

**Composición del nido y efectos de la presencia de
ectoparásitos hematófagos en nidos de Rayadito
(*Aphrastura spinicauda*) en dos localidades del sur de
Chile**

**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:

Stefany Lucía Flores Andino

Director de Tesis: Rodrigo A. Vásquez Salfate, PhD.

Co-Director de Tesis: Juan Rivero de Aguilar, PhD.

Julio 2022

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE
INFORME DE APROBACIÓN
TESIS DE MAGÍSTER

**Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que
la Tesis de Magíster presentada por la candidata**

Stefany Lucía Flores Andino

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

Director de Tesis:

Dr. Rodrigo A. Vásquez Salfate

Co-Director de Tesis:

Dr. Juan Rivero de Aguilar

Comisión de Evaluación de Tesis:

Dr. Pedro Cattán

Dr. Pablo Sabat

A mis padres, hermana y hermanos

A mi querido Diego



Stefany Lucía Flores Andino, obtuvo la Licenciatura en Biología en la Universidad Nacional Autónoma de Honduras (UNAH), con orientación en zoología general. Se interesó por el estudio de las aves especialmente su comportamiento, ecología y conservación. En el año 2019 ingresó al Programa de Magíster en Ciencias Biológicas con mención en Ecología y Biología Evolutiva de la Universidad de Chile formando parte del Laboratorio de Ecología Evolutiva del Comportamiento (LEC), dirigido por el Dr. Rodrigo A. Vásquez Salfate, con el fin de continuar con la formación académica y poder trabajar con una interesante ave de los bosques templados de Chile, el rayadito.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es el resultado de un sueño y de la colaboración de una variedad de personas que me apoyaron durante este proceso. En primer lugar, quiero agradecer a mi tutor, el Dr. Rodrigo Vásquez Salfate, quien me permitió ser parte de su laboratorio y me brindó su invaluable apoyo durante mi estadía en el magíster. A mi co-tutor, Dr. Juan Rivero de Aguilar, por su apoyo, buena disposición y su conocimiento del tema. A ustedes, gracias por su orientación, paciencia y compromiso a lo largo de este proceso.

A todo el grupo de personas que sin saberlo colaboraron con lo que serían los inicios de lo que se convertiría en este trabajo. A Martje Birker, y a su equipo en Villarrica y en Isla Navarino: Lisa Haaksma y Tomás Ibarra, quienes se encargaron de la colecta de los nidos de rayadito. A los miembros del laboratorio (LEC) que llevaron a cabo la extracción de ectoparásitos de los nidos: Pablo Lamilla, Javier Bustos, Lucas Hussing, Pablo Cornejo y Juan Rivero. También le expreso mi enorme agradecimiento a Tomas Altamirano y Fernando Novoa, quienes me recibieron y apoyaron en mi visita a Pucón.

Quisiera hacer extensivo mi agradecimiento a mis compañeros de laboratorio: Diana Polanía, por apoyarme desde antes que llegara a Chile y brindarme su amistad. Carlos Valeris y Pablo Cornejo, por su alegría, buena vibra y haberme permitido acompañarles a terreno. A Javier Rivas y Juan David Arévalo, gracias por su compañerismo y buena disposición.

A Roberto Lavín, por su gran apoyo y amistad y por haber hecho de la extensa cuarentena un buen momento. Y a Verónica Thoms por su amabilidad y calidez.

Gracias por haberme hecho sentir parte de su familia.

De manera especial quiero agradecer a mi familia. A mis padres por todo el amor, paciencia y apoyo incondicional. A mi hermana y hermanos por escucharme, motivarme y apoyarme económicamente cuando lo necesité. Para mi esposo Diego, no me alcanzan las palabras de agradecimiento, pero las resumo en gracias por inspirarme, animarme siempre a dar lo mejor de mí y presionarme para culminar con esta etapa. También expreso mi profundo agradecimiento a la familia Ardón Betancourt por su constante apoyo desde el momento en que nuestras vidas se cruzaron. Sin ustedes nada de esto habría sido posible.

A todos ustedes mis más sinceras gracias, sin sus aportes este trabajo no sería el mismo.

ÍNDICE DE MATERIAS

LISTA DE TABLAS	i
LISTA DE FIGURAS.....	ii
RESUMEN	iii
ABSTRACT	v
INTRODUCCIÓN.....	1
HIPÓTESIS	7
Predicciones.....	7
OBJETIVOS	9
Objetivo General.....	9
Objetivos Específicos	9
MÉTODOS	10
Área de Estudio.....	10
Colecta de nidos.....	11
Carga de ectoparásitos hematófagos.....	12
Composición de nidos.....	13
Condición corporal de los polluelos	13
Análisis de Datos	14
RESULTADOS	16
Material de nido.....	16
Composición del nido y ectoparásitos hematófagos	19
Condición de los polluelos y abundancia de parásitos.....	22
DISCUSIÓN	26
Diferencias en la Composición de los Nidos	26
Composición del nido y su relación con ectoparásitos hematófagos de nido.....	29
Condición corporal de las crías y carga de ectoparásitos hematófagos	31
CONCLUSIÓN.....	35
BIBLIOGRAFÍA	37

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Resumen del porcentaje de los 10 tipos de material encontrados en los nidos de isla Navarino y Pucón.....	18
Tabla 2. Prevalencia y medidas de tendencia central del número de ectoparásitos hematófagos encontrados en los nidos de isla Navarino y Pucón.....	20
Tabla 3. Efecto de la composición del nido (Comp.2 obtenido del PCA) y las variables reproductivas del rayadito sobre la abundancia de parásitos (GLM).....	21
Tabla 4. Medidas de tendencia central de las variables reproductivas del rayadito y mediciones morfológicas de los polluelos a los 16 días de nacidos.	22
Tabla 5. Efecto de la abundancia de ácaros y otras variables reproductivas sobre la condición corporal de los polluelos a los 16 días (GLM).....	25

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Porcentaje del material del nido procedente de Isla Navarino (gris claro) y Pucón (gris oscuro). **A.** Ramas, **B.** Zarcillos, **C.** Raíces. **D.** Herbáceas, **E.** Pelo, **F.** Plumas, **G.** Musgo y **H.** Helechos.....**17**

Figura 2. Análisis de Componentes Principales de los 10 materiales usados en la construcción de los nidos procedentes de Isla Navarino (gris claro) y Pucón (gris oscuro).....**19**

Figura 3. Análisis de componentes principales de las medidas morfológicas (peso y longitud del culmen y tarso) de los polluelos de rayadito de Isla Navarino y Pucón.....**23**

RESUMEN

El nido es un elemento clave para el éxito reproductivo de las aves. Los materiales utilizados en su construcción brindan las condiciones necesarias para el desarrollo de las crías, pero a su vez, proporcionan un microhábitat adecuado para el desarrollo de parásitos de vida libre. En *Aphrastura spinicauda* (rayadito), la composición de los nidos ha mostrado diferencias a lo largo de su área de distribución. No obstante, ningún estudio ha evaluado si la composición del nido podría tener un efecto sobre la abundancia de los ectoparásitos hematófagos que habitan en los nidos del rayadito o si estos últimos podrían tener un efecto perjudicial sobre la condición corporal de los polluelos.

Los objetivos de este estudio fueron (i) describir detalladamente y comparar la composición de los nidos de rayadito en dos localidades del Sur de Chile: Pucón (Región de Araucanía) e isla Navarino (Región de Magallanes y la Antártica Chilena), (ii) evaluar si la composición del nido tiene efecto sobre la abundancia de los ectoparásitos hematófagos que habitan los nidos, y (iii) explorar los posibles efectos del parasitismo en el rendimiento reproductivo del rayadito. Para esto se realizó la segregación de los componentes de 43 nidos procedentes de dos poblaciones (29 de Pucón y 14 de isla Navarino); y la extracción de ectoparásitos para su posterior contabilización. Además, se analizaron datos morfológicos de los polluelos y variables reproductivas del rayadito de la temporada reproductiva del año 2018.

La composición del nido mostró marcadas diferencias entre ambas localidades, encontrando que los nidos de Pucón presentaron mayor porcentaje de elementos

maderables, principalmente zarcillos, raíces y ramas delgadas; y los nidos de isla Navarino, mayor porcentaje de pelos y herbáceas. Las diferencias en los materiales utilizados por el rayadito en este estudio, así como en las otras áreas de su distribución sugieren un comportamiento generalista en el uso de los recursos que las aves encuentran disponibles en su hábitat. En este estudio se encontró evidencia significativa de la relación entre la composición del nido del rayadito con la abundancia de ácaros, pero no con la abundancia de las pulgas. Esto podría indicar que la composición del nido es un factor importante que para explicar la abundancia de algunos ectoparásitos hematófagos que habitan los nidos del rayadito. Además, no se encontró efecto de la abundancia de los ectoparásitos sobre la condición corporal de los polluelos. Esto podría deberse a variaciones anuales en las condiciones ambientales, por ejemplo: en la disponibilidad de alimento, permitiendo a las aves tener una mejor condición u obtener un mayor suministro de alimento que pueda atenuar la carga de los ectoparásitos hematófagos que se alimentan de los polluelos.

TITLE

Nest composition and effects of the presence of hematophagous ectoparasites in nests of Rayadito (*Aphrastura spinicauda*) in two localities of southern Chile

ABSTRACT

The nest is a key element for the reproductive success of birds. The materials used in its construction provide the necessary conditions for the development of offspring, while providing a suitable micro-habitat for the development of free-living parasites. In *Aphrastura spinicauda* (Thorn- Tailed Rayadito), nest composition has shown differences throughout its distribution. Nonetheless, none of the previous studies has evaluated if nest composition could have an effect on the abundance of hematophagous ectoparasites that inhabit the nests or if the latter could produce a detrimental effect on the body condition of their offspring of rayadito.

The objectives of this study were: to (i) describe in detail and compare the composition of the rayadito nests in two locations of southern Chile: Pucón (Araucanía Region) and Navarino island (Magallanes and Chilean Antarctic Region), (ii) assess whether nest composition has an effect on the presence and abundance of hematophagous ectoparasites that inhabit nests, and (iii) explore the possible effects of parasitism on the reproductive performance of rayadito. To accomplish this, we carried out the segregation of 43 nests from two populations (29 from Pucón and 14 from Navarino island), and the extraction of ectoparasites that inhabited the nests for later counting. We also analyzed morphological data and reproductive variables of the rayadito for the

reproductive season of 2018.

The composition of the nest showed marked differences between both localities, with the nests of Pucón showing higher percentage of timber elements, mainly tendrils, roots and thin branches; and the nests of Navarino island with higher percentage of hairs and herbaceous material. The differences in the materials used by the rayadito in this study, as well as in the other areas of its distribution suggest a generalist behavior in the use of the resources that the birds find available in their habitat. In this study we found significant evidence indicating that the composition of the nest is related to the abundance of mites, but not to the abundance of fleas. This indicate that the composition of the nest is an important factor to explain the abundance of some hematophagous ectoparasites inhabiting the nests of rayadito. We found no effect of the abundance of parasites on the body condition of the offspring. This could be due to annual variations in environmental conditions, such as the availability of food that allows birds to have a better condition or obtain a greater supply of food that can attenuate the burden of ectoparasites that feed upon chicks.

