

Hipótesis del síndrome de ritmo de vida en el rayadito (*Aphrastura spinicauda*): ¿Individuos propensos al riesgo tienen menor sobrevivencia?

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
Bárbara Bachmann Moreno

Septiembre, 2018

Director de Tesis: Dr. Rodrigo A. Vásquez Salfate

Co-director de Tesis: Dr. Esteban Botero Delgadillo

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

Bárbara Bachmann Moreno

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 10 de Septiembre de 2018

Director de Tesis:
Dr. Rodrigo Vásquez

Co-Director de Tesis:
Dr. Esteban Botero

Comisión de Evaluación de la Tesis:

Dr. Michel Salaberry

Dr. Rigoberto Solis

**Para todos aquellos que no dejan de asombrarse
y admirar la complejidad de la naturaleza,
y su diversidad de formas y colores.**



Médico Veterinario titulada el año 2014, con gran interés en la comprensión de la ecología y evolución de la conducta animal en vida silvestre. El año 2016 ingresó al Laboratorio de Ecología Evolutiva del Comportamiento, a cargo del Dr. Rodrigo Vásquez, quien fue su profesor tutor en el programa Magíster en Ciencias Biológicas. El año 2017 trabajó como asistente de investigador en el mismo laboratorio, y actualmente pretende continuar una línea de investigación asociada al comportamiento animal y el efecto de otras variables fisiológicas y ambientales.

AGRADECIMIENTOS

Mis más sinceros agradecimientos a mi profesor tutor, Dr. Rodrigo Vásquez, por transmitir siempre apoyo, confianza y conocimientos, permitiéndome ser parte de su equipo de trabajo durante todo éste proceso de aprendizaje. También a mi co-tutor, Dr. Esteban Botero, por su dedicación, consejos y conocimientos transmitidos durante el proceso de mi tesis. Quisiera agradecer también a los académicos integrantes de mi comisión: Dr. Michel Salaberry y Dr. Rigoberto Solis, por su buena disposición y críticas constructivas, las cuales permitieron enriquecer éste trabajo.

Gracias a mis amigos y compañeros de laboratorio con quienes he compartido grandes momentos: Bárbara Toro, Lucas Hussing, Sebastián Maya, Pablo Lamilla, Karina Romero, Javier Bustos, Yasnina Ibaceta, Gabriela Sudel, Camila Bravo, Juan Rivero, Romina Flores, Carlos Valeris, Jorge Mella, Daniel Benítez, Martje Birker, Pablo Cornejo, Juan David Arévalo y Yanina Poblete; quienes forman un bello equipo de trabajo y han apoyado éste proceso en diferentes instancias. Con todos ellos tengo gratos recuerdos desde mi llegada al laboratorio al presente. Gracias por todas esas risas.

Un agradecimiento especial a mi madre por su amor, apoyo y confianza incondicional, por permitir siempre que mis metas lleguen a fin. A mi padre, por ser un excelente consejero y amigo, y por sobre todo, transmitirme siempre su admiración. A mi hermana Annelice y mi hermano Christopher por su confianza y cariño.

A mis grandes amigos(as) Cristóbal Pasten, Nicole Arias, Pamela García, Francisca Morales, María Jesús Izquierdo, Daniela González y María Isabel Sotomayor, por sus consejos, confianza, alegrías, y permanecer siempre presentes en mi vida.

Finalmente, agradecer el apoyo de los proyectos FONDECYT 1140548, ICM-P05-002, FONDECYT-PFB-23 y CONICYT-PIA-CCTE-AFB 170008.

ÍNDICE DE MATERIAS

Lista de tablas	vii
Lista de figuras	viii
Resumen.....	1
Summary	2
1. Introducción	3
2. Objetivos	7
3. Hipótesis y predicción.....	8
4. Materiales y métodos	9
5. Resultados	22
6. Discusión.....	28
7. Conclusiones	36
8. Bibliografía	37

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Conjunto de modelos candidatos para el modelamiento de la probabilidad de recaptura (p) de rayaditos adultos del P.N. Fray Jorge, entre los años 2010-2015.

Tabla 2. Conjunto de modelos candidatos para el modelamiento de la sobrevivencia aparente (φ) de rayaditos adultos del P.N. Fray Jorge, entre los años 2010-2015.

Tabla 3. Conjunto de modelos candidatos para el modelamiento de la sobrevivencia aparente (φ) de rayaditos adultos en función de co-variables usadas como medidas de “conductas riesgosas” (conducta exploratoria y audacia).

Tabla 4. Selección del modelo para estimar sobrevivencia aparente y probabilidad de recaptura en la población de rayaditos del P.N. Fray Jorge, entre los años 2010-2015.

Tabla 5. Estimaciones de los parámetros con función de enlace logit para el modelo con mejor ajuste: $\{\varphi((t)_2)+Movs+MAD) p(t)_2\}$.

Tabla 6. Conjunto de modelos candidatos para el modelamiento de la sobrevivencia aparente (φ) de rayaditos adultos en función de co-variables usadas como medidas de “conductas riesgosas” (conducta exploratoria y audacia) y peso.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Supervivencia aparente (φ) en función de la velocidad de exploración (movimientos/minuto).

Figura 2. Supervivencia aparente (φ) en función de la conducta de toma de riesgos (MAD) o audacia.

RESUMEN

La hipótesis de síndrome de ritmo de vida (Pace-of-life syndrome o POLS) predice que las distintas estrategias de historia de vida se asocian a diferencias consistentes en el fenotipo conductual. En el presente estudio, pusimos a prueba ésta hipótesis en una población de rayadito (*Aphrastura spinicauda*), un ave especialista de bosque. Investigamos si diferencias en la sobrevivencia de los adultos se asociaron a diferencias inter-individuales en la conducta asociada al riesgo, mediante ensayos de exploración en un ambiente nuevo y pruebas de distancia mínima de aproximación a un humano (MAD), como variables indicadoras de conducta exploratoria y de toma de riesgos o audacia, respectivamente. Diferencias inter-individuales en la propensión al riesgo predijeron la esperanza de vida de las aves, dado que los individuos más exploradores y audaces (más “arriesgados”) presentaron una menor sobrevivencia que aquellas aves menos “arriesgadas”. La sobrevivencia aparente no varió entre sexos. Sin embargo, varió en dos períodos de tiempo entre los años 2010 y 2013 ($\phi=0.8950038$, SE= 0.0447040, IC 95%) en relación al período 2014-2015 ($\phi= 0.7079473$, SE= 0,0929189, IC 95%). Nuestros resultados fueron consistentes con la predicción de la hipótesis de POLS, indicando que las diferencias en rasgos conductuales están asociadas a diferencias en los rasgos de historia de vida, de modo tal que individuos menos exploradores y audaces presentaron sobrevivencias mayores.

SUMMARY

The Pace-of-life syndrome or POLS hypothesis predicts that different life-history strategies are associated with consistent differences in the behavioral phenotype. In the present study, we tested this hypothesis in a rayadito (*Aphrastura spinicauda*) population, a forest specialist bird. We investigated whether differences in adult survival were associated with inter-individual differences in risk-associated behavior, through exploration tests in a novel environment and tests of minimum approach distance to a human (MAD), as a proxy for exploratory behavior and taking risk or audacity, respectively. Inter-individual differences in risk propensity predicted life span in birds, with more exploratory and shy individuals (more "risky") having a lower survival than less "risky" birds. The survival did not vary between sexes, however, it varied in two periods of time between the years 2010 to 2013 ($\phi = 0.8950038$, SE = 0.0447040, 95% CI) in relation to the period 2014-2015 ($\phi = 0.7079473$, SE = 0.0929189, 95% CI). Our results were consistent with the prediction of the POLS hypothesis, which specifies that differences in behavioral traits are associated with differences in life-history traits, such that less exploratory and shy individuals had higher survival.

