible. Sin embargo, se requeriría un alto esfuerzo para conseguir un número de muestras suficiente para poder tener conclusiones en un grupo amplio de especies, como en esta tesis. Hasta donde investigué, este tipo de información no existe para el grupo estudio ni para ningún grupo amplio de aves.

#### Exploración de las hipótesis en sub-grupos.

La puesta a prueba de estas hipótesis en grupos menores al evaluado inicialmente, pese a que restringiría el grado de generalización de las mismas, podría arrojar nuevos resultados particulares para taxones y/o sitios específicos. Por ejemplo, se podría disminuir el alcance de las hipótesis a algunos grupos específicos, como al grupo de los oscinos o de los sub-oscinos. Por otra parte, se podría reducir a un grupo de especies de una zona geográfica más específica, en

la cual se podría recolectar información con más detalle sobre el tamaño de puesta (incluyendo estadígrafos por especie, como la media y la desviación estándar, como por ejemplo con información provista por de la Peña (2013)), amplitudes de nicho trófico (e.g., Maldonado et al. 2017) y tamaños de bandadas (Medrano et al. datos sin publicar).

Finalmente, y pese a que existen formas alternativas de poner a prueba las hipótesis propuestas, tras esta tesis y con el estado del conocimiento actual sobre la variabilidad del tamaño de puesta, se puede afirmar que no existe influencia del grado de especialización de la dieta, la sociabilidad y el tipo de nido sobre su variación interespecífica. Además, dado que la filogenia no determina de forma inequívoca el tamaño de puesta, es necesario crear nuevas hipótesis que podrían indicar los factores que influyen sobre la variación del tamaño de puesta.

## CONCLUSIONES

El tamaño de puesta en el orden de los paserinos varía más en algunas especies que en otras. En esta investigación se evaluó si tres rasgos relacionados con su historia de vida (tipo de nido, especialización de la dieta y grado de sociabilidad) son los que generan la diferencia en esta variabilidad. Tras poner a prueba estas hipótesis, ninguna de ellas fue un factor determinante en la variabilidad del rasgo, lo cual podría deberse a que estos tres rasgos no influyan sobre la variabilidad del tamaño de puesta, o en errores metodológicos, al categorizar deficientemente las variables, no escoger las variables correctoras adecuadas o al medir la variabilidad. Tras este trabajo, se sugiere iniciar nuevas líneas de análisis, intentando entender por qué algunas especies varían más que otras en su tamaño de puesta, midiendo las mismas variables de forma distinta o variables distintas, con nuevas hipótesis, que incluyen, por ejemplo, factores como la extensión de la distribución de cada especie.

## REFERENCIAS

- Ashmole, N. 1963. The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis* 103: 458-473.
- Barker, F., Cibois, A., Schikler, P., Feinstein, J. & J. Cracraft. 2004. Phylogeny and diversification of the largest avian radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 10: 11040-11045.
- Birdlife International. 2015. The Birdlife checklist of Birds of the world. Version 8. Descargable en: [http://www.birdlife.org/datazone/userfiles/file/Species/Taxonomy/BirdLife\\_Checklist\\_Version\\_80.zip](http://www.birdlife.org/datazone/userfiles/file/Species/Taxonomy/BirdLife_Checklist_Version_80.zip)
- Cardillo, M. 1999. Latitude and rates of diversification in birds and butterflies. *Proceedings of the Royal Society Biology* 266: 1221-1225.
- Carey, C. 1996. Female reproductive energetics. In: *Avian energetics and nutritional ecology*. Carey, C. (ed.). Chapman & Hall.
- Charnov, E.L. & Krebs, J.R. 1974. On clutch-size and fitness. *Ibis* 116: 217-219.
- Cody, M. 1965. A general theory of clutch size. *Evolution* 20: 174-184.
- Conrey, R.Y., Skagen, S.K., Yackel, A.A. & Panjabi, A.O. 2016. Extremes of heat, drought and precipitation depress reproductive performance in shortgrass prairie passerines. *Ibis* 158: 614-629.
- Cuthill, I., Hunt, S., Cleary, C. & C. Clark. 1997. Colour bands, dominance, and body mass regulation in male zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Proceeding of the Royal Society of Biology* 264: 1093-1099.
- Dawkins, R. 1976. *The selfish gene*. Oxford University Press. Oxford, UK. 224 pp.
- de la Peña, M. 2013. Nidos y reproducción de las aves