INTRODUCCIÓN

Los nidos de las aves son estructuras multifuncionales que proporcionan aislamiento térmico, protección contra los depredadores, ayudan a mantener los huevos en posición óptima durante la incubación, facilitan el cuidado de los polluelos (Collias & Collias 1984) e incluso, pueden cumplir un rol en la selección sexual (Moreno *et al.* 1994) y reducir el parasitismo (Wimberger 1984). Por estas razones, la composición del nido puede ser determinante para el éxito reproductivo de los padres al influir en el desarrollo adecuado de las crías (Hilton *et al.* 2004; Mainwaring *et al.* 2014). Los nidos pueden estar compuestos por una amplia variedad de materiales de origen vegetal (*e.g.*, raíces, ramas, semillas), animal (*e.g.*, pelos, plumas) e incluso mineral (*e.g.*, rocas) (Deeming & Reynolds 2015). La cantidad y/o proporción del material de anidación utilizado dependerá de su disponibilidad y accesibilidad en el ambiente (Moreno *et al.* 2009), sus propiedades físicas o químicas (Hilton *et al.* 2004; Mennerat *et al.* 2009), la condición del constructor del nido (Veiga *et al.* 2005), el régimen climático local (Hansell 2000), entre otros.

La construcción de nidos en cavidades se ha considerado una respuesta a las presiones selectivas del ambiente térmico y el impacto de la depredación de nidos (Hansell 2000). Las cavidades de anidación proveen condiciones de temperatura y humedad constante, protegen de la lluvia, el sol, la radiación y los depredadores, pero a su vez, constituyen micro ambientes adecuados para la colonización por bacterias, descomponedores y organismos detritívoros debido a la presencia de heces y restos de comida por parte de las aves; y también proveen un hábitat propicio para el refugio y reproducción de

parásitos de vida libre tales como moscas, ácaros, pulgas, y piojos (Lopez- Rull & Macías 2015), que se alimentan de sangre, piel y plumas de las aves (Collias & Collias 1984).

El nido debería variar adaptativamente con el fin de minimizar los efectos perjudiciales de los parásitos y los distintos organismos que pueden habitarlo, pero a su vez debe proporcionar un ambiente adecuado para los padres y el desarrollo de sus crías en relación a las condiciones ambientales asociadas a los cambios estacionales, así como a la altitud y latitud (Mainwaring *et al.* 2014). Los distintos materiales de anidación y el microclima del nido ejercen una fuerte presión de selección en las aves (Hilton *et al.* 2004), por lo tanto, se espera que los nidos varíen adaptativamente como respuesta a las contrastantes presiones ecológicas asociadas a la reproducción en ambientes distintos (Collias & Collias 1984; Mainwaring *et al.* 2014).

Los ectoparásitos de nido que se alimentan de sangre (hematófagos) pueden tener un impacto negativo en la condición de los polluelos (Moller 1990; Richner *et al.* 1993). Especialmente en especies altriciales, cuyas crías son más vulnerables al tener su piel expuesta y permanecer todo el tiempo en el nido durante sus primeras semanas de vida (Moller 1993). Los ectoparásitos pueden llegar a constituir una importante fuerza selectiva que afecta la evolución de las aves al remover recursos energéticos que el hospedador podría destinar al crecimiento, mantenimiento y/o reproducción (Moller 1993; 1997). Los costos para el hospedador pueden incluir el aumento en la respuesta inmune e inflamatoria (Moller *et al.* 2005; Owen *et al.* 2009) y estrés fisiológico (Martínez-de la Fuente *et al.* 2011).

Dados los efectos negativos de los ectoparásitos en la adecuación biológica de sus hospederos, la selección natural favorecería la evolución de defensas antiparasitarias (Bush & Clayton 2018). Los diversos mecanismos que les permiten a las aves reducir la carga de ectoparásitos incluyen respuestas conductuales, fisiológicas, inmunológicas y adaptaciones morfológicas (Clayton *et al.* 2010). Algunas de estas pueden ser la construcción de nidos nuevos, abandonar nidos a modo de evadir o minimizar los efectos negativos que la presencia de ectoparásitos pueda ocasionar en la condición y sobrevivencia de los polluelos (Moore 2002), incorporar material vegetal con propiedades químicas al nido a modo de repeler organismos hematófagos o estimular el sistema inmunológico de los polluelos para sobrellevar la carga de parásitos (Gwinner *et al.* 2000; Scott-Baumann & Morgan 2015). Las aves también pueden presentar comportamientos antiparasitarios como acicalamiento, evitar presas parasitadas y realizar actividades para sanitizar el nido (Christe *et al.* 1996; Cantarero *et al.* 2013). Además, se ha sugerido que algunas aves incorporan plumas para cumplir funciones antiparasitarias, aparte de su función termorreguladora (Álvarez *et al.* 2013).

La evidencia de los efectos que los ectoparásitos pueden tener en el éxito reproductivo de sus hospederos es variada y parece depender de las especies involucradas y del ambiente (Merino & Potti 1996). Algunas investigaciones experimentales han encontrado efectos perjudiciales en el crecimiento y sobrevivencia de las crías (Richner *et al.* 1993; Heeb *et al.* 1998; Tomás *et al.* 2008), mientras que otros han encontrado efectos débiles o ningún efecto (Bousslama *et al.* 2002; Tripet *et al.* 2002; Tschirren *et al.* 2003). Las diferencias entre especies y poblaciones hospederas podrían deberse a

contrastes en el grado de infestación absoluto de los ectoparásitos en diferentes regiones o hábitats (Eeva *et al.* 1994; Fitze *et al.* 2004). Los efectos más evidentes se han encontrado en áreas con climas favorables para la supervivencia y reproducción de los artrópodos, ya sea durante y entre la temporada reproductiva de las aves (Merino & Potti 1996).

El rayadito, *Aphrastura spinicauda* (Furnariidae: Passeriformes) es una activa ave insectívora endémica de los bosques templado-australes de Chile y Argentina. Su distribución en Chile abarca desde la zona centro-norte (30°S) en el Parque Nacional Fray Jorge, hasta Cabo de Hornos (56°S), en el extremo sur del país. Es un ave no migratoria que anida en cavidades preexistentes (i.e., es un nidificador de cavidades secundario). Durante la temporada no reproductiva forman bandadas mixtas que pueden estar constituidas mayoritariamente por rayaditos (Ippi & Trejo 2003). Durante la temporada reproductiva, los rayaditos se establecen en parejas, las cuales muestran un alto cuidado parental (Moreno *et al.* 2007) y un comportamiento altamente territorial (Ippi 2009).

El amplio rango de distribución geográfico del rayadito la convierte en una interesante especie de estudio por las contrastantes presiones ecológicas que van asociadas a la reproducción en diferentes hábitats (Collias & Collias 1984; Mainwaring *et al.* 2014). Además, es una especie fácil de monitorear debido a su buena receptibilidad a las cajas nido. Por estas razones, el rayadito ha sido objeto de múltiples estudios principalmente enfocados a su biología reproductiva (Moreno *et al.* 2005; Botero-Delgadillo *et al.* 2017a; Quirici *et al.* 2019; 2021). Sin embargo, al ser una de las aves que anidan en los

bosques más meridionales del mundo, hay aspectos de la ecología de anidación del rayadito que requieren mayores estudios. Los primeros estudios en abordar de manera descriptiva los materiales utilizados en la construcción de nidos fueron realizados en la isla de Chiloé (42°S; Moreno *et al.* 2005) y en una plantación de pino en la Región de Maule (35°S; Quilodrán *et al.* 2012) en los que se reportó el uso de diversos materiales como ramas pequeñas, epífitas, hierbas, pelo (Moreno *et al.* 2005; Quilodrán *et al.* 2012), rizomas (Moreno *et al.* 2005), acículas de pino y musgo (Quilodrán *et al.* 2012).

Honorato y colaboradores (2016) estudiaron la composición y preferencia del material de nido de rayadito junto a seis especies de animales coexistentes (2 aves: *Troglodytes aedon* y *Tachycineta meyeri* y 4 mamíferos: *Dromiciops gliroides*, *Rattus rattus*, *Olgoryzomys longicaudatus* e *Irenomys tarsalis*) en Pucón (39°S). En este estudio los nidos de rayadito estuvieron conformados mayoritariamente por zarcillos de trepadoras, ramas de árboles y arbustos, así como de hojas. Los autores concluyeron que el rayadito no mostraba preferencia en los materiales utilizados para la construcción del nido. Botero-Delgadillo y colaboradores (2017b) evaluaron la variación inter-poblacional en la arquitectura de los nidos del rayadito en los límites norte (P.N. Fray Jorge) y sur (isla Navarino) de su distribución. Los nidos de cada localidad mostraron una estructura y composición que les permite enfrentar la humedad y pérdida de calor según las condiciones climáticas de cada localidad (Botero-Delgadillo *et al.* 2017b). Además, en isla Navarino, se ha observado que la estructura y composición del nido muestra variaciones que responden a los cambios ambientales que ocurren a lo largo de la temporada reproductiva. A medida que la temporada de

reproducción avanza, las aves invierten menos tiempo en la construcción de nidos, lo que conlleva a nidos más pequeños y con menor cantidad de material termoaislante de origen animal (Botero-Delgadillo *et al.* 2017a).

Con respecto a los ectoparásitos hematófagos, Beaucournu y colaboradores (2014) realizaron una revisión de las pulgas de Chile, analizando la presencia de pulgas que parasitan 91 especies de mamíferos y 27 especies de aves, en donde se reporta la presencia de dos especies de pulgas que habitan los nidos de rayadito *Dasypsyllus aedon* y *D. cteniopus*. Sin embargo, ninguno de los estudios mencionados anteriormente ha evaluado los posibles efectos de la composición del nido sobre la incidencia de ectoparásitos hematófagos, o del efecto de estos últimos sobre la condición corporal de las crías de rayadito.

Dadas las diferencias ambientales entre poblaciones de rayaditos del centro-sur y extremo sur de Chile, en esta tesis se comparan aspectos de composición y abundancia de ectoparásitos hematófagos en nidos de rayadito, así como su posible efecto sobre la condición corporal de las crías en dos poblaciones diferentes de *A. spinicauda*, una del centro-sur (Pucón) y otra del extremo austral (isla Navarino).