1. INTRODUCCIÓN

Dentro de las poblaciones, la existencia y mantención de diferentes estrategias de historia de vida está atribuida principalmente a los compromisos entre distintos aspectos del ciclo de vida (e.g., fecundidad- sobrevivencia, véase Biro y Stamps 2008) y al fenotipo conductual, es decir, a rasgos conductuales que conforman los distintos perfiles de personalidad animal (Sih et al. 2004a, Roff y Fairbairn 2007, Wolf et al. 2007, Réale et al. 2010). Estudios han revelado que historias de vida contrastantes (e.g., rápida-lenta) pueden explicar la variación en distintos rasgos del comportamiento, (Wolf et al. 2007, Réale et al. 2010, Bengston et al. 2017) y que a su vez, variaciones en diferencias individuales consistentes de éstos rasgos podrían afectar diferentes componentes de la adecuación biológica (Dingemanse et al. 2004, Réale et al. 2007, Smith y Blumstein 2008, Hall et al. 2015, Niemelä et al. 2015). Por ejemplo, diferencias individuales en la conducta exploratoria están relacionadas con la variación en la tasa de sobrevivencia de aves silvestres (e.g., Dingemanse et al. 2004, Hall et al. 2015). Sin embargo, poco se conoce sobre como la sobrevivencia es afectada por otros rasgos conductuales y sobre la naturaleza contexto-dependiente de dichas relaciones en ambientes fluctuantes (Dingemanse y Goede 2004, Réale et al. 2007, Biro y Stamps 2008, Smith y Blumstein 2008). Por ejemplo, mientras individuos agresivos podrían beneficiarse en situaciones de alta competencia, la agresión no parece ser una estrategia beneficiosa en situaciones con alto riesgo de depredación (Sih et al. 2004a, 2004b).

Se sabe que los distintos rasgos de personalidad animal están bajo presión selectiva (Dingemanse et al. 2004, Dingemanse y Réale 2005, Groothuis y Carere 2005), y que éstos afectan la manera en que un individuo responde a situaciones de riesgo (Hall et al. 2015, Niemelä et al. 2015) y toma decisiones durante actividades relacionadas con el forrajeo (Verbeek et al. 1994, Dingemanse y Goede 2004), dispersión (Dingemanse et al. 2003, Botero-Delgado 2017) y reproducción (Smith y Blumstein 2008). La hipótesis del Síndrome de ritmo de vida o hipótesis de POLS (por sus siglas en inglés; Pace-of-life-syndrome), establece que las estrategias de historia de vida adoptadas por los individuos de una población están asociadas a diferencias consistentes en una serie de rasgos conductuales (Réale et al. 2010, Hall et al. 2015, Niemelä et al. 2015). Asumiendo que estas conductas son repetibles (i.e., consistentes en distintos contextos), la hipótesis de POLS predice diferencias inter-individuales en las llamadas “conductas asociadas al riesgo”, tales como audacia, exploración y agresión (Réale et al. 2010, Hall et al. 2015). Específicamente, ésta hipótesis relaciona la variación individual en sobrevivencia y las diferencias en la toma de riesgos, prediciendo que individuos que mueren jóvenes serían más propensos al riesgo que aquellos más longevos (Réale et al. 2010, Hall et al. 2015). Por ejemplo, los individuos más audaces y más exploradores invertirían más en la adquisición de recursos a expensas de un alto costo en la sobrevivencia (Verbeek et al. 1994, Niemelä et al. 2015). Lamentablemente, es poca la evidencia sobre la relación entre sobrevivencia individual y rasgos de personalidad (Biro y Stamps 2008, Smith y Blumstein 2008), particularmente aquellos rasgos enmarcados en el contexto de la hipótesis de POLS (véase e.g., Hall et al. 2015, Niemelä et al. 2015).

El presente trabajo pretende investigar la relación y diferencias individuales en conducta asociada al riesgo de depredación y sobrevivencia, para poner a prueba la hipótesis de POLS. Para ello, nos focalizamos en rasgos conductuales ampliamente descritos y asociados a diferencias en uso del espacio y/o de recursos en animales silvestres, específicamente la exploración y la audacia (véase Hall et al. 2015 y Niemela et al. 2015). Estudiamos al Rayadito (*Aphrastura spinicauda*), un nidificador secundario de cavidades que utiliza cajas nido, lo cual lo hace un modelo ideal para el estudio de diversos aspectos ecológicos y evolutivos (véase e.g., Moreno et al. 2005, 2007, Ippi et al. 2011, 2013, 2017, Quirici et al. 2014, 2016, Espínola-Hernández 2016, Botero-Delgado et al. 2017a, 2017b, 2017c). El rayadito es un furnárido endémico de los bosques templados del Centro-Norte y Sur de Chile y el Suroeste de Argentina, distribuyéndose desde los Andes hasta la Costa del Pacífico (Remsen 2003). Particularmente, nos enfocamos en una población aislada al borde norte de la distribución geográfica de la especie en el Parque Nacional Fray Jorge (30°30' S, 71°35' O), región de Coquimbo. El P. N. Fray Jorge se caracteriza por ser un paisaje semiárido y heterogéneo con fragmentos de bosque relictual dominados por Olivillo (*Aextoxicon punctatum*), con condiciones microclimáticas particulares determinadas por la condensación de la niebla costera (del-Val et al. 2006).

Estudios previos se han focalizado en la repercusión de los ambientes fragmentados sobre la dinámica de las poblaciones, y específicamente en su efecto negativo en la sobrevivencia de especies de bosque (Horak y Lebreton 1998, Matthysen 1999, Ruiz-Gutiérrez et al. 2008). Es por ello, que bajo el contexto de la hipótesis de POLS y considerando las condiciones ecológicas presentes en el ambiente fragmentado de

Fray Jorge, se esperaría menor sobrevivencia en aquellos individuos más propensos al riesgo (i.e., más exploradores y audaces).

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo general

Evaluar la relación entre la variación individual en supervivencia y rasgos del comportamiento asociados al riesgo de depredación en una población de rayadito (*Aphrastura spinicauda*) en el Parque Nacional Fray Jorge.

2.2 Objetivos específicos

- Caracterizar la conducta exploratoria (diversidad y velocidad de exploración en un ambiente nuevo) de individuos adultos en la población de Fray Jorge.
- Caracterizar la conducta de toma de riesgos (también referida como audacia) de individuos adultos en el contexto de defensa del nido.
- Determinar si las diferencias individuales en exploración y audacia (conductas “riesgosas”) observadas en adultos predicen la probabilidad de supervivencia.

3. HIPÓTESIS Y PREDICCIÓN

3.1 Hipótesis

La variación en estrategias de historia de vida en poblaciones naturales está relacionada con diferencias individuales en el fenotipo conductual, por lo que la variabilidad en conductas riesgosas entre adultos reproductores de rayadito refleja la variación individual en sus tasas de sobrevivencia.

3.2 Predicción

Individuos más audaces (i.e., más arriesgados) y más exploradores presentarán menores tasas de sobrevivencia en la población de Fray Jorge.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Área de estudio

Éste trabajo es parte de un seguimiento reproductivo a largo plazo de la población de rayadito que habita en el Parque Nacional Fray Jorge, ubicado en la cuarta región hacia la costa (30°30'S 71°35'O). Con el fin de obtener información sobre la biología reproductiva e historia de vida de la especie en esta población, se han ofrecido 101-157 cajas nido entre los años 2006-2016 en el área de estudio. Todas las cajas fueron dispuestas sistemáticamente (a una distancia promedio de 21 m) y geo-referenciadas con un error de 2 m (Botero-Delgadillo 2017).