- Argentinas. Ediciones biológica. Santa Fé, Argentina. 590 pp.
- del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (eds.). 2016. Handbook of the Birds of the World Alive. Lynx Edicions, Barcelona. Citado del sitio web: <<http://www.hbw.com>>.
- Dunning, J.B. 2008. CRC Handbook of Avian Body Masses. Second edition. Taylor and Francis Group. Carolina del Norte. Estados Unidos.
- Ericson, P., Irestedt, M. & Johansson, U. 2003. Evolution, biogeography and patterns of diversification in passerine birds. *Journal of Avian Biology* 34: 3-15.
- Freckleton, R. 2009. The seven deadly sins of comparative analysis. *Journal of Evolutionary Biology* 22:1367-1375.
- Graber, S. 2013. Phylogenetic comparative methods for discrete reponses in evolutionary biology. Master Thesis in Biostatistics. Universitat Zurich.
- Gotelli, N. & Graves, G. 1996. Nulls models in ecology. Smithsonian Institution Press. Washington Press. 385 pp.
- Gosler, A.G. 1996. Environmental and social determinants of winter fat storage in the Great Tit *Parus major*. *Journal of Animal Ecology* 65: 1-17.
- Hackett, S., Kimball, R., Reddy, S., Bowie, R., Braun, E., Braun, M., Chojnowski, J., et al. 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science* 320: 1763-1768.
- Haywood, S. 2016. Can birds count eggs in their nests? *Ibis* 158: 195-198.
- Haltorn, S. & Reinerstsenm R.F. 1985. The effect of temperature and clutch size on the energetic cost of incubation in a free living blue tit (*Parus caeruleus*). *Auk* 102: 470-478.
- Hernández, C., Rodríguez-Serrano, E., Avaria-Llautureo, J., Inostroza-Michael, O., Morales-Pallero, B., Boric-Bargetto, D., Canales-Aguirre, C., Marquet, P. & A. Meade. Using phylogenetic information and the comparative method to evaluate hypothesis in macroecology. *Methods in Ecology and*

Evolution 4: 401-415.

-Högstedt, G. 1980. Evolution of clutch Size in birds: Adaptative variation in relation to territory quality. Science 210: 1148-1150.

-Horák, D., Tószögyová, A. & Storch, D. 2015. Relative food-limitation drives geographical clutch size variation in South African passerines: a large-scale test of Ashmole's seasonality hypothesis. Global Ecology and Biogeography 24: 437-447.

-Jetz, W., Thomas, G., Joy, J., Hartmann, K. & Mooers, A. 2012. The global diversity of birds in space and time. Nature 491: 444-448.

-Kennedy, E.D. & H.W. Power. 1990. Experiments on indeterminate laying in House Wrens and European Starlings. Condor 92: 861-865.

-Koivula, K., Orell, M., Rytönen, S. & K. Lahti. 1995. Fatness, sex and dominance; seasonal and daily body mass changes in Willow tits. Journal of Avian Biology 29: 209-216.

-Krebs, J. & Davies, N. 1993. An introduction to Behavioral Ecology. Blackwell publishing. Oxford, United Kingdom. 524 pp.

-Lack, D. 1947. The significance of Clutch Size, Parts I and II. Ibis 89: 302-352.

-Lack, D. 1948. The significance of Clutch Size, Part III. Ibis 90: 25-45.

-Lack, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Oxford University Press. Oxford, UK. 343 pp.

-Lack, D. 1967. The significance of Clutch Size in Waterfowl. Wildfowl 18: 125-128.

-Lack, D. 1969. The numbers of bird species on islands. Bird study 16: 193-209.

-Levins, R. 1962. Theory of Fitness in a heterogeneous environment: I. The fitness set and adaptative function. American Naturalist 96: 361-373.

- Lima, S. 1987. Clutch size in birds: A predation perspective. *Ecology* 68: 1062-1070.
- Maldonado, K., Bozinovic, F., Newsome, S. & Sabat, P. 2017. Testing the niche variation hypothesis in a community of passerine birds. *Ecology* 98(4): 903-908.
- Mahler, B. & Tubaro, P. 2002. Los métodos comparativos filogenéticos en el estudio de las aves. *El Hornero* 17: 1-8.
- Martin, T. 1993. Evolutionary determinants of Clutch Size in Cavity-nesting birds: Nest predation or limited breeding opportunities? *The American Naturalist* 142: 937-946.
- Martin, T. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation and food. *Ecological Monographs* 65: 101-127.
- Martin, T., Martin, P., Olson, C., Heidinger, B. & Fontaine, J. 2000. Parental Care and Clutch Sizes in North and South American Birds. *Science* 287: 1482-1485.
- Martin, T. 2014. A conceptual framework for Clutch-Size evolution in Songbirds. *The American Naturalist* 183: 313-324.
- Monaghan P. & Nager R.G. 1997. Why don't birds lay more eggs? *Trends in Ecology and Evolution* 12: 270-274.
- Møller, A. P., Adriaensen, F., Artemyev, A. V., Banbura, J., Barba, E., Biard, C., Blondel, J., Bouslama, Z., Bouvier, J.C., Camprodon, J., Cecere, F., Chaine, A., Charmantier, A., Charter, M., Chicon', M., Cusimano, C., Czeszczewik, D., da Silva, L. P., Demeyrier, V., Doligez, B., Doutrelant, C., Dubiec, A., Eens, M., Eeva, T., Faivre, B., Ferns, P. N., Forsman, J. T., García-del-Rey, E., Goldshtein, A., Goodenough, A. E., Goslar, A. G., Gózd, I., Grégoire, A., Gustafsson, L., Hartley, I. R., Heeb, P., Hinsley, S. A., Isenmann, P., Jacob, S., Järvinen, A., Juškaitis, R., Korpimäki, E., Krams, I., Laaksonen, T., Leclercq, B., Lehikoinen, E., Loukola, O., Lundberg, A., Mainwaring, M. C., Mänd, R., Massa, B., Mazgajski, T. D., Merino, S., Mitrus, C., Mönkkönen, M., Morales Fernaz, J., Moreno, J., Morin, X., Nager, R. G., Nilsson, J.-A., Nilsson, S. G., Norte, A. C., Ojanen, M., Orell, M., Perret, P., Perrins, C. M., Pimentel, C. S., Pinxten, R., Priedniece, I., Quidoz, M.-C., Remeš, V., Richner, H., Robles Díez, H., Russell, A., Rytönen, S., Senar, J. C., Seppänen, J. T., Slagsvold, T., Solonen, T.,