HIPÓTESIS

1. Los nidos de las poblaciones de rayadito que habitan Pucón e isla Navarino presentarán diferencias en su composición, debido a que las aves modifican adaptativamente el diseño y composición del nido a modo de proporcionar un microclima adecuado para las crías conforme a las condiciones ambientales locales. Esta variación en la composición del nido, conllevará a diferencias en la abundancia de ectoparásitos hematófagos que habitan los nidos.
2. La abundancia de ectoparásitos hematófagos que habitan los nidos de rayadito estará inversamente relacionada a la condición corporal de los polluelos de las crías.

Predicciones:

- 1.1. Los nidos de isla Navarino presentarán mayor cantidad de material termoaislante (*e.g.*, pelo y plumas), debido a las condiciones ambientales más frías de esta localidad; y dada la naturaleza de los materiales, los nidos serán más livianos en comparación a los nidos de Pucón donde se esperaría mayor presencia de material maderable y nidos más pesados.
- 1.2. Los nidos más pesados que contienen mayor porcentaje de material constituyente, presentarán mayor cantidad de ectoparásitos hematófagos debido a que colectan y retienen mayor humedad en comparación con nidos más pequeños.
2. Los polluelos que fueron criados en nidos con mayor carga de ectoparásitos

mostrarán menor condición corporal, para una misma edad, en comparación con polluelos nacidos en nidos con menor carga de ectoparásitos.

OBJETIVOS

Objetivo General

Evaluar la relación potencial entre la composición de nidos de rayadito y la presencia de ectoparásitos hematófagos y su efecto sobre la condición corporal de los polluelos en Pucón e isla Navarino.

Objetivos Específicos:

- Comparar la composición de nidos de rayadito en las dos localidades de estudio.
- Evaluar la posible relación entre la composición del nido y la abundancia de ectoparásitos hematófagos.
- Determinar el efecto de la abundancia de ectoparásitos hematófagos sobre la condición corporal de los polluelos.

MÉTODOS

Área de Estudio

Para este estudio se trabajó con el material de nido colectado por Martje Birker, estudiante de co-doctorado de la Universidad de Groningen y la Universidad de Chile, quien realizaba el levantamiento de datos para su tesis de doctorado. Los nidos provenían de dos localidades que poseen diferentes condiciones ambientales y a su vez cuentan con estudios a largo plazo con cajas nido: Pucón e isla Navarino. La comuna de Pucón (39° S, 71° O), perteneciente a la Región de La Araucanía, se caracteriza por poseer un bosque templado andino. Su temperatura promedio anual es de 10,1°C y la precipitación anual de 2978 mm. Las cajas nido localizadas en Pucón fueron instaladas a partir del año 2010 (Altamirano 2014). Las cajas nido tenían una entrada de 3,1 cm de diámetro y sus medidas internas fueron 16,5 cm de largo, 13,2 de alto y 17,1 cm de profundidad desde la base de la entrada. Se encontraban a una altura de 1.5 m sobre el suelo y estuvieron distribuidas sistemáticamente a una distancia de 25 metros (véase Honorato *et al.* 2016).

El área presenta una importante cobertura vegetal de bosque secundario nativo y en las bajas altitudes la especie vegetal dominante es *Lophozonia oblicua* (Petitpas *et al.* 2016). Los nidos colectados en Pucón (n=29) provenían de 4 sitios: tres de ellos caracterizados por un bosque secundario de baja altura: Pichares (399 m s.n.m.), Trancura (271 m s.n.m.) y Huelemolle (451 m s.n.m.) en los que predominan especies de hoja ancha perteneciente a los géneros *Notophagus*, *Lophozonia*, *Laurelia*, *Persea* y *Gevuina*; y

solamente uno de los nidos colectados procedía de un bosque primario continuo de mayor altitud: Kawellucó Alto (811 m s.n.m.), caracterizado por una vegetación de árboles de Coihue (*N. dombeyi*), Mañío hembra (*Saxegothaea conspicua*) y Tapa (*Laureliopsis philippiana*) (de la Maza 2013).

La isla Navarino (55° S, 67° O) se encuentra ubicada en la Región de Magallanes y la Antártica Chilena. En esta localidad se han instaladas alrededor de 200 – 225 cajas nidos (Ippi 2009) que se encuentran activas por más de una década y es el estudio de largo plazo en aves en cajas nido más austral del mundo. Las cajas nido tenían una entrada de 3 cm de diámetro, una base de 18 cm x 16,5 cm y una altura 32 cm (Botero-Delgadillo *et al.* 2017b). Esta zona se caracteriza por sus fuertes vientos y bajas temperaturas (Botero-Delgadillo *et al.* 2017a) que oscilan entre los -2 y 15°C (Rozzi *et al.* 2004). La precipitación anual alcanza aproximadamente 450 mm, la humedad relativa es de 84% y la temperatura media anual es de 6 °C (Hajek & di Castri 1975). La vegetación dominante son los bosques magallánicos subantárticos conformados principalmente por el género *Notophagus* (con las especies *N. pumilio*, *N. antarctica* y *N. betuloides*) y escasos arbustos de *Berberys* spp (Anderson & Rozzi 2000).

Colecta de nidos

El levantamiento de nidos fue realizado al final de la temporada reproductiva del rayadito, al inicio del verano austral (diciembre - enero). No se consideró un tiempo estándar para la colecta de los nidos y el tiempo transcurrido a partir del día que los polluelos abandonaron el nido y éste fuese extraído fue de un promedio de 26,7 ±18,2 días. Una vez colectados, los nidos fueron colocados en bolsas plásticas de cierre

hermético y posteriormente transportados al Laboratorio de Ecología Evolutiva del Comportamiento (Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago) donde se mantuvieron en refrigeración a -4 °C.

Carga de ectoparásitos hematófagos

Los nidos fueron pesados en una balanza digital (precisión $\pm 0,1$ g) y posteriormente colocados en embudos de Berlese durante 48 horas para la extracción de ectoparásitos hematófagos. Los ectoparásitos fueron depositados en tubos Falcon de 50 ml que contenían una solución de alcohol al 70%. El conteo total de ectoparásitos hematófagos se realizó en un estereoscopio (Zeiss). El contenido de cada tubo Falcon fue agitado de manera enérgica para asegurar la homogeneidad del mismo, luego la solución fue depositada en su totalidad o en dos partes, dependiendo de la cantidad de material suspendido en el tubo, en una placa Petri de 64 mm. Se revisó el volumen total de cada tubo Falcon y se tomó registro de todos los organismos observados para poder determinar la prevalencia (número de nidos infestados), intensidad (número de parásitos por nido) y abundancia (número de parásitos en todos los nidos) de los ectoparásitos hematófagos encontrados.

No se logró realizar la identificación a nivel de especie de los parásitos hematófagos, siendo únicamente clasificados como ácaros, haciendo la diferenciación entre los estadios de muda y ninfa, o pulgas, diferenciadas en pupas y adultos. Mediante fotografías enviadas al Dr. Mackenzie Kwak, parasitólogo, se lograron descartar aquellas especies de ácaro no hematófagos. Los ácaros hematófagos encontrados en los nidos pertenecieron a la familia Dermanyssidae, por lo que únicamente se indica la

familia. Las pulgas (en su estado adulto) son hematófagas, por lo que fueron categorizadas únicamente de esta forma.

Composición de nidos

La exposición a las 48 horas de luz en los embudos de Berlese permitieron el secado de los nidos y obtener así su peso seco (una medida del tamaño del nido), utilizando una balanza digital de precisión 0,1 g. Cada nido fue disgregado manualmente y los materiales encontrados fueron clasificados en las siguientes categorías (adaptadas de Honorato *et al.* 2016): raíces, ramas, zarcillos, gramíneas, musgos, helechos, plumas, pelo, hojas y misceláneos (nylon, cuerda, semillas, “bolitas” de algodón). Durante este proceso se tuvo mucho cuidado para recuperar y contar pupas de pulgas, ácaros, larvas y cualquier artrópodo o insecto que pudiera encontrarse en el nido. Los materiales constituyentes fueron pesados para calcular la composición porcentual que cada material aportó al peso total del nido. No se utilizaron medidas de la estructura del nido, ya que estos habían perdido su forma debido al almacenamiento. Durante la disección de los nidos se detectó la presencia de material vegetal verde.

Condición corporal de los polluelos

Para evaluar la condición corporal de los polluelos de rayadito de ambas localidades se utilizaron los datos morfológicos obtenidos por Martje Birker y equipo en el año 2018. Durante el seguimiento reproductivo las cajas nido fueron monitoreadas de manera intermitente para determinar la fecha en que las aves iniciaron la construcción del nido. Esta actividad inició el 12 y 21 de septiembre del 2018 en Pucón e isla Navarino, respectivamente. Una vez detectada la construcción del nido, las cajas nido fueron

revisadas diariamente para dar seguimiento a las actividades reproductivas de cada pareja reproductora tomando registro de la fecha de puesta de cada huevo, la fecha de inicio de incubación, la fecha de eclosión de cada huevo, el número de huevos que eclosionaron y la fecha y número de polluelos que dejaron el nido.

Los polluelos fueron evaluados los días 0, 4, 8, 12 y 16 de nacidos, y anillados al octavo día de nacidos con anillos de aluminio numerados. En esta investigación solamente se utilizaron los rasgos morfológicos registrados el día 16, estos fueron: longitud del culmen, tarso (precisión $\pm 0,1$ mm), ala plana (± 1 mm) y masa ($\pm 0,1$ g). Para el análisis estadístico se utilizaron los valores promedios de cada nido, los cuales fueron considerados como puntos de datos independientes.

Análisis de Datos

Los análisis estadísticos fueron realizados en el software R (versión 3.6.1). Para identificar si existían diferencias en la composición del nido entre ambas localidades se aplicó la prueba t de Student para cada una de las categorías del material constituyente. Además, se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA, por sus siglas en inglés) para evaluar si los nidos colectados podrían ser separados por localidad en base a sus materiales constituyentes y, conocer qué materiales tuvieron mayor contribución en la variabilidad encontrada en los componentes del PCA.

Para determinar la posible relación entre la composición del nido y la abundancia de ectoparásitos hematófagos se aplicó un Modelo Lineal Generalizado (GLM, por sus siglas en inglés) utilizando como variable respuesta el número de ácaros y pupas de

pulgas, y como variable explicativa los valores obtenidos para el componente principal 2 del PCA de la composición del nido. También se agregaron covariables como: la localidad, fecha de inicio de puesta, periodo de incubación, tamaño de nidada, periodo de crianza, peso del nido y el tiempo que transcurrió desde que los polluelos abandonaron el nido hasta que este fuese colectado. En el modelo se utilizó la distribución quasiPoisson y una función de enlace logarítmica.

Para evaluar si la carga de ectoparásitos tuvo un efecto negativo en la condición corporal de los polluelos se aplicó un GLM utilizando como variable respuesta la condición corporal de los polluelos, obtenida de la regresión lineal entre el peso corporal y la longitud del tarso de los polluelos a los 16 días de nacidos. Como variable explicativa se utilizó el número de ácaros, junto con las covariables: localidad, fecha de inicio de puesta, tamaño de la nidada, periodo de crianza y el peso del nido. Se excluyó el número de pulgas (en estado adulto) ya que su registro fue muy bajo. En el modelo se utilizó la distribución normal.