El área de estudio en Fray Jorge cubre ca. 5.3 km² de paisaje semiárido dominado por matorral espinoso (Luebert y Pliscoff 2006), el cual aloja un bosque relictivo que presenta un proceso de fragmentación natural de largo plazo (Villagrán et al. 2004). Los fragmentos de bosque se encuentran en la cordillera de la costa, a 630 m s n m. y están expuestos a niebla costera durante gran parte del día, la cual ayuda a conservar sus características de bosque templado (Villagrán et al. 2004, del-Val et al. 2006). Los parches de bosque tienen un tamaño que varía entre 0.5 a 22.5 ha, cubriendo una superficie total de 2.4 km² (Cornelius et al. 2000). La población de rayaditos que habita en Fray Jorge parece ser una población aislada de las poblaciones del centro y sur de Chile (véase González y Wink 2010, Yáñez 2013), llegando a presentar una alta densidad de individuos durante la estación reproductiva en comparación con otras localidades (8.2 parejas/ha, véase Vergara y Marquet 2007). Estudios previos proponen que esta es una población con altos niveles de estrés fisiológico (Quirici et al. 2014, 2016), lo que se ha atribuido a una alta competencia por el acceso a

cavidades para nidificar, probablemente asociado a la paulatina disminución y fragmentación del hábitat boscoso en la zona (Botero-Delgadillo 2017). Además, se ha sugerido que los desplazamientos entre parches de bosque a través de áreas abiertas de pastizal y matorral, supondrían un incremento de la mortalidad individual (Botero-Delgadillo 2017). De hecho, se ha reportado que las distancias de dispersión de los rayaditos no superarían los 300 m en paisajes heterogéneos, lo que sugeriría una alta sensibilidad de la especie a la fragmentación a escala local (véase Vergara y Marquet 2007).

4.2 Colección de datos

Para el presente estudio se utilizó información colectada a partir de 80 individuos (41 hembras y 39 machos) que fueron capturados y marcados durante la primavera, (Octubre-Diciembre) a lo largo de seis temporadas reproductivas (años 2010-2015). Las capturas se realizaron entre las 06:30 y 14:30 horas, limitándose sólo a adultos reproductores que ocupasen las cajas nido. Las cajas fueron monitoreadas semanalmente para verificar su ocupación, aumentando la frecuencia de las revisiones una vez se registraron parejas ocupantes, con el fin de determinar con precisión el inicio de las etapas de puesta, incubación y eclosión. Los adultos fueron capturados durante la etapa de crianza, específicamente entre los 12-14 días posteriores a la eclosión (Moreno et al. 2005, Quirici et al. 2014). Para ello, se utilizaron trampas dispuestas en la entrada de las cajas, las cuales son activadas automáticamente por el ave al momento de ingresar al nido.

Cada individuo capturado fue marcado con un anillo metálico numerado más una combinación única de anillos de colores para su posterior identificación. Para cada

adulto se registraron cinco medidas morfométricas (peso, largo del tarso, culmen expuesto, largo del ala y largo de la cola; véase Moreno et al. 2005, 2007, Quirici et al. 2014). Además de lo anterior, se extrajo una muestra de sangre a través de punción de la vena braquial (ca. 50 μ l) con una aguja estéril de 27G, colectando la muestra en tubos capilares de micro hematocrito heparinizados. Debido a que el rayadito no presenta dimorfismo sexual claro en tamaño ni dicromatismo sexual en plumaje (Moreno et al. 2007) las muestras de sangre fueron dispuestas en tarjetas FTA™ Classic (Whatman™) para su posterior análisis y el sexado molecular.

4.3 Análisis de laboratorio

La extracción de ADN se realizó a partir de las muestras sanguíneas almacenadas en tarjetas FTA™ Classic (Whatman™) mediante el kit comercial QIAamp® DNA (QIAGEN® #56304). La determinación de sexo de los individuos se realizó siguiendo el protocolo propuesto por Griffiths (1998), pues éste protocolo ha sido utilizado de manera exitosa en varias especies de aves, incluyendo el rayadito (véase Moreno et al. 2007, Quirici et al. 2014, Botero-Delgadillo et al. 2017 a, 2017 b, 2017 c).

4.4 Pruebas de comportamiento

Durante la primavera de los años 2013, 2014 y 2015, se realizaron dos experimentos conductuales a cada uno de los individuos capturados en campo: (i) la medición de la conducta exploratoria en un ambiente nuevo y (ii) la medición de la conducta de toma de riesgos durante la intrusión de un humano en el territorio reproductivo. Estos experimentos se llevaron a cabo durante las dos últimas semanas del intento

reproductivo de los individuos, entre las 06:00-13:00 horas. Las pruebas de ambiente nuevo fueron realizadas inmediatamente después de la captura, incluso previo al anillamiento y procesado de las aves (Hall et al. 2015).

Las medidas repetidas tomadas de aquellos individuos capturados en más de un año fueron removidas para análisis posteriores, los cuales sólo incluyeron las primeras capturas. A pesar de que las medidas repetidas son importantes para evaluar repetibilidad conductual (Dingemanse et al. 2002), éste estudio se centra en la variación inter-individual a nivel intra-poblacional.

4.4.1 Conducta exploratoria

La conducta exploratoria se evaluó a través de experimentos de ambiente artificial novedoso o ambiente nuevo (véase Réale et al. 2007). Una vez capturadas, las aves fueron transportadas individualmente hacia una de cuatro arenas de exploración (270 cm largo x 150 cm de ancho X 150 cm de alto) instaladas a lo largo de la zona de estudio (véase van-Dongen et al. 2010). El tiempo de transporte entre el lugar de captura y el sitio experimental varió entre 1-3 minutos. Cada arena estuvo provista de: (i) 14 áreas o superficies para ser visitadas por las aves, incluyendo cuatro perchas de madera dispuestas en diagonal a 60-70 cm entre si y 10 superficies adicionales (piso, techo y paredes), las que fueron definidas de acuerdo a las subdivisiones internas de la arena; (ii) una jaula de habituación (30 cm de largo × 25 cm de ancho × 39 cm de altura) ubicada en la esquina sur-oeste de la arena y cubierta por una tela de color negro; y (iii) agua *ad libitum*.

Inicialmente, las aves fueron introducidas en las jaulas de habituación durante un periodo de 5 minutos, con la tela negra cubriendo la jaula (van-Dongen et al. 2010). A continuación, la tela y la compuerta de la jaula fueron removidas para permitir el libre ingreso del ave a la arena de exploración. Los ensayos experimentales en la arena duraron 10 minutos y los eventos se registraron con una cámara de alta definición situada a 5-7 metros (véase van Dongen et al. 2010). Todos los videos fueron analizados mediante el programa de libre distribución JWatcher 1.0 para el análisis cuantitativo del comportamiento (Blumstein et al. 2010). Se documentó el número de movimientos totales durante las pruebas y el destino de cada movimiento. Usamos dos variables no correlacionadas (r de Pearson = 0,21, p = 0,11) para cuantificar el comportamiento exploratorio individual: (i) tasa de movimiento (movimientos totales / minuto), utilizada como subrogante de la velocidad de exploración; (ii) la diversidad exploratoria (van-Dongen et al. 2010), medida con el índice de diversidad de Brillouin (véase Krebs 1989), utilizando el número de visitas en cada una de las 14 superficies y el tiempo exacto de visita. Utilizamos el índice de Brillouin debido a que es más adecuado cuando la probabilidad de obtener cualquier muestra (es decir, las superficies visitadas) no es necesariamente igual (véase Krebs, 1989). Una vez finalizada la prueba, los individuos fueron capturados usando cazamariposa para el posterior marcaje y procesado. Acto seguido, las aves fueron liberadas en las cercanías del sitio inicial de captura.