Sorace, A., Stenning, M. J., Török, J., Tryjanowski, P., van Noordwijk, A. J., von Numers, M., Walankiewicz, W. and Lambrechts, M. M. 2014. Variation in nest size in relation to clutch size in birds. *Ecology and Evolution* 4: 3583-3595.

-Morero, J. & Carlson, A. 1989. Clutch size and the costs of incubation in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scandinavica* 20: 123-128.

-Nee, S., Mooers, A. & Harvey, P. 1992. Tempo and mode of evolution revealed from molecular phylogenies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 89: 8322-8326.

-Newsome, S.D., Yeakel, J.D., Wheatley, P.V. & Tinker, M.T. 2012. Tools for quantifying isotopic niche space and dietary variation at the individual and population level. *Journal of Mammalogy* 93: 329-341.

-Nilsson, S. 1986. Evolution of hole-nesting in birds: On balancing selection pressures. *Auk* 103: 432-435.

-Nur, N. 1988. The costs of reproduction in birds: an examination of the evidence. *Ardea* 76: 155-168.

-Pagel, M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature* 401: 877-884.

-Pigliucci, M. 2001. Phenotypic plasticity: Beyond nature and nurture. The Johns Hopkins University Press. Baltimore, Estados Unidos. 328 pp.

-Ricklefs, R. 1980. Geographical variation in clutch size among passerine birds: Ashmole's hypothesis. *The Auk* 97: 38-49.

-R Developmental Core Team. 2014. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.

-Roff, D. 1992. The evolution of life histories. Sinauer. 256 pp.

-Rogers, C. & Smith, J. 1993. Life-history theory in the non-breeding period trade-offs in avian fat reserves. *Ecology* 74: 419-426.

- Rubolini, D., Liker, A., Garamszegi, L., Moller, A. & Saino, N. 2015. Using the Birdtree.org website to obtain robust phylogenies for avian comparative studies: A Primer. *Current Zoology* 61: 959-965.
- Shingleton, A. 2011. Evolution and the regulation of growth and body size. in Flatt T. & Heyland A. *Mechanisms of life history evolution: The genetics and Physiology of Life History Traits and Trade-offs*. Oxford University Press. Oxford, UK. 512 pp.
- Shipley, L.A., Forbey, J.S. & B.D. Moore. 2009. Revisiting the dietary niche: When is a mammalian herbivore a specialist? *Integrative and Comparative Biology* 49: 274-290.
- Skutch, A. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91: 430-455.
- Skutch, A. 1985. Clutch size, Nesting success and Predation on nests of Neotropical birds, reviewed. *Ornithological Monographs* 36: 575-594.
- Stearns, S. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press. Nueva York, Estados Unidos. 249 pp.
- Symonds, M.R. & Blomberg, S.P. 2014. A primer on Phylogenetic Generalized Least Squares. in *Modern Phylogenetic Comparative Methods and Their Application in Evolutionary Biology*. Berlin, Alemania. 552 pp.
- Vilchis, O. 1999. Modelos nulos en interacciones biológicas, una propuesta: depredación en *Chirostoma riojai*-zooplancton. *Ciencia Ergo Sum* 7: 153-156.
- Vuilleumier, 2004. A critique of neotropical ornithology: Is research on neotropical birds scientific? *Ornitologia Neotropical* 15: 41-60.
- Ward, S. 1995. Energy expenditure of female Barn swallows *Hirundo rustica* during egg formation. *Physiological Zoology* 69: 930-951.
- West-Eberhard M.J. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 249-278.

-Wiebe, K.L., Koenig, W.D. & Martin, K. Evolution of clutch size in cavity-excavating birds: the nest site limitation hypothesis revisited. *American naturalist* 167(3): 343-353.

-Wlodarczyk, R. & Minias, P. 2016. Non-adaptative territory selection by a bird with exceptional long parental care. *Peer J* 4: e1852 <https://doi.org/10.7717/peerj.1852>

-Xiao, H., Hu, Y., Lang, Z., Fang, B., Guo, W., Zhang, Q., Pan, X. & X. Lu. 2016. How much does we know about the breeding biology of bird species in the world? *Journal of Avian Biology* 48: 513-518.

-Yoon, J., Jung, J.S., Joo, E.J., Kim, B.S. & S.R. Park. 2016. Parent birds assess nest predation risk: influence of cavity condition and avian nest predator activity. *Journal of Avian Biology* 10.111/jav.00787