RESULTADOS

Material de nido

Para el análisis de la composición del nido se colectaron 43 nidos, 29 procedentes de Pucón y 14 de isla Navarino. Algunos de los materiales presentaron medias muy contrastantes, tales como: el peso de los zarcillos, herbáceas y pelos (Tabla 1). El primero de ellos principalmente presente en nidos de Pucón (Figura 1B) y los últimos dos, mayoritariamente encontrados en nidos de isla Navarino (Figura 1D y E). La presencia de helechos y musgos fue relativamente baja en la totalidad de los nidos, aun así, se observó un mayor uso de helechos en los nidos de isla Navarino (Figura 1G), y de musgos únicamente en Pucón (Figura 1H). Todos los materiales mencionados anteriormente mostraron diferencias significativas en los porcentajes registrados (Tabla 1).

Las ramas estuvieron presentes en los nidos de ambas localidades, pero en mayor porcentaje en los nidos de Pucón (50,32 g vs. 24,81 g, isla Navarino). Su porcentaje mostró una alta desviación con respecto a la media, y en este importante material de construcción no se encontró diferencia estadística significativa entre ambas localidades (Tabla 1). Los porcentajes obtenidos para raíces, plumas, hojas y misceláneos no mostraron diferencias significativas entre los nidos de isla Navarino y Pucón (Tabla 1).

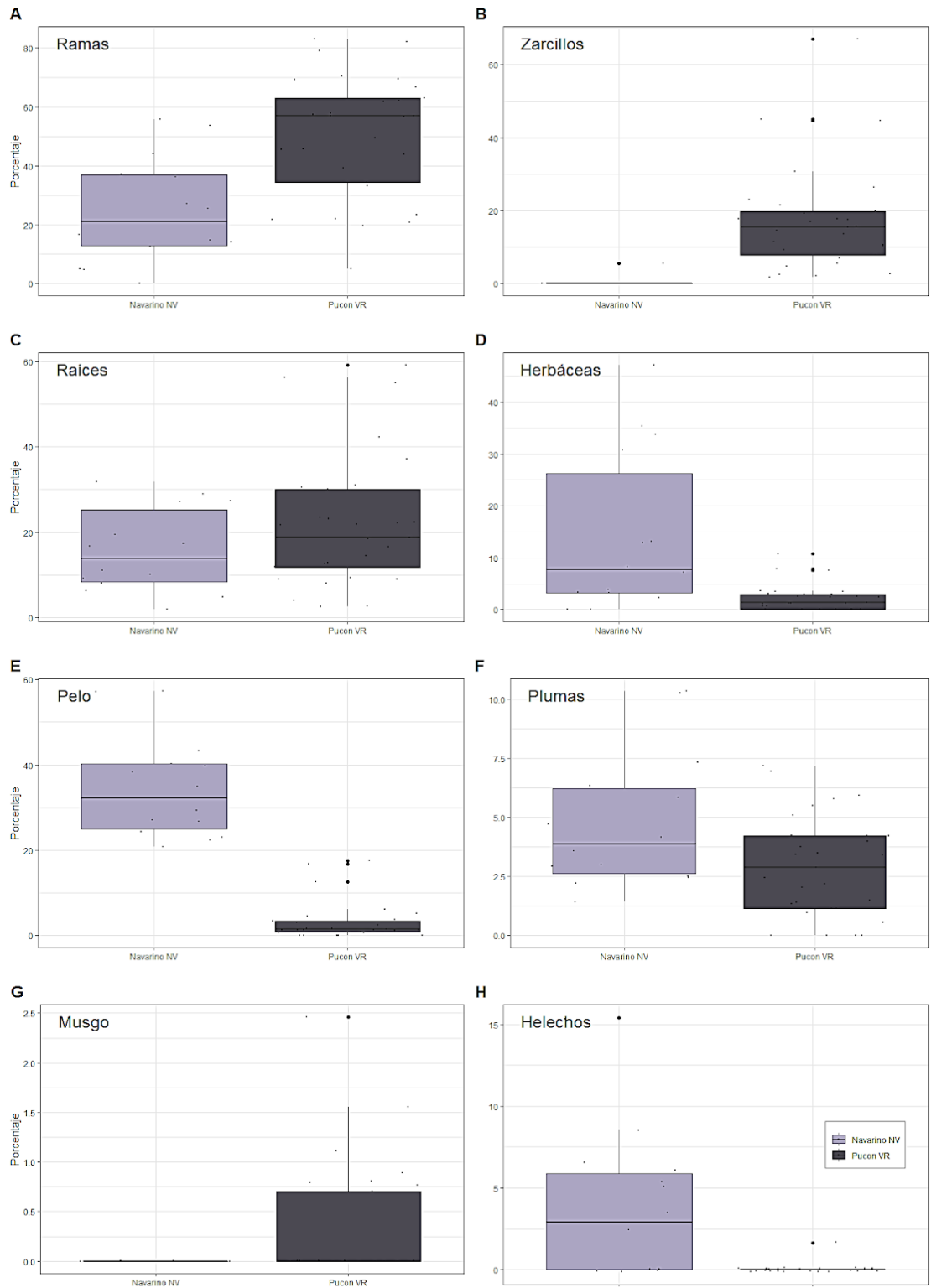


Figura 1. Porcentaje del material del nido procedente de isla Navarino (gris claro) y Pucón (gris oscuro). **A.** Ramas, **B.** Zarcillos, **C.** Raíces. **D.** Herbáceas, **E.** Pelo, **F.** Plumas, **G.** Musgo y **H.** Helechos.

Tabla 1. Resumen del porcentaje de los 10 tipos de material encontrados en los nidos de isla Navarino y Pucón. (DE: desviación estándar).

Material	Isla Navarino			Pucón			Prueba T	Valor de P
	Media	DE	Rango	Media	DE	Rango		
Ramas	24,81	18,20	0 – 56	50,32	20,78	5 – 83	-3,0060	0,0075
Zarcillos	0,40	1,49	0 – 6	17,32	14,54	2 – 67	-6,2006	< 0,001
Raíces	15,71	9,86	2 – 32	22,02	15,51	3 – 59	-1,1910	0,2444
Herbáceas*	14,36	15,60	0 – 47	2,28	2,60	0 – 11	4,1968	0,0006
Pelo*	36,64	12,07	21 – 57	3,27	4,61	0 – 17	12,270	< 0,001
Pluma	4,79	2,88	1 – 10	2,92	2,14	0 – 7	1,8031	0,0813
Misceláneo*	1,37	3,15	0 – 11	0,84	3,48	0 – 18	1,9384	0,0938
Helechos	3,79	4,50	0 – 15	0,06	0,31	0 – 1	3,0972	0,0084
Musgos	0,00	0,00	0	0,31	0,60	0 – 2	-2,8213	0,0087
Hojas	0,14	0,51	0 – 2	0,66	1,34	0 – 5	-1,8323	0,0744

*variables que fueron transformadas a logaritmo para cumplir los supuestos de la prueba t de Student.

El análisis de componentes principales (PCA) muestra una clara diferenciación de los nidos procedentes de isla Navarino y Pucón (Figura 2), indicando que la variabilidad a nivel individual corresponde al lugar de procedencia. El componente principal 1 (Comp.1) explica el 53,29% de la variabilidad encontrada, observando que la combinación de variables de mayor contribución son ramas y pelo. Se aprecia que el Comp. 1 agrupa mayoritariamente a los nidos de isla Navarino en el extremo negativo (con la variable pelo), y a los nidos de Pucón en el extremo positivo (con la variable ramas). El componente principal 2 (Comp.2) explica el 23,01% de la varianza encontrada con la combinación de variables raíces y zarcillos (Figura 2), ambas localizadas en el eje negativo del Comp.2. El PCA nos muestra que los nidos de isla Navarino estuvieron caracterizados por presentar un mayor porcentaje de materiales como pelo y herbáceas; y los nidos de Pucón por ramas, zarcillos y raíces.

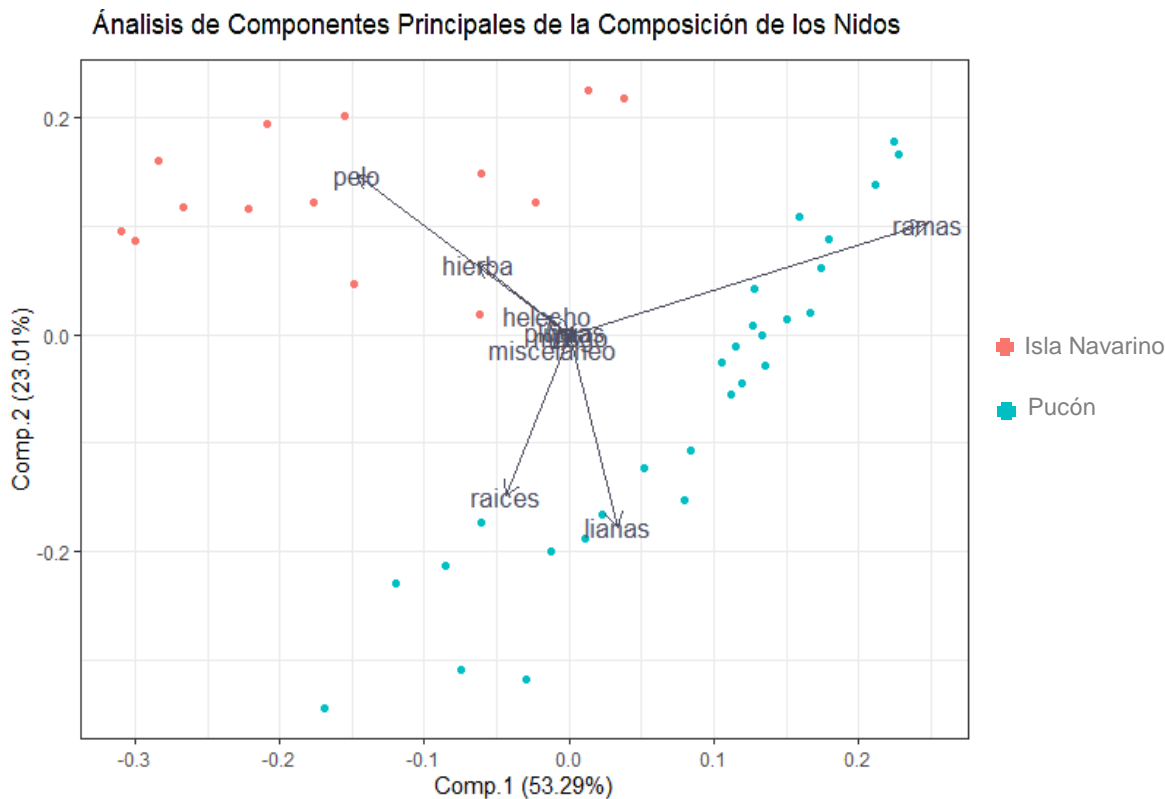


Figura 2. Análisis de Componentes Principales de los 10 materiales usados en la construcción de los nidos procedentes de isla Navarino y Pucón.