4.4.2 Conducta de toma de riesgos

El comportamiento de toma de riesgos o “audacia” se evaluó mediante la prueba de distancia mínima de acercamiento hacia un depredador (DMA) (véase Ippi et al. 2013). El diseño experimental se modificó a partir del experimento de intrusión

humana de Hollander et al. 2008, el cual registra la frecuencia de conductas agonistas (saltos, vuelos, alarmas) realizadas por parejas reproductivas ante la presencia de un humano en las cercanías del nido. La posición del observador se evaluó días antes para evitar que las aves lo detectaran entre la vegetación. Las pruebas experimentales se realizaron en todas aquellas cajas en donde, a lo menos, uno de los padres estuviese anillado previamente. Dicho experimento fue realizado entre las 06:00-13:00 horas durante los días de mayor visita de los adultos al nido, i.e., 17-19 días después de la eclosión. En el experimento participaron dos observadores, donde uno de ellos permaneció oculto pero con buena visibilidad de la caja nido y el otro se encontró siempre visible para los padres, ubicándose a 1.5 metros de la caja nido y actuando como individuo focal o “depredador”.

Una vez que la pareja reproductiva se percató del “depredador”, ambos observadores registraron las conductas agonísticas de cada miembro de la pareja por tres minutos, usando una grabadora de voz. Una vez finalizado el experimento, se midió con un láser la distancia mínima de acercamiento (minimum approach distance, MAD) de cada padre respecto al observador focal. Ésta variable se empleó como medida de “conducta de toma de riesgos” (véase Botero-Delgadillo 2017).

4.5 Supervivencia y análisis estadístico

Para poner a prueba la hipótesis de POLS, utilizamos la supervivencia aparente como medida de adecuación biológica de los individuos capturados. La supervivencia para los 80 individuos estudiados fue medida como una variable binaria (recapturado/no recapturado) y fue estimada utilizando un análisis jerárquico basado en su historial de captura completo para el área de estudio entre los años 2010 y 2015, obtenido a

partir de estudios previos. Los datos de captura-marcaje-recaptura (CMR) obtenidos durante éstos años fueron empleados para estimar la sobrevivencia aparente (ϕ) y la probabilidad de recaptura (p) empleando el modelo Cormack-Jolly-Seber (Sandercock 2003) en MARK 5.1 (White y Burnham 1999, Cooch y White 2008).

Se ajustaron distintos modelos con restricciones variables para los parámetros estimados (Lebreton et al. 1992), generando un conjunto de modelos candidatos para una posterior selección (véase tabla 4). El ajuste y selección de los modelos siguió un proceso de tres etapas (véase Niemelä et al. 2015). Inicialmente, se ajustó un modelo que permitiera la variación temporal de las tasas de sobrevivencia (ϕ) y la probabilidad de recaptura (p), incluyendo parámetros distintos para cada sexo durante cada uno de los intervalos de tiempo considerados (i.e., 2010-2015; 20 parámetros en total). A partir de este modelo base, se probaron diferentes combinaciones en la restricción temporal de (p). El modelo con la estructura más idónea para (p) fue seleccionado entre todos los modelos candidatos (véase Tabla 1), empleando el criterio de información de Akaike corregido para muestras reducidas (AIC_C ; Crawley 1993). Posteriormente, se probaron distintas combinaciones en la restricción temporal de (ϕ), usando como base el modelo más adecuado para (p). Una vez más, se emplearon los valores de AIC_C para obtener el modelo más parsimonioso (véase Tabla 2). Finalmente, se introdujeron las tres variables conductuales medidas en campo (velocidad de exploración, diversidad de exploración y toma de riesgos) y nuevamente se comparó el ajuste de diferentes modelos candidatos que incluyeron distintas combinaciones de dichas co-variables (véase Tabla 3). El mismo proceso se llevó a cabo ingresando el peso promedio de

los individuos, a aquellos modelos candidatos que incluyeron las co-variables individuales (véase Tabla 6, Anexos).

Tabla 1. Conjunto de modelos candidatos para el modelamiento de la probabilidad de recaptura (p) de rayaditos adultos del P. N. Fray Jorge, entre los años 2010-2015.

Modelo	AICc	Δ AICc	W_i	k	Devianza
{ $\varphi(g^*t)$ p(t)_2}	356,2955	0	0,8462	12	330,3456
{ $\varphi(g^*t)$ p(.)}	361,0145	4,719	0,07994	11	337,3747
{ $\varphi(g^*t)$ p(t)}	362,7361	6,4406	0,0338	15	329,6788
{ $\varphi(g^*t)$ p(g)}	363,0666	6,7711	0,02865	12	337,1167
{ $\varphi(g^*t)$ p(g+t)}	364,953	8,6575	0,01116	16	329,4658
{ $\varphi(g^*t)$ p(g*t)}	372,5099	16,2144	0,00026	20	326,9836

g=factor grupo (sexo); t=factor tiempo; φ = supervivencia aparente; p= probabilidad de recaptura; (.)= constante (i.e., independiente del tiempo o sexo); *= interacción de términos; Δ AICc= delta AICc; w_i = peso del modelo correspondiente; k = número de parámetros total a estimar en el modelo.

Tabla 2. Conjunto de modelos candidatos para el modelamiento de la sobrevivencia aparente (ϕ) de rayaditos adultos del P. N. Fray Jorge, entre los años 2010-2015.

Modelo	AICc	Δ AICc	w_i	k	Devianza
{ $\phi(t)_2$ p(t)_2}	343,0856	0	0,80697	4	334,8475
{ $\phi(g)$ p(t)_2}	347,5598	4,4742	0,08616	4	339,3217
{ $\phi(t)$ p(t)_2}	347,7421	4,6565	0,07865	7	333,0633
{ $\phi(g+t)$ p(t)_2}	349,8857	6,8001	0,02693	8	333,0076
{ $\phi(g*t)$ p(t)_2}	356,2955	13,2099	0,00109	12	330,3456
{ $\phi(g*t)$ p(.)}	361,0145	17,9289	0,0001	11	337,3747
{ $\phi(g*t)$ p(t)}	362,7361	19,6505	0,00004	15	329,6788
{ $\phi(g*t)$ p(g)}	363,0666	19,981	0,00004	12	337,1167
{ $\phi(g*t)$ p(g+t)}	364,953	21,8674	0,00001	16	329,4658
{ $\phi(g*t)$ p(g*t)}	372,5099	29,4243	0	20	326,9836

g =factor grupo (sexo); t =factor tiempo; ϕ = sobrevivencia aparente; p = probabilidad de recaptura; $(.)$ = constante (i.e., independiente del tiempo o sexo); $*$ = interacción de términos; Δ AICc= delta AICc; w_i = peso del modelo correspondiente; k = número de parámetros total a estimar en el modelo.

Tabla 3. Conjunto de modelos candidatos para el modelamiento de la sobrevivencia aparente (ϕ) de rayaditos adultos del P. N Fray Jorge, en función de co-variables usadas como medidas de “conductas riesgosas” (conducta exploratoria y audacia).

Modelo	AICc	Δ AICc	w_i	k	Devianza
{ $\phi((t)_2)$ +Movs+MAD) p(t)_2}	324,2662	0	0,85895	6	311,7602
{ $\phi((t)_2)$ +Movs+Diver+MAD) p(t)_2}	328,2431	3,9769	0,1176	7	311,365
{ $\phi((t)_2)$ +MAD) p(t)_2}	331,9142	7,648	0,01876	5	321,5549
{ $\phi((t)_2)$ +Movs) p(t)_2}	334,7229	10,4567	0,00461	5	324,3637
{ $\phi(t)_2$ p(t)_2}	343,0856	18,8194	0,00009	4	334,8475

g=factor grupo (sexo); t=factor tiempo; ϕ = sobrevivencia aparente; p= probabilidad de recaptura; (.)= constante (i.e., independiente del tiempo o sexo); *= interacción de términos; Δ AICc= delta AICc; w_i = peso del modelo correspondiente; k = número de parámetros total a estimar en el modelo. Las covariables consideradas en los modelos candidatos incluyeron: Movs= velocidad de exploración en experimento de ambiente nuevo (movs/minuto); Diver= diversidad de exploración en experimento de ambiente nuevo (índice de Brillouin); MAD= distancia mínima de acercamiento hacia un depredador.