Composición del nido y ectoparásitos hematófagos

Todos los 43 nidos estuvieron infestados por ectoparásitos hematófagos, principalmente por ácaros de la familia Dermanyssidae (prevalencia del 100%, media 300, rango 3 – 2561). Las pulgas se encontraron con menor prevalencia (37%, media 2.44, rango 0 – 15). A nivel de localidad se registró mayor prevalencia de pulgas y pupas de pulga en los nidos de isla Navarino (Tabla 2), pero en los nidos de Pucón, la abundancia tanto de pulgas como de pupas fue mayor (Tabla 2). No se encontraron diferencias significativas en la abundancia de ácaros en estadio de ninfas y adultos ($T = 0,87065$; $P = 0,3891$), pulgas ($T = 0,30848$; $P = 0,7596$) y pupas de pulga ($T = -0,7185$; $P = 0,4766$) entre

ambas localidades.

Tabla 2. Prevalencia y medidas de tendencia central del número de ectoparásitos hematófagos encontrados en los nidos de Isla Navarino y Pucón.

Ectoparásito	Isla Navarino (n=14)				Pucón (n=29)			
	Prevalencia	Media	Rango	Total	Prevalencia	Media	Rango	Total
<i>ÁCAROS</i>	100	198	29-527	2769	93	142	0-1182	4128
<i>PULGAS</i>								
Pupa	78	19,5	0 - 104	273	48	30	0-338	874
Adulto	50	2,71	0 - 10	38	31	2,31	0 – 15	67

Se encontró evidencia significativa del efecto de los materiales utilizados para la construcción del nido sobre la abundancia de los ácaros de la familia Dermanyssidae (PC2 en Tabla 3), pero no sobre la abundancia de las pupas de pulga. Los materiales de nido de mayor contribución al Comp. 2 fueron pelo, raíces y zarcillos. El análisis indica que los nidos con mayor porcentaje de pelo presentaron menos ácaros. En contraste, en los nidos con mayor porcentaje de raíces y zarcillos los resultados indican mayor cantidad de ácaros. No se encontró diferencia significativa al incluir las siguientes variables a los análisis: localidad, fecha de inicio de puesta, periodo de incubación, tamaño de la nidada, periodo de crianza, tiempo que transcurrió desde que los polluelos abandonaron los nidos hasta que estos fueron colectados y peso del nido.

En los nidos procedentes de Pucón también se encontraron diversos insectos (no ectoparásitos) tales como: escarabajos en estadio larval (40) y adulto (51), larvas de lepidóptero (311), los cuales podrían utilizar los nidos como refugio y para completar su desarrollo. También se encontraron larvas de díptero (19) y otras larvas que no se

pudieron identificar (8). Únicamente se encontró un escarabajo adulto en uno de los nidos de isla Navarino. En los nidos también se encontraron arácnidos como arañas (21), un pseudoescorpión y ácaros no hematófagos del orden Oribatida (2504) y de la familia Ixodidae (1).

Tabla 3. Efecto de la composición del nido (Comp. 2 obtenido del PCA) y las variables reproductivas del rayadito sobre la abundancia de parásitos (GLM).

	Estimado	Error Estándar	T Value	Pr(> t)
<i>ÁCAROS</i>				
(Intercepto)	2,121e+03	4,318e+03	0,491	0,6268
Localidad	-9,916e-01	1,849e+00	-0,536	0,5956
Fecha de puesta	-1,371e-06	2,794e-06	-0,491	0,6271
Periodo de incubación	-2,515e-01	2,669e-01	-0,942	0,3534
No. de polluelos	1,252e-01	2,562e-01	0,489	0,6284
Periodo de crianza	5,888e-02	3,491e-01	0,169	0,8672
Comp.2	-3,834e-02	1,876e-02	-2,043	0,0496
Fecha levantó	-1,261e-01	2,845e-01	-0,444	0,6602
Peso del nido	2,816e-02	2,845e-02	0,990	0,3300
<i>PUPA DE PULGAS</i>				
(Intercepto)	-9,726e+03	1,003e+04	-0,970	0,340
Localidad	-5,089e+00	3,931e+00	-1,294	0,205
Fecha puesta	6,289e-06	6,486e-06	0,970	0,340
Periodo de incubación	3,667e-01	6,384e-01	0,574	0,570
No. de polluelos	5,165e-02	4,641e-01	0,111	0,912
Periodo de crianza	7,605e-01	7,976e-01	0,954	0,348
Comp.2	-6,298e-02	4,230e-02	-1,489	0,147
Fecha levantó	5,611e-01	5,589e-01	1,004	0,323
Peso del nido	7,522e-02	5,340e-02	1,409	0,169

Condición de los polluelos y abundancia de parásitos

La tabla 4 resume las variables reproductivas obtenidas a partir de 41 nidos exitosos en Pucón (27) e isla Navarino (14), y para el caso de las variables morfológicas éstas se obtuvieron de un total de 131 polluelos (83 en Pucón y 48 en isla Navarino). No se encontró diferencia significativa en el periodo de incubación ($T = 0,820$, $P = 0,4208$) o en el periodo de crianza, ni en el número de polluelos ($T = 0,237$; $P = 0,8141$) entre ambas localidades. Si se encontró diferencia significativa en el número de huevos puestos ($T = 3,9731$; $P = 0,0003$) y los que no eclosionaron ($T = 2,212$; $P = 0,0370$) observando que en isla Navarino las parejas reproductivas tuvieron más huevos, pero también se registró mayor número de huevos que no eclosionaron. Sin embargo, no se encontró diferencia significativa en el número de volantones que abandonaron el nido ($T = 0,643$; $P = 0,526$).

Tabla 4. Medidas de tendencia central de las variables reproductivas del rayadito y mediciones morfológicas de los polluelos a los 16 días de nacidos.

	Isla Navarino			Pucón		
	Rango	Moda	Media	Rango	Moda	Media
Número de huevos	5 – 7	6	5,71	3 – 8	5	4,75
Periodo de incubación	7 – 12	10	9,38	6 – 12	8	7,66
Periodo de crianza	23 – 25	24	24	23 – 25	24	24,11
Número de polluelos	1 – 6	4	3,42	1 – 6	3	3,17
Huevos no eclosionaron	0 – 5	2	2,28	0 – 4	1	1,32
Polluelos dejan el nido	1 – 6	4	3,42	1 – 6	3	3,14
Peso polluelos a los 16 días (gr)	13,4 – 17,4		15,6 ± 1,14	11,8 - 15,66		14,2 ± 0,94
Longitud del ala (cm)	3,3 – 3,6		3,4 ± 0,1	2,4 – 5,1		3,7 ± 0,7
Longitud del tarso (cm)	18,9 – 21,1		20,6 ± 0,63	19,2 – 21,0		19,9 ± 0,47
Longitud del culmen (cm)	4,2 – 5,9		5,5 ± 0,6	8,3 – 10,0		8,8 ± 0,42
Peso del nido (gr)	22,3 – 48,9		32,58 ± 8,83	26,2 – 61,9		41,55 ± 11,0

Todas las medidas morfológicas mostraron diferencias significativas. El peso de los polluelos a los 16 días ($T = 4,051$; $P = 0,0004$) y la longitud del tarso ($T = 3,454$; $P = 0,0022$) fueron mayores en los polluelos de isla Navarino (Tabla 4), mientras que la longitud del ala ($T = -2,277$; $P = 0,0318$) y el culmen ($T = -18,097$; $P < 0,001$) fue mayor en los polluelos de Pucón. Los nidos de Pucón eran de mayor peso que los de isla Navarino ($T = -2,872$; $P = 0,0072$).

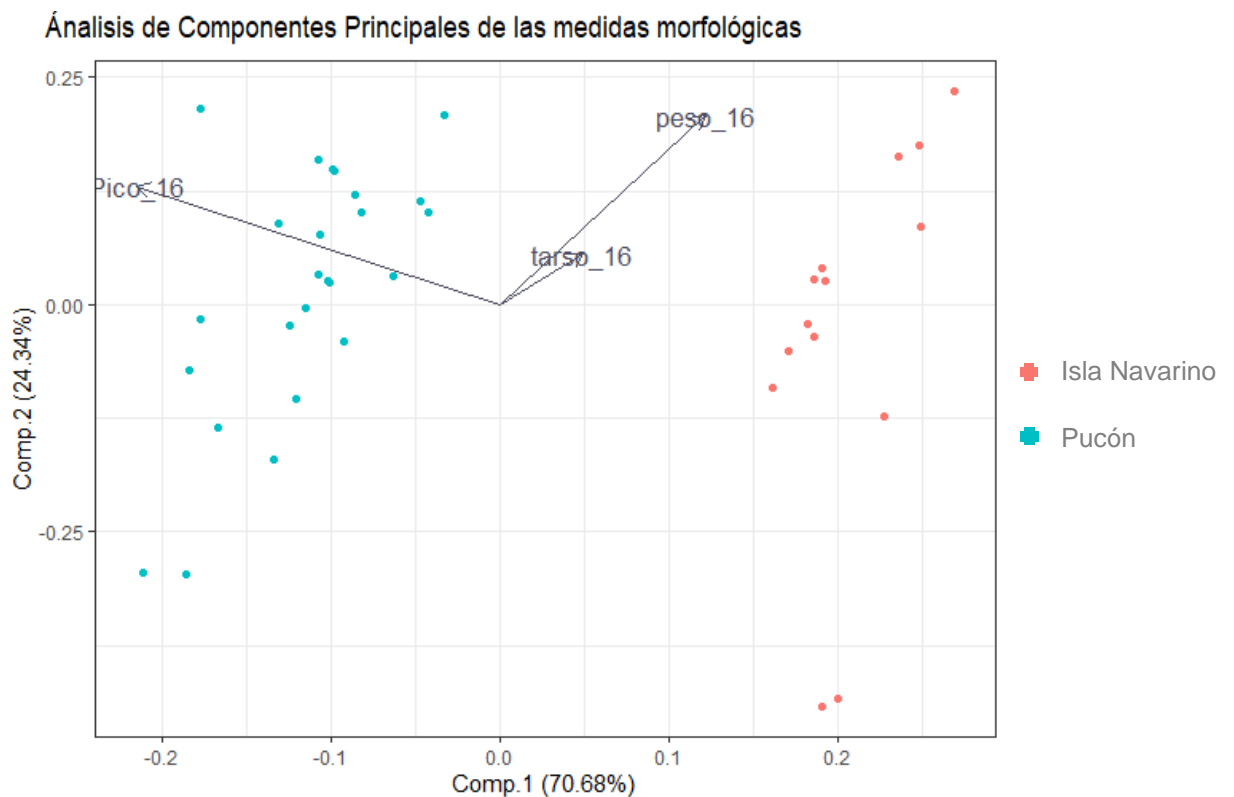


Figura 3. Análisis de componentes principales de las medidas morfológicas (peso y longitud del culmen y tarso) de los polluelos de rayadito de isla Navarino y Pucón.