Tabla 4. Selección del modelo para estimar sobrevivencia aparente y probabilidad de recaptura en la población de rayaditos del P. N. Fray Jorge, entre los años 2010-2015.

Modelo	AICc	Δ AICc	w_i	k	Devianza
{ $\varphi((t)_2)$ +Movs+MAD) p(t)_2}	324,2662	0	0,85895	6	311,7602
{ $\varphi((t)_2)$ +Movs+Diver+MAD) p(t)_2}	328,2431	3,9769	0,1176	7	311,365
{ $\varphi((t)_2)$ +MAD) p(t)_2}	331,9142	7,648	0,01876	5	321,5549
{ $\varphi((t)_2)$ +Movs) p(t)_2}	334,7229	10,4567	0,00461	5	324,3637
{ $\varphi(t)_2$ p(t)_2}	343,0856	18,8194	0,00007	4	334,8475
{ $\varphi(g)$ p(t)_2}	347,5598	23,2936	0,00001	4	339,3217
{ $\varphi(t)$ p(t)_2}	347,7421	23,4759	0,00001	7	333,0633
{ $\varphi(g+t)$ p(t)_2}	349,8857	25,6195	0	8	333,0076

Modelo	AICc	Δ AICc	w_i	k	Devianza
{ $\varphi(g*t)$ p(t)_2}	356,2955	32,0293	0	12	330,3456
{ $\varphi(g*t)$ p(.)}	361,0145	36,7483	0	11	337,3747
{ $\varphi(g*t)$ p(t)}	362,7361	38,4699	0	15	329,6788
{ $\varphi(g*t)$ p(g)}	363,0666	38,8004	0	12	337,1167
{ $\varphi(g*t)$ p(g+t)}	364,953	40,6868	0	16	329,4658
{ $\varphi(g*t)$ p(g*t)}	372,5099	48,2437	0	20	326,9836

g=factor grupo (sexo); t=factor tiempo; φ = supervivencia aparente; p= probabilidad de recaptura; (.)= constante (i.e., independiente del tiempo o sexo); *= interacción de términos; Δ AICc= delta AICc; w_i = peso del modelo correspondiente; k = número de parámetros total a estimar en el modelo. Las covariables consideradas en los modelos candidatos incluyeron: Movs= velocidad de exploración en experimento de ambiente nuevo (movs/minuto); Diver= diversidad de exploración en experimento de ambiente nuevo (índice de Brillouin); MAD= distancia mínima de acercamiento hacia un depredador.

5. RESULTADOS

5.1 Caracterización de rasgos conductuales asociados al riesgo

5.1.1. Exploración

Los resultados de la conducta exploratoria fueron expresados como velocidad de exploración y diversidad de exploración en las pruebas de ambiente nuevo. Dentro de la población, existió variación a nivel inter-individual en ésta conducta para ambas co-variables, con un valor promedio (\pm desviación estándar) observado para velocidad de exploración de los adultos reproductivos de 27.5 ± 8.49 movimientos/minuto (machos: 27 ± 6.15 , $n=39$; hembras: 26 ± 6.51 , $n= 41$). La diversidad de exploración en las aves, presentó un valor promedio (\pm desviación estándar) observado de 1.34 ± 0.25 (machos: 1.40 ± 0.25 , $n=39$; hembras: 1.28 ± 0.23 , $n= 41$).

5.1.2 Audacia

La distancia mínima de aproximación (minimum approach distance, MAD) hacia un “depredador” durante los experimentos de intrusión humana se utilizaron como subrogante de la conducta audaz en los rayaditos. Se observó variabilidad en la conducta de audacia entre los individuos. El valor MAD promedio (\pm desviación estándar) observado en las aves adultas fue de 5.66 ± 2.83 m (machos: 3.09 ± 2.19 , $n=39$; hembras: 2.96 ± 1.23 , $n= 41$).

5.2 Análisis de sobrevivencia

La selección del modelo para datos de captura-marcaje-recaptura (CMR) para la población de rayaditos (*A. spinicauda*) del Parque Nacional Fray Jorge (n=80: 41 hembras, 39 machos) indicó que el modelo más parsimonioso (Tabla 4; Modelo N°1, AICc: 324.2662) incluyó seis parámetros (véase tabla 5), incluyendo entre estos, la variación temporal de la sobrevivencia aparente y la tasa de recaptura para machos y hembras. En relación a la hipótesis, dicho modelo incluyó el efecto de la conducta exploratoria (medida como velocidad de exploración en movimientos/minuto) y la toma de riesgos (medida como distancia mínima de aproximación a un depredador, MAD) (tabla 5). El modelo seleccionado contó con considerable soporte, reflejado en los valores de Δ AICc y su peso relativo (tabla 4). Vale la pena resaltar que aquellos modelos que incluyeron el efecto de las co-variables de comportamiento (tabla 4; modelos N°1-4) mostraron un mejor ajuste que aquellos que no lo hicieron (tabla 4; modelos 5-14).

Tabla 5. Estimaciones de los parámetros con función de enlace logit para el modelo con mejor ajuste: $\{\varphi((t)_2)+Movs+MAD) p(t)_2\}$.

Par.	B	SE	IC 95%
φ			
1: Int	2,1756554	1,2736402	-0,3206794 4,6719902
2: t2	1,2574684	0,5455679	0,1881554 2,3267815
3: Velocidad de exploración	-0,1290047	0,0450993	-0,2173993 -0,0406101
4: MAD	0,7044579	0,345952	0,0263906 1,3825253
p			
5: Int	0,5207362	0,2258868	0,0779980 0,9634744
6: t2	1,1220517	0,6740730	-0,1991313 2,4432348

Par.= parámetro, φ : supervivencia aparente, Int= intercepto para el modelo lineal de estimación, β = pendientes estimadas en el modelo lineal, p= probabilidad de recaptura.

El modelo seleccionado indicó que la sobrevivencia aparente decrece a medida que la velocidad de exploración aumenta (Figura 1, tabla 5; $\beta = -0.13$), pero incrementa cuando la distancia de aproximación hacia un eventual depredador es mayor (Figura 2, tabla 5; $\beta = 0.70$). Esto sugiere que individuos más exploradores y arriesgados tienen una menor esperanza de vida que aquellos menos exploradores y propensos al riesgo (véase Figuras 1 y 2), dando soporte a la hipótesis del ritmo de vida (POLS) para personalidad animal en ésta población.