A partir de las variables morfológicas (longitud del culmen y tarso, y peso) se realizó un PCA con los datos obtenidos de un total de 39 nidos (25 de Pucón y 14 de isla Navarino). Se excluyó la longitud del ala ya que esta variable se ve afectada por el

desarrollo de las plumas (Richner *et al.* 1993). El PCA muestra la clara separación de los polluelos de ambas localidades en base a sus medidas morfológicas (Figura 3), indicando que la variabilidad a nivel individual corresponde al lugar de procedencia. El PCA nos indica que los polluelos de Pucón se caracterizan por picos de mayor longitud; y, los polluelos de isla Navarino se caracterizan por presentar mayor peso y tarsos de mayor longitud.

Para analizar la condición corporal de los polluelos se utilizaron los residuales de la regresión lineal entre el peso de los polluelos y la longitud del tarso ($R= 0,3432$; $P < 0,001$). No se encontró efecto de la abundancia de ectoparásitos hematófagos: ácaros de la familia Dermanyssidae sobre la condición corporal de los polluelos a los 16 días de nacidos (Tabla 5). Tampoco se encontró diferencia significativa al incluir las siguientes variables al modelo: fecha de inicio de puesta y periodo de crianza. El modelo muestra diferencia significativa en el peso corporal que responde a la localidad, encontrando que los polluelos de Pucón presentaron menor peso corporal. También se encuentran evidencia significativa con el tamaño de la nidada, que indica que los polluelos de menor condición corporal provenían de nidadas de menor tamaño.

Tabla 5. Efecto de la abundancia de ácaros y otras variables reproductivas sobre la condición corporal de los polluelos a los 16 días (GLM).

	Estimado	Error Estándar	Valor T	Pr(> t)
(Intercepto)	1,003e+02	1,443e+02	0,695	0,4917
Ácaros	-5,007e-04	6,219e-04	-0,805	0,4264
Localidad	-8,967e-01	3,724e-01	-2,408	0,0216
Fecha de puesta	-6,468e-08	9,357e-08	-0,691	0,4941
No. de polluelos	-2,842e-01	1,315e-01	-2,161	0,0378
Peso del nido	2,603e-02	1,708e-02	1,523	0,1369

DISCUSIÓN

En este estudio se evaluó si la composición del nido podría estar relacionada con la abundancia de parásitos hematófagos en dos poblaciones al sur de Chile: Pucón e isla Navarino. Además, se investigó la relación entre la presencia de ectoparásitos hematófagos que habitan en los nidos sobre el costo en la reproducción del rayadito (vista a través de la condición corporal de los polluelos). La composición de los nidos entre ambas localidades presentó marcadas diferencias que permiten caracterizar los nidos de Pucón por el mayor porcentaje de componentes maderables, y los nidos de isla Navarino, por componentes termoaislantes. Se encontró evidencia estadística significativa de la relación entre la composición del nido y la abundancia de ácaros (*Dermanyssidae*) pero no sobre la abundancia de pulgas. En este estudio no se encontró evidencia significativa del efecto de la abundancia de parásitos sobre la condición corporal de los polluelos del rayadito a los 16 días de nacidos.

Diferencias en la Composición de los Nidos

El diseño de los nidos varía adaptativamente en relación a las condiciones ambientales como resultado de los cambios temporales y/o espaciales (Mainwaring *et al.* 2014). Mediante la construcción del nido, las aves tratan de proporcionar el microclima adecuado para el desarrollo óptimo de las crías (Collias & Collias 1984; Hansell 2000). Los nidos de isla Navarino y Pucón mostraron diferencias en la composición de los materiales utilizados para su construcción, encontrando que los nidos de Pucón se caracterizaron por presentar un mayor porcentaje de materiales maderables, como zarcillos, ramas y raíces; y los nidos de isla Navarino por un mayor porcentaje de

material termoaislante de origen animal, principalmente pelo, y mayor abundancia de herbáceas.

Las diferencias encontradas en los materiales utilizados por el rayadito en las dos localidades de estudio, así como en las otras áreas de su distribución donde se ha descrito la composición de sus nidos, sugieren un comportamiento generalista en el uso de los recursos (Vuilleumer 1985; Ibarra & Martin 2015), ya que las aves se estarían adaptando a construir sus nidos con los materiales que encuentren disponibles en su hábitat (Honorato *et al.* 2014). Al extremo norte de la distribución del rayadito, en el Parque Nacional Fray Jorge los nidos estuvieron compuestos por elementos maderables (piezas de ramas y palos) y fibras vegetales (raíces) (Botero-Delgadillo *et al.* 2017a). En la Isla grande de Chiloé se detalla la presencia de helechos de la familia Hymenophyllaceae (Moreno *et al.* 2005), que corresponde ser la familia de helechos epífitos más abundante en dicha isla (Veblen & Schlegel 1982). Además, los materiales descritos en los nidos de Chiloé coinciden, en términos generales, con las especies de plantas disponibles en el área (Veblen & Schlegel 1982). En la parte continental, en la Región del Maule se destaca el uso de acículas de *Pinus radiata*, en un hábitat dominado por plantaciones de pino (Quilodrán *et al.* 2012).

En el presente estudio los nidos de Pucón fueron más pesados que los de Isla Navarino ($41,55 \pm 11,0$ vs $32,58 \pm 8,83$) con una diferencia promedio de 11g. Esta diferencia en el peso fue estadísticamente significativa, contrario a lo reportado por Botero-Delgadillo y colaboradores (2017a), quienes encontraron que los nidos provenientes del Parque

Nacional Fray Jorge, un Bosque Lluvioso Valdiviano (al igual que Pucón) exhibieron alto grado de traslape y no se encontraron diferencias estadísticas significativas en el peso de los nidos ambas localidades. La diferencia entre el peso de los nidos también podría estar relacionada a diferencias interanuales en el porcentaje que cada material contribuye al nido en relación a su disponibilidad en el ambiente o a las condiciones ambientales durante la temporada reproductiva (Botero-Delgadillo *et al.* 2017b). En este estudio, los nidos de rayadito colectados en la temporada reproductiva del año 2018 mostraron diferencias en la proporción de los materiales constituyentes en comparación a lo reportado por Honorato y colaboradores (2014), en nidos colectados el año 2010 en Pucón; y a lo reportado por Botero-Delgadillo y colaboradores (2017a), en nidos colectados para las temporadas reproductivas de los años 2013 y 2014, en Isla Navarino. Pero se conserva el mismo uso de materiales en las localidades. Las diferencias en el peso de los nidos entre Pucón e Isla Navarino, también podrían deberse a la naturaleza de los materiales utilizados en cada localidad. Los nidos de la isla de Chiloé mostraron un peso seco similar a lo reportado para la Isla Navarino, lo que podría indicar el uso de materiales más livianos (termoaislantes) en las poblaciones que habitan estas islas.

Botero-Delgadillo y colaboradores (2017a) encontraron que los nidos de Fray Jorge, caracterizados por componentes maderables como ramas pequeñas y zarcillos (al igual que en Pucón), por su estructura y composición exhibieron menores tasas de pérdida de calor por convección y absorben menos agua. Mientras que los nidos de isla Navarino, presentaron mayor porcentaje de materiales termoaislantes (pelo, pluma y herbáceas), exhibieron menor tasa de pérdida de calor por conducción y mayor absorción,

características favorables a las condiciones más frías y vientos fuertes característicos de la isla. Esto sugiere que los rayaditos podrían implementar estrategias específicas que les permitan enfrentar las condiciones ambientales locales. Si bien el uso de materiales termoaislantes podría ser una respuesta adaptativa a los fuertes vientos y bajas temperaturas del clima subantártico, resulta interesante resaltar que el pelo encontrado en los nidos de isla Navarino era de ganado, una especie introducida a la isla, lo que demuestra la plasticidad de esta población al incorporar el uso de este material en los últimos años, y que probablemente ha reemplazado otro material autóctono.

Composición del nido y su relación con ectoparásitos hematófagos de nido

En este estudio se encontró evidencia significativa que indica que la composición del nido tiene relación con la abundancia de ácaros. Específicamente, relacionando a los nidos con mayor porcentaje de pelo y herbáceas (es decir, los nidos provenientes de isla Navarino), con un menor número de ácaros; y los nidos que presentaron mayor porcentaje de raíces y zarcillos (provenientes de Pucón), con mayor número de ácaros. No se encontró relación significativa entre la composición del nido y la abundancia de pulgas. Nuestro resultado indica que la composición del nido es un factor importante para explicar la abundancia de algunos ectoparásitos hematófagos presentes en los nidos del rayadito.

La incorporación de pelo en los nidos de las aves ha sido atribuida principalmente a funciones termoaislantes (Mainwaring *et al.* 2014), reduciendo los costos de incubación y proporcionando un clima adecuado para los huevos y crías, especialmente

en las regiones templadas. También se ha sugerido que la presencia de pelos en los nidos podría cumplir una función antidepredadora (Adamík & Král 2008), antimicóticas (Ondrušová & Adamík 2013) o que al igual que las plantas podrían ayudar a repeler parásitos (Scott-Baumann & Morgan 2015). Sin embargo, se necesita estudiar a mayor profundidad el uso de pelos en los nidos para conocer la extensión de este tipo de funciones. Los ectoparásitos pueden ser afectados negativamente por componentes volátiles presentes en algunos de los materiales vegetales utilizados en la construcción del nido (Wimberger 1984; Arnason *et al.* 2005; Moreno *et al.* 2009). Por lo que componentes del nido como fragmentos de plantas verdes, musgo y esporofitos deberán ser estudiados con mayor profundidad ya que podrían estar cumpliendo alguna función específica. El musgo podría reducir la humedad en el nido por su capacidad absorbente favoreciendo a mantener el calor en el nido, ayudando a reducir los costos de incubación y reduciendo la proliferación de pulgas (Hebb *et al.* 2000).

La composición del nido posiblemente no sea el único factor relacionado al parasitismo. Algunos estudios experimentales realizados en el hemisferio norte no encontraron relación alguna entre la preferencia de ciertos materiales y la prevalencia de ectoparásitos (Moreno *et al.* 2009; Remes & Krist 2005), sugiriendo la posible relación de factores ajenos a la composición del nido (Moreno *et al.* 2010). Los nidos más grandes podrían favorecer el aumento de ectoparásitos al incrementar la humedad del nido (Hebb *et al.* 2000). Sin embargo, en el presente estudio no se encontró evidencia que el peso de los nidos tenga efecto sobre la carga de parásitos. López-Arrabé y colaboradores (2012) tampoco encontraron relación entre la abundancia de ácaros y los

nidos manipulados experimentalmente para aumentar su volumen. Las diferencias intraespecíficas en la prevalencia de parásitos dentro de la misma región y tipo de hábitat han sido normalmente atribuidas a los rasgos individuales del hospedador, incluyendo su sistema inmune, edad, ciclo reproductivo, y mecanismos conductuales antiparasitarios (Møller 1997).