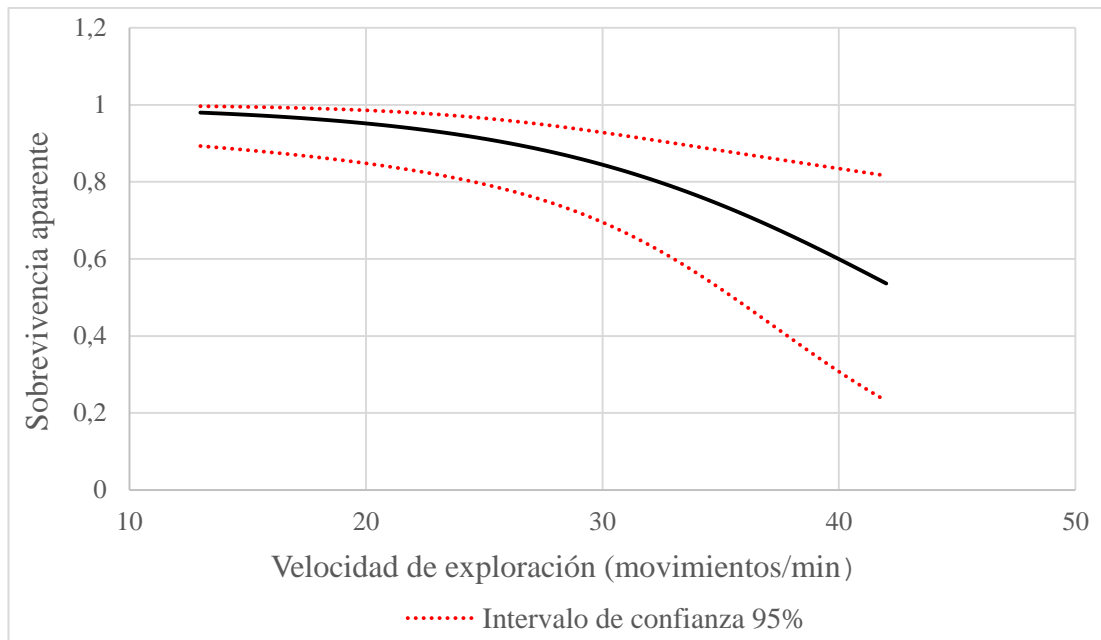


Figura 1. Sobrevivencia aparente (ϕ) en función de la velocidad de exploración (movimientos/minuto).

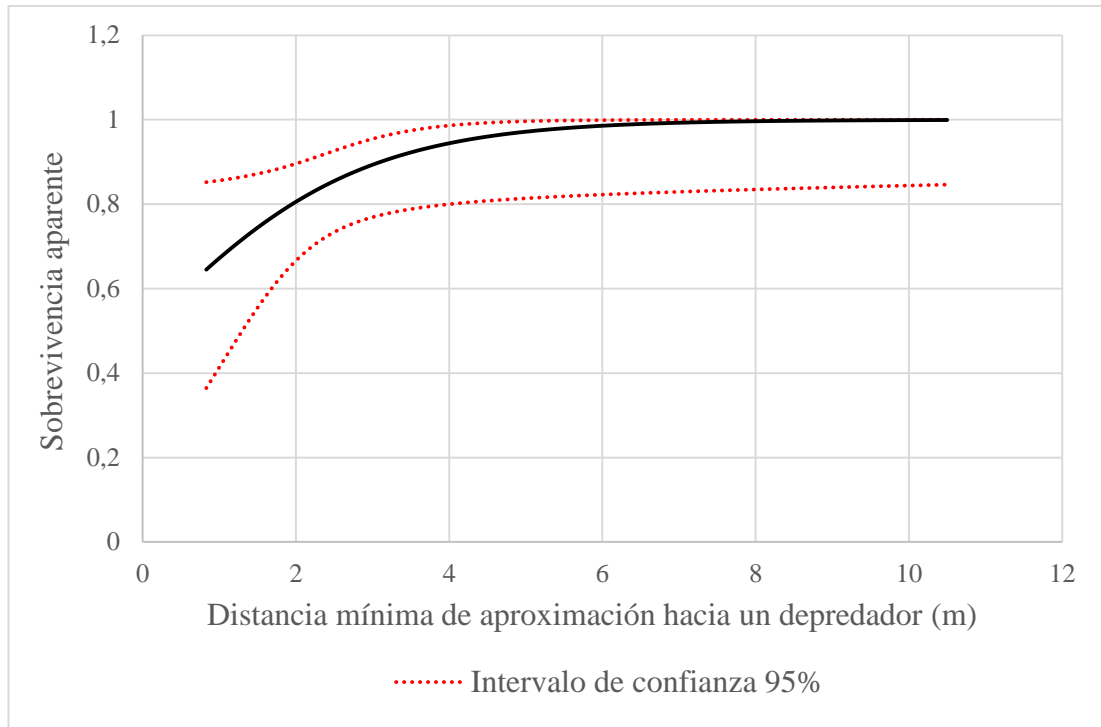


Figura 2. Supervivencia aparente (ϕ) en función de la conducta de toma de riesgos (MAD) o audacia.

El proceso de selección de los modelos no evidenció soporte para un potencial efecto de la diversidad de la exploración sobre la supervivencia aparente (tabla 4, modelo 2).

De acuerdo al modelo seleccionado, la tasa de supervivencia para hembras y machos en el P. N. Fray Jorge entre los años 2010 a 2013 ($\phi=0.8950038$, $SE= 0.0447040$, IC 95%) fue ca. 20% mayor en relación al período 2014-2015 ($\phi= 0.7079473$, $SE= 0,0929189$, IC 95%). Como se mencionó antes, la probabilidad de recaptura también mostró una variación temporal, siendo ca. 21% más alta en los años 2010 y 2015 ($p= 0.8379139$, $SE= 0.925258$, IC 95%) en comparación con el período 2011-2014 ($p= 0.6273199$, $SE= 0.528100$, IC 95%).

Finalmente, aquellos modelos que incluyeron el peso de las aves como co-variable individual (véase Tabla 6, Anexos) no evidenciaron un potencial efecto en la sobrevivencia de los individuos.

6. DISCUSIÓN

6.1 Hipótesis de POLS en el rayadito

En éste estudio pusimos a prueba si la variación inter-individual en dos variables conductuales asociadas al riesgo de depredación fueron un buen predictor de sobrevivencia en aves adultas, de una población de *A. spinicauda* que habita un ambiente fragmentado naturalmente (Cornelius et al. 2000, Villagrán et al. 2004) y con una alta densidad poblacional (véase Botero-Delgadillo et al. 2017c). En general, tal como lo predice la hipótesis de POLS (Hall et al. 2015, Niemelä et al. 2015), nuestros resultados sugieren que individuos más propensos al riesgo tienen menor sobrevivencia, lo que ha sido avalado por otros estudios en diferentes taxas (Dingemanse et al. 2004, Réale et al. 2007, Boon et al. 2008, Smith y Blumstein 2008, Réale et al. 2010, Hall et al. 2015, Niemelä et al. 2015). Por ejemplo, Niemelä et al. (2015) encontraron evidencia del efecto de la conducta individual sobre la sobrevivencia y la probabilidad de encuentro en ninfas de grillos silvestres. Sus resultados arrojaron que individuos más audaces tuvieron una mayor probabilidad de detección o encuentro, en desmedro de su sobrevivencia, en comparación con aquellos individuos menos audaces. Esto es similar a lo encontrado en éste estudio. Es más, los resultados de éste estudio también coinciden con Hall et al. (2015), quienes analizaron las diferencias inter-individuales en conductas asociadas al riesgo (exploración, audacia, actividad y agresividad) para poner a prueba la hipótesis de POLS en el maluro soberbio (*Malurus cyaneus*; passeriforme). Estos autores

concluyeron que los individuos más exploradores y audaces presentaban una menor sobrevivencia.

6.2 Patrones en la sobrevivencia del rayadito en el P.N. Fray Jorge

Nuestros resultados evidenciaron variación temporal en la sobrevivencia aparente, siendo mayor (20%) entre los años 2010-2013 en relación al período 2014-2015. De igual manera, la probabilidad de recaptura varió en el tiempo, sin embargo, mostró un patrón diferente a la sobrevivencia, siendo menor al inicio y término de éste estudio (i.e., años 2010 y 2015). En general, la variación temporal en sobrevivencia y re-captura podría sugerir que las presiones ambientales difirieron entre esos períodos, y esas diferencias se reflejaron en ambos parámetros de manera distinta. Datos meteorológicos extraídos desde la red de estación meteorológica del Centro de Estudios Avanzados en Zonas Áridas (CEAZA: <http://www.cezamet.cl>) indicaron que durante el período 2014, el P.N. Fray Jorge se caracterizó por un intenso verano y sequía, lo que además coincide con un bajo éxito reproductivo en rayaditos el mismo año (véase Botero-Delgadillo 2017). Junto con ello, el año 2015 registró altos índices de precipitaciones en la zona (CEAZA: <http://www.cezamet.cl>), lo que concuerda con el desarrollo de El Niño Oscilación del Sur (ENOS) desde la primavera del mismo año (<https://podaac.jpl.nasa.gov>). Tales eventos podrían tener un efecto en las presiones de depredación y/o variabilidad en disponibilidad de

recursos (e.g., alimento, cavidades), incrementado por ejemplo, la competencia intra-específica y/o movimientos de las aves, viéndose reflejado en las variaciones temporales de las tasas de sobrevivencia y retorno de los adultos capturados. A pesar de ello, en éste estudio no podemos afirmar que ésta sea una causa probable, pues variaciones en sobrevivencia en función de la disponibilidad de recursos y fluctuaciones climáticas en la población del P.N. Fray Jorge deben ser estudiadas con mayor profundidad.

Además, nuestros resultados indicaron la ausencia de diferencias en sobrevivencia entre machos y hembras en la población de Fray Jorge. Esto podría deberse a los roles reproductivos simétricos de ambos sexos, ya que hembras y machos participan en la construcción del nido y el cuidado parental de manera similar (Moreno et al. 2007), así como en la defensa del territorio con individuos de la misma especie (Ippi et al. 2017). Durante el término de la temporada de apareamiento en cambio, los rayaditos permanecen en bandadas formadas por co-específicos y otras especies de aves de bosque (Vuillemier 1967), por lo que ambos sexos podrían estar expuestos a riesgos similares a lo largo de su ciclo de vida. A pesar de lo anterior, estudios que documenten las diferencias entre sexos en conducta anti-depredatoria son necesarios para saber si hembras y machos asumen los mismos riesgos en dicho contexto.

6.3 Potenciales causas del síndrome de historia de vida en el rayadito

La conducta de exploración y la audacia se han asociado a diversos aspectos de importancia ecológica como la dispersión (Dingemanse et al. 2003, Réale et al. 2007, Botero-Delgadillo, 2017), la defensa de recursos tales como el territorio (Amy et al. 2010, Hall et al. 2015), además de la defensa del nido y las crías (Hollander et al. 2008, Cole y Quinn 2014). Es importante destacar que en el caso de los rayaditos, los individuos más audaces y exploradores son también los que más dispersan (véase Botero-Delgadillo 2017), lo cual podría tener costos en sobrevivencia asociados a una mayor exposición a depredadores, pues la falta de familiaridad con zonas de refugio y alimento, forzaría a los individuos a explorar más en busca de recursos (Metzger 1967, Price et al. 1990). De hecho, Verbeek et al. (1994) mencionan el posible compromiso entre la velocidad de exploración y la obtención de información del ambiente circundante, por lo que aves que exploran de manera más rápida (i.e., individuos que se mueven con mayor frecuencia y/o visitan mayor número de sitios, véase Huang et al., 2016) prestarían menor atención a estímulos ambientales, como la presencia de depredadores o cambios en la disponibilidad del alimento. Según dichos autores, esto se debería a una forma de exploración superficial y mayor uso de la experiencia, en comparación con exploradores lentos, quienes prestan mayor atención al ambiente. A pesar de que no podemos asegurar que la depredación fue efectivamente una causa en la disminución en sobrevivencia, es probable que individuos más arriesgados estuvieran más expuestos a dicho riesgo. Esto podría ser más probable para aquellas aves que dispersaron entre períodos reproductivos sucesivos. La baja frecuencia de dispersión y el incremento de la mortalidad en individuos dispersantes en Fray Jorge dan soporte a esta idea, evidenciando los altos

costos en supervivencia asociados al movimiento en este ambiente fragmentado (Botero-Delgadillo 2017). Es más, un estudio en esta población encontró una asociación entre la propensión a dispersar y la conducta exploratoria (Botero-Delgadillo 2017), lo que junto a nuestros resultados, sugiere que la mortalidad de individuos audaces y exploradores se debería en parte a los riesgos asociados con el desplazamiento a través del paisaje heterogéneo de Fray Jorge. Otros estudios han mostrado que la supervivencia decrece en función del movimiento (Fahrig 2002), especialmente en poblaciones de aves especialistas de bosque que habitan ambientes fragmentados (Horak y Lebreton 1998, Matthysen 1999, Ruíz-Gutiérrez et al. 2008). Si bien es factible que algunos individuos que no fueron recapturados nuevamente se hayan desplazado a otras zonas dentro del área de estudio para reproducirse, el efecto de dichos movimientos sobre nuestras estimaciones de supervivencia es probablemente mínimo. En primer lugar, es poco probable que un elevado número de individuos se hayan desplazado fuera del área de estudio para reproducirse, ya que como ha sido demostrado en estudios anteriores, los movimientos locales del rayadito a través de áreas abiertas o hábitats inadecuados en ambientes fragmentados rara vez exceden los 300 m (Vergara y Marquet 2007, Vergara et al. 2010). Inclusive, se ha encontrado que la dispersión reproductiva es bastante restringida en la población del P.N. Fray Jorge, donde los desplazamientos entre estaciones reproductivas sucesivas no suelen superar los 100 m (Botero-Delgadillo et al. 2017c). En segundo lugar, los individuos capturados y marcados fueron buscados durante todas las estaciones reproductivas en cavidades naturales dentro de la zona de estudio, por lo cual es poco factible que hayan pasado inadvertidos en caso de

encontrarse en las zonas aledañas a las cajas nido instaladas (Botero-Delgadillo et al. 2017c).

Tomados en conjunto, nuestros resultados y los de estudios recientes podrían indicar la existencia de una presión selectiva favoreciendo a los individuos menos propensos al riesgo, lo que sugeriría que la selección direccional podría ser el mecanismo responsable. Por ejemplo, se ha sugerido que la selección direccional actuaría en poblaciones de conejo común (*Oryctolagus cuniculus*), donde también se ha observado menor sobrevivencia en individuos más exploradores (Rödel et al. 2015). Si efectivamente la selección direccional está actuando sobre tales rasgos, es válido preguntarse, ¿cómo se mantiene la variabilidad inter-individual de los rasgos conductuales en estas poblaciones? La persistencia de fenotipos más arriesgados podría deberse a un compromiso entre los distintos componentes de la adecuación biológica, esto es, éxito reproductivo y sobrevivencia. Tal como lo sugieren Hall et al. (2015), el éxito de apareamiento podría ser mayor en individuos más exploradores, lo que aumentaría su productividad en relación a individuos más tímidos y menos exploradores. Por ésta razón, futuros estudios deberán indagar en este aspecto en el rayadito.

6.4 Limitaciones del estudio y consideraciones

Aunque los resultados mostrados aquí dan soporte a la hipótesis de ritmo de vida, es necesario estudiar la relación de rasgos de historia de vida con rasgos de personalidad y su repetitividad. Si bien nosotros no incorporamos medidas repetidas en los análisis, un estudio reciente en rayadito señaló que la conducta agresiva es

repetible y heredable (Poblete 2018). Además, dado que la hipótesis de POLS abarca rasgos del comportamiento, rasgos de historia de vida y rasgos fisiológicos (Réale et al. 2010), la evaluación de estos últimos (e.g., hormonales, inmunitarios, metabólicos) podrían ser considerados en próximos estudios de la hipótesis de POLS (véase e.g., Tieleman et al. 2005, Le Galliard et al. 2013).