Condición corporal de las crías y carga de ectoparásitos hematófagos

En este estudio no se encontró relación entre la abundancia de ácaros y la condición corporal de los polluelos. La evidencia de los efectos que los ectoparásitos hematófagos que habitan los nidos pueden tener sobre el éxito reproductivo es variada y parece depender de las especies involucradas y del ambiente. Algunas investigaciones experimentales han encontrado efectos perjudiciales en el crecimiento y sobrevivencia de las crías (Richner *et al.* 1993; Heeb *et al.* 1998; Tomás *et al.* 2008), mientras que otros han encontrado efectos débiles o ningún efecto (Bousslama *et al.* 2002; Tripet *et al.* 2002; Tschirren *et al.* 2003).

Los efectos del parasitismo sobre la calidad de las crías pueden no ser detectados a corto plazo. Allander (1998) encontró efectos negativos de los parásitos sobre la calidad de los polluelos en solo uno de los tres años de estudio. Es posible que variaciones climáticas anuales (Merino & Potti 1996), o a factores ambientales, la disponibilidad de alimento para la especie hospedera y su interacción (Allander 1998). Esto podría deberse a la existencia de diferencias anuales en la abundancia de ectoparásitos producto de variaciones climáticas. La disponibilidad de alimento puede afectar la forma en la que

el hospedador responde al ataque de los parásitos. Aves en peores condiciones son generalmente más susceptibles a la presencia de ectoparásitos (Marshall 1981). Además, los padres podrían compensar los efectos del parasitismo con un mayor suministro de alimento (Tripet 1997). Ante el ataque de los parásitos los polluelos exacerbaban el comportamiento de pedir alimento, obligando a los adultos a incrementar la búsqueda y suministro de alimento.

La condición corporal mostró diferencias significativas explicadas por la localidad y el número de polluelos que eclosionaron. Las diferencias encontradas entre los rasgos morfológicos y reproductivos de las poblaciones de Pucón e isla Navarino podrían ser producto de las diferentes presiones ambientales locales. Todas las variables morfológicas (longitud del culmen, ala y tarso, y peso) y algunas de las variables reproductivas (tamaño de la nidada y número de huevos que no eclosionaron) mostraron diferencias significativas entre ambas localidades (Tabla 4). A lo largo de su área de distribución el rayadito muestra diferencias en el tamaño de puesta, que varía altitudinal (Altamirano 2014) y latitudinalmente (Quirici *et al.* 2014), siendo la población del extremo sur la que presenta el tamaño de nidada más grande, 4,5 huevos (Quirici *et al.* 2014). Este costo reproductivo podría requerir un mayor tamaño corporal para la población de isla Navarino. Además, la diferencia entre la masa corporal podría deberse a factores latitudinales, ya que se considera que, los animales de sangre caliente que viven a mayores latitudes o en climas más fríos presentan mayor tamaño corporal que los de menor tamaño estrechamente relacionados (hipótesis de la Regla de Bergmann) (Meiri 2011).

El tamaño de la nidada puede afectar la condición corporal de los polluelos debido a los costos energéticos de las nidadas de mayor tamaño (Sousa & Marini 2013). No obstante, el análisis muestra que los nidos con mayor número de polluelos presentaron mayor condición corporal. Esto se explica nuevamente a nivel local (mencionado arriba) ya que los rayaditos de isla Navarino mostraron mayor peso corporal y nidadas más grandes, pero al realizar el análisis únicamente con los nidos de Pucón, éste nuevamente arrojó una mayor condición corporal en los polluelos procedentes de nidadas grandes, lo que podría indicar que los polluelos de mayor condición que a su vez provienen de nidos con nidadas grandes fueron posiblemente criados por adultos con condiciones adecuadas para criar polluelos de buena calidad, o podían ser adultos experimentados que tenían buenas habilidades de alimentación, o visitaban sitios con buena disponibilidad de alimento.

Este resultado es similar a lo encontrado por Saravia-Pietropaolo y colaboradores (2016) en dos especies de furnáridos en Argentina. En su estudio, Saravia-Pietropaolo y colaboradores (2016) observaron un mayor crecimiento (tanto en masa corporal como en longitud del tarso), así como un efecto negativo en sobrevivencia en polluelos provenientes de nidadas grandes. Los resultados estuvieron relacionados a las condiciones ambientales y la aptitud de los padres: padres de buena calidad, sanos y bien alimentados que pueden invertir en nidadas más grandes. Sugiriendo que el beneficio de tener una nidada de mayor o menor tamaño depende del contexto. La plasticidad en el tamaño de la nidada puede ser ventajosa a la luz de circunstancias impredecibles que permanecerán durante la temporada reproductiva (Saravia-

Pietropaolo *et al.* 2016).

CONCLUSIÓN

En este estudio se investigó el material del nido del rayadito, una especie endémica de los bosques templados andinos del sur del mundo, en dos localidades del Sur de Chile (Pucón e Isla Navarino), su relación potencial sobre la abundancia de ectoparásitos del nido y los posibles efectos de los ectoparásitos en la condición de las crías. Se encontró evidencia significativa de la composición del nido sobre la abundancia de ácaros de la familia Dermanyssidae, pudiendo estar relacionado con las condiciones ambientales de cada localidad. Los nidos con mayor presencia de pelos y herbáceas (provenientes de Navarino) tuvieron un menor número de ácaros; y los nidos que presentaron mayor porcentaje de raíces y zarcillos (provenientes de Pucón), tuvieron mayor número de ácaros.

El rayadito parece exhibir un comportamiento generalista en cuanto al uso de los materiales que se encuentran disponibles en su hábitat para la construcción de sus nidos. Sin embargo, algunos de los materiales encontrados en los nidos podrían mostrar algún indicio de preferencia. En este estudio se encontró musgo, en forma vegetativa y/o reproductiva (esporofito) en nidos de Pucón pero no en los nidos de isla Navarino, aun cuando el material se encontraba disponible en ambas localidades. Con el uso de helechos sucedió lo opuesto, cuyo uso fue casi exclusivo en isla Navarino. También se encontró material verde que representaba un escaso porcentaje en el peso del nido. Todos estos materiales constituyeron una pequeña fracción del nido y podrían requerir mayor estudio para dilucidar el motivo de su preferencia y si proporcionan un beneficio para las aves.

La condición de los polluelos no estuvo relacionada con la presencia o abundancia de los ectoparásitos, sin embargo, no se descarta un efecto negativo a largo plazo sobre los polluelos. A su vez, los comportamientos antiparasitarios por parte de los padres podrían atenuar los costos causados por los ectoparásitos sobre los polluelos. En este caso los padres sufrirían los efectos negativos de los ectoparásitos hematófagos que habitan los nidos. Finalmente, una identificación taxonómica más específica de los ectoparásitos hematófagos encontrados en los nidos ayudaría a detectar con más detalle los patrones relacionados con la prevalencia y abundancia de parásitos o sus posibles efectos sobre la condición corporal de los polluelos. Identificar estos efectos es determinante para una mejor comprensión de los rasgos de historia de vida de la especie, la demografía de la población o el comportamiento.

BIBLIOGRAFÍA

- Adamík P and M Král (2008) Nest losses of cavity nesting birds caused by dormice (Gliridae, Rodentia). *Acta Theriologica*, 53: 185–192.
- Allander K (1998) The effects of an ectoparasite on reproductive success in the great tit: a 3- year experimental study. *Can. J. Zool.*, **76**: 19-36.
- Altamirano TA. 2014. Breeding ecology of cavity-nesting birds in the Andean temperate forest of southern Chile. Ph.D. Dissertation. Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago.
- Alvarez E, EJ Belda, J Verdejo and E Barba (2013) Variation in Great Tit nest mass and composition and its breeding consequences: a comparative study in four Mediterranean habitats. *Avian Biology Research*, **6**(1): 39-46.
- Anderson C and R Rozzi (2000) Bird assemblages in the southernmost forests of the world: methodological variations for determining species composition. *Anales Instituto Patagonia Serie Cs. Nat. (Chile)*, **28**: 89-100.
- Beaucournu JC, L Moreno and D González-Acuña (2014) Fleas (Insecta-Siphonaptera) of Chile: a review. *Zootaxa*, **3900**(2): 151-203.
- Botero-Delgadillo E, N Orellana, D Serrano, Y Poblete and RA Vásquez (2017a) Interpopulation variation in nest architecture in a secondary cavity nesting bird suggest site-specific strategies to cope with heat loss and humidity. *Auk*, **134**: 281–294.
- Botero-Delgadillo E, D Serrano, N Orellana, Y Poblete and RA Vásquez (2017b)

- Effects of temperature and time constraints on the seasonal variation in nest morphology of the Thorn-tailed Rayadito (*Aphrastura spinicauda*). *Emu*, **117**(2): 181–187.
- Botero-Delgadillo E, V Quirici, Y Poblete, S Ippi, B Kempenaers and RA Vásquez (2020) Extrapair paternity in two populations of the socially monogamous Thorn-tailed Rayadito *Aphrastura spinicauda* (Passeriformes: Furnariidae). *Ecol. Evol.*, **10**: 11861– 11868.
- Bousslama Z, MM Lambrechts, N Ziane, RD Djenidi and Y Chabi (2002) The effect of nest ectoparasites on parental provisioning in a north-African population of the Blue Tit *Parus caeruleus*. *Ibis*, **144**: E73–E78.
- Bush SE and DH Clayton (2018) Anti-parasite behavior of birds. *Phil. Trans. R. Soc. B.*, **373**: 20170196.
- Cantarero A, J López-Arrabé, AJ Redondo and J Moreno (2013) Behavioural responses to ectoparasites in pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*: an experimental study. *J. Avian Biol.*, **44**:591 – 599.
- Christe P, H Richner and A Oppliger (1996) Of great tits and fleas: sleep baby sleep. *Anim. Behav.*, **52**: 1087–1092.
- Clayton DH, JAH Koop, CW Harbison, BR Moyer and SE Bush (2010) How birds combat ectoparasites. *Open Ornithol. J.*, 3: 41–71
- Collias NE and EC Collias. 1984. Nest building and bird behavior. Princeton University Press, Guildford.

- Deeming DC and SJ Reynolds (2015) Nests, eggs and incubation: New ideas about avian reproduction. Oxford University Press, Oxford, U.K.
- de la Maza, MA. 2013. Ecología trófica, conducta de forrajeo y éxito reproductivo del rayadito (*Aphrastura spinicauda*) en el bosque templado andino de Chile. Tesis de Magíster. Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago.
- Eeva T, E Lehtikoinen E, and J Nurmi (1994) Effects of ectoparasites on breeding success of great tits (*Parus major*) and pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) in an air-pollution gradient. *Can. J. Zool.*, **72**: 624–635.
- Fitzpatrick PS, B Tschirren and H Richner (2004) Life history and fitness consequences of ectoparasites. *J. Anim. Ecol.*, **73**: 216–226.
- Gwinner H, M Oltrogge, L Trost and U Nienaber (2000) Green plants in starling nests: effects on nestlings. *Anim. Behav.*, **59**: 301–309.
- Hajek, ER, and F di Castri. 1975. Bioclimatografía de Chile. Manual de consulta. Universidad Católica de Chile, Santiago.
- Hansell MH. 2000. Bird nests and construction behavior. Cambridge University Press. Cambridge.
- Heeb P, I Werner, M Kölliker and H Richner (2000) Bird-ectoparasite interactions, nest humidity and ectoparasite community structure. *Ecology*, 81(4): 958-968.
- Heeb P, I Werner, M Kölliker and H Richner (1998) Benefits of induced host responses against an ectoparasite. *Proc. Roy. Soc. B.*, **265**: 51–56.
- Hilton GM, M Hansell, GD Ruxton, JM Reid and P Monaghan (2004) Using artificial

nests to test importance of nesting material and nest shelter for incubation energetics. *Auk*, **11**: 777-787.

Honorato MA, TA Altamirano, JT Ibarra, M De la Maza, C Bonacic and K Martin (2016) Composición y preferencia de materiales en nidos de vertebrados nidificadores de cavidades en el bosque templado andino de Chile. *Bosque*, **37**(3): 485-492.

Ibarra JT and K Martin (2015) Biotic homogenization: Lost of avian functional richness and habitat specialist in disturbed Andean temperate forests. *Biological Conservation*, **192**: 418-427.

Ippi S. 2009. Conducta antidepredatoria y territorial en el rayadito (*Aphrastura spinicauda*): comparaciones interpoblaciones en conducta vocal y de defensa. Disertación de Tesis de Doctorado. Universidad de Chile, Santiago.

Ippi S and A Trejo (2003) Dinámica y estructura de bandadas mixtas de aves en un bosque de lenga (*Nothofagus pumilio*) del noroeste de la Patagonia argentina. *Ornitología Neotropical*, **14**:353-362.

López-Arrabé J, A Cantarero, S González-Braojos, R Ruiz-de Castañeda and J Moreno (2012) Only some ectoparasite populations are affected by nest re-use: an experiment on pied flycatchers. *Ardeola*, **59**: 253-266.

López-Rull I and I Macías García. 2015. Control of invertebrate occupants in nests. In: Nests, eggs and incubation: New ideas about avian reproduction. Deeming DC and SJ Reynolds (Editors). Oxford University Press.

Mainwaring MC and IR Hartley (2013) The energetic costs of nest building in birds.

Avian Biol. Res., **6**: 12-17.

Mainwaring MC, IR Hartley, MM Lambrechts and DC Deeming (2014) The design and function of birds' nests. *Ecology and Evolution*, **20**(4): 3909-3928.

Marshall AG. 1981. The ecology of ectoparasite insects. Academic Press, London.

Martínez-de la Puente J, S Merino, G Tomás, J Moreno, J Morales, E Lobato and J Martínez (2011) Nest ectoparasites increase physiological stress in breeding birds: an experiment. *Naturwissenschaften*, **98**: 99-106.

Meiri S (2011) Bergmann's rule – what's in a name. *Global Ecol. Biogeogr.*, **20**: 203-207.

Mennerat A, P Mirleau, J Blondel, P Perret, MM Lambrechts, and P Heeb (2009) Aromatic plants in nests of the blue tit *Cyanistes caeruleus* protect chicks from bacteria. *Oecologia*, **161**: 849-855.

Merino S and J Potti (1996) Weather dependent effects of nest ectoparasites on their bird hosts. *Ecography*, **19**: 107-113.

Møller AP (1990) Effects of parasites by a haematophagous mite on reproduction in the barn swallow. *Ecology*, **71**(6): 2345-2357.

Møller AP (1993) Ectoparasites increase the cost of reproduction in their host. *Journal of Animal Ecology*, **62**: 309-322.

Møller AP. 1997. Parasitism and the evolution of host life history. In: Clayton D. H., Moore J. (eds). Host-parasite evolution: general principles and avian models. Oxford University Press, pp. 105-127.

- Møller AP, P Christe and LZ Garamszegi (2005) Coevolutionary arms races: increased host immune defense promotes specialization by avian fleas. *J. Evol. Biol.*, **18**: 46–59.
- Moore J. 2002. Parasites and the Behaviour of Animals. Oxford University Press.
- Moreno J, E Lobato, S González-Braojos and R Ruiz-de-Castañeda (2010) Nest construction costs affect nestling growth: a field experiment in a cavity-nesting passerine. *Acta Ornithol.*, **45**: 139-145.
- Moreno J, S Merino, E Lobato, MA Rodríguez-Girones and RA Vásquez (2007) Sexual dimorphism and parental roles in the Thorn-tailed Rayadito (Furnariidae). *Condor*, **109**:312-320.
- Moreno J, S Merino, E Lobato, R Ruiz-de Castañeda, J Martínez de la Puente, S del Cerro and J Rivero-de Aguilar (2009) Nest-dwelling ectoparasites of two sympatric hole- nesting passerines in relation to nest composition: an experimental study. *Ecoscience*, **16**: 418-427.
- Moreno J, S Merino and RA Vásquez (2005) Breeding biology of the Thorn-tailed rayadito (Furnariidae) in south-temperate rainforests of Chile. *Condor*, **107**: 69-77.
- Moreno J, M Soler and AP Møller (1994) The function of stone carrying in the Black Wheatear, *Oenanthe leucura*. *Anim. Behav.*, **47**: 1297-1309.
- Ondrušová K and P Adamík (2013) Characterizing the mammalian hair present in Great Tit (*Parus major*) nests. *Bird Study*, **60**:3, 428-431.

- Owen JP, ME Delany, CJ Cardona, AA Bickford and BA Mullens (2009) Host inflammatory response governs fitness in an avian ectoparasite, the northern fowl mite (*Ornithonyssus sylviarum*). *Int. J. Parasitol.*, **39**: 789-799.
- Pearce R. B. 1996. Antimicrobial defenses in the wood of living trees. *New Phytol.*, **132**: 203-233.
- Petitpas R, JT Ibarra, M Miranda and C Bonacic (2016) Spatial patterns over a 24-year period show an increase in native vegetation cover and decreased fragmentation in Andean temperate landscapes, Chile. *Cien. Inv. Agr.*, **43**(3): 384-395.
- Poblete Y, E Botero-Delgadillo, P Espíndola-Hernández, G Sdel and RA Vásquez (2021) Female extra-pair behavior is not associated with reduced paternal care in Thorn-tailed Rayadito. *Ecol. Evol.*, **11**(7): 3065-3071.
- Quilodrán CS, RA Vásquez and CF Estades (2012) Nesting of the Thorn-tailed Rayadito (*Aphrastura spinicauda*) in a pine Plantation in Southcentral Chile. *The Wilson Journal of Ornithology* **124**(4):737-742.
- Quirici V, M Hammers, E Botero-Delgadillo, E Cuevas, P Espíndola-Hernández and RA Vásquez (2019) Age and terminal reproductive attempt influence laying date in the thorn-tailed rayadito. *J. Avian Biol.* **50**: e02059
- Quirici V, CI Venegas, PL González-Gómez, GJ Castaño-Villa, JC Wingfield and RA Vásquez (2014) Baseline corticosterone and stress response in the Thorn-tailed Rayadito (*Aphrastura spinicauda*) along a latitudinal gradient. *General and Comparative Endocrinology* **198**: 39-46.

- Remeš V and M Krist (2005) Nest design and the abundance of parasitic *Protocalliphora* blow flies in two hole-nesting passerines. *Ecoscience* **12**: 549–553.
- Richner H, A Oppliger and P Christe (1993) Effect of an ectoparasite on reproduction in great tits. *Journal of Animal Ecology* **62**: 703-710.
- Rozzi R, F Massardo and CB Anderson. 2004. La Reserva de la Biosfera Cabo de Hornos: Una oportunidad para desarrollo sustentable y conservación biocultural en el extremo austral de América/The Cape Horn Biosphere Reserve: A Proposal of Conservation and Tourism to Achieve Sustainable Development at the Southern End of the Americas. Ediciones Universidad de Magallanes, Punta Arenas.
- Saravia-Pietro Paolo MJ, DE Manzoli, LR Antoniazzi, MA Quiroga and PM Beldomenico (2016) Effect of natural brood size variability on growth and survival of thornbird nestlings. *Journal of Zoology* 300(1): 59-66.
- Scott-Baumann JF and ER Morgan (2015) A review of the nest protection hypothesis: does inclusion of fresh green plant material in birds' nests reduce parasite infestation? *Parasitology* **142**: 1016-1023.
- Sousa NOM. and MA Marini (2013) A negative trade-off between current reproductive effort and reproductive success: an experiment with clutch-size in a tropical bird. *Emu* **113**: 8-18.
- Tomás G, S Merino, J Martínez-de la Puente, J Moreno, J Morales and E Lobato (2008) A simple trapping method to estimate abundances of blood-sucking flying insects in avian nests. *Anim. Behav.* **75**: 723-729.

- Tripet F and H Richner (1997) Host responses to ectoparasites: Food compensation by parent blue tits. *Oikos* **78**: 557-561.
- Tripet F, M Glaser and H Richner (2002) Behavioural responses to ectoparasites: time-budget adjustments and what matters to Blue Tits *Parus caeruleus* infested by fleas. *Ibis* **144**: 461-469.
- Tschirren B, PS Fitze and H Richner (2003) Sexual dimorphism in susceptibility to parasites and cell-mediated immunity in great tit nestlings. *J. of Animal Ecology* **72**, 839-845.
- Veblen TT and FM Schlegel (1982) Reseña ecológica de los bosques del sur de Chile. *Bosque* **4**(2): 73-115.
- Veiga JP, V Polo and J Viñuela (2005) Nest green plants as a male status signal and courtship display in the spotless starling. *Ethology* **112**: 1-9.
- Vuilleumier F (1985) Forest birds of Patagonia: ecological geography, speciation, endemism, and faunal history. *Ornithological Monographs* **36**: 255-304.
- Webb DR (1997) Thermal tolerance of avian embryos – a review. *Condor* **89**: 874-898.
- Wimberger PH (1984) The use of green plant material in bird nests to avoid ectoparasites. *The Auk* **101**: 615-618.