Por otra parte, estudios previos han indicado que diversos factores individuales como la edad (Clobert 1988, Horak y Lebreton 1998, Botero-Delgadillo et al. 2017c) podrían influir en la relación existente entre conducta y sobrevivencia (e.g., véase Hall et al. 2015, Niemelä et al. 2015). Inclusive, se ha descrito que tanto la probabilidad de sobrevivir hasta próximos eventos reproductivos como la fecundidad presente y futura (conocido en teoría de historia de vida como valor reproductivo residual VRR), podrían afectar el comportamiento y las estrategias de historia de vida adoptadas por los individuos (Clark 1994, Moreno 2002), y por ende, su esperanza de vida (Réale et al. 2010). Es decir, aquellos adultos con una mayor expectativa de vida serían menos exploradores y menos audaces (i.e., menos propensos al riesgo), al tener un valor reproductivo residual mayor que aquellos con menor peso, menor condición corporal, o de mayor edad (Clark 1994, Wolf et al. 2007, Hall et al. 2015). En consecuencia, el valor reproductivo de un organismo es un componente importante en las decisiones relacionadas con la toma de riesgos y exploración del ambiente, afectando, por ejemplo, el grado de exposición de un individuo durante el forrajeo o el despliegue de conductas anti-depredatorias (Clark 1994). A pesar de lo anterior, el proceso de selección de modelos no evidenció un potencial efecto para el peso de los individuos en la sobrevivencia aparente. Si la exploración y conducta anti-depredatoria en los individuos son rasgos edad-

dependientes, posiblemente individuos de mayor edad o menor condición corporal mostraron un comportamiento más audaz y explorador en la población de estudio, afectando negativamente su esperanza de vida. Sin embargo, una reciente investigación de Poblete (2018) en una población de rayadito señaló que la tendencia exploratoria y agresividad hacia co-específicos no estuvieron afectadas por la edad, lo que podría sugerir que tales conductas son repetibles en nuestro modelo de estudio. Debido a que en el presente estudio no fue posible medir potenciales efectos de la edad y VRR en el síndrome de historia de vida observado, no podemos descartar un posible efecto de la edad, por poco probable que pueda parecer, de acuerdo a lo observado por Poblete (2018).

Por último, será importante profundizar sobre cómo las fluctuaciones ambientales podrían afectar la fuerza y dirección de las presiones selectivas que favorecen distintas estrategias de historia de vida, pues variables ambientales podrían estar afectando nuestros resultados (e.g., disponibilidad de alimento, fragmentación de hábitat; véase Loery y Nichols 1985, Clobert 1988, Lebreton et al. 1992, Horak y Lebreton 1998, Matthysen 1999, Ruíz-Gutiérrez et al. 2008). Esto incluye las comparaciones a nivel geográfico entre poblaciones de una misma especie (Altwegg et al. 2007), pues dada la amplia distribución del rayadito y el contraste ambiental al cual están sujetas las distintas poblaciones a lo largo de su rango geográfico, las comparaciones entre poblaciones podrían ayudar a comprender mejor la influencia de ambientes variables sobre estrategias de historia de vida.

7. CONCLUSIONES

- Rayaditos adultos de la población del P.N. Fray Jorge que presentaron conductas más exploratorias (velocidad de exploración) y audaces (MAD), tuvieron una menor sobrevivencia aparente. Por lo tanto, el comportamiento parece afectar la adecuación biológica de los individuos.
- No existió diferencia en sobrevivencia entre sexos en la población del P.N. Fray Jorge.
- Se observó variación temporal en sobrevivencia en rayaditos adultos del P.N. Fray Jorge.

8. BIBLIOGRAFÍA

Altwegg, R., Crawford, R. J., Underhill, L. G., Paul Martin, A., y Whittington, P. A. 2007. Geographic variation in reproduction and survival of kelp gulls *Larus dominicanus vetula* in southern Africa. *Journal of Avian Biology* 38: 580-586.

Amy, M., Sprau, P., de Goede, P., y Naguib, M. 2010. Effects of personality on territory defence in communication networks: a playback experiment with radio-tagged great tits. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 277: 3685-3692.

Bengston, S. E., Shin, M., y Dornhaus, A. 2017. Life-history strategy and behavioral type: risk-tolerance reflects growth rate and energy allocation in ant colonies. *Oikos* 126: 556-564.

Biro, P. A., y Stamps, J. A. 2008. Are animal personality traits linked to life-history productivity? *Trends in Ecology & Evolution* 23: 361-368.

Boon, A. K., Réale, D., y Boutin, S. 2008. Personality, habitat use, and their consequences for survival in North American red squirrels *Tamiasciurus hudsonicus*. *Oikos* 117: 1321-1328.

Blumstein DT, Daniel JC, Evans CS (2010) JWatcher Software, version 1.0. <http://www.jwatcher.ucla.edu/>.

Botero-Delgadillo, E. 2017. Patrones, estrategias y síndromes de dispersión en poblaciones de Rayadito *Aphrastura spinicauda* (FURNARIIDAE) en dos ambientes contrastantes del centro y sur de Chile (Tesis Doctoral). Universidad de Chile, Santiago, Chile.

Botero-Delgadillo, E., Serrano, D., Orellana, N., Poblete, Y y Vásquez, R. A. 2017a. Effects of temperature and time constraints on the seasonal variation in nest morphology of the Thorn-tailed Rayadito (*Aphrastura spinicauda*). *Emu-Austral Ornithology* 117: 181-187.

Botero-Delgadillo, E., Orellana, N., Serrano, D., Poblete., y Vásquez, R. A. 2017b. Interpopulation variation in nest architecture in a secondary cavity-nesting bird suggests site-specific strategies to cope with heat loss and humidity. *The Auk* 134: 281-294.

Botero-Delgadillo, E., Quirici, V., Poblete, Y., Cuevas, E., Kuhn, S., Girg, A., Teltscher, K., Poulin, E., Kempnaers, B., y Vásquez, R. A. 2017c. Variation in fine-scale genetic structure and local dispersal patterns between peripheral populations of a South American passerine bird. *Ecology and Evolution* 7: 8363-8378.

Cole, E. F., y Quinn, J. L. 2014. Shy birds play it safe: personality in captivity predicts risk responsiveness during reproduction in the wild. *Biology letters* 10: 20140178.

Cooch, E. y White, G. 2008. Program Mark: a gentle introduction. 7th ed. Retrieved from <http://www.phidot.org/software/mark/index.html>. Accessed 7 Junio 2017.

Cornelius, C., Cofré, H., y Marquet, P. A. 2000. Effects of habitat fragmentation on bird species in a relict temperate forest in semiarid Chile. *Conservation Biology* 14: 534-543.

Clark, C. W. 1994. Antipredator behavior and the asset-protection principle. *Behavioral Ecology* 5: 159-170.

Clobert, J., Perrins, C. M., McCleery, R. H., & Gosler, A. G. 1988. Survival rate in the great tit *Parus major* in relation to sex, age, and immigration status. *The Journal of Animal Ecology* 57: 287-306.

Clobert J. Danchin E., Dhondt A. A., Nichols JD, 2001. *Dispersal*. New York: Oxford University Press.

Crawley, M. 1993. *GLIM for ecologists*. Oxford: Blackwell Science.

del-Val, E., Armesto, J. J., Barbosa, O., Christie, D. A., Gutiérrez, A. G., Jones, C. G., Marquet, P. A y Weathers, K. C. 2006. Rain Forest islands in the Chilean Semiarid Region: Fog-dependency, Ecosystem Persistence and Tree Regeneration. *Ecosystems* 9: 598-608.

Dingemanse, N. J., Both, C., Drents, P. J., Van Oers, K. y Van Noordwijk, A. J. 2002. Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. *Animal Behaviour* 64: 929–938.

Dingemanse, N. J., Both C., van Noordwijk A.J., Rutten A. L., y Drent P.J., 2003. Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 270:741–747.

Dingemanse, N. J., Both, C., Drent, P. J., y Tinbergen, J. M. 2004. Fitness consequences of avian personalities in fluctuating environment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271: 847-852.

Dingemanse, N. J., y Goede, P. 2004. The relation between dominance and exploratory behavior is context-dependent in wild great tits. *Behavioral Ecology* 15: 1023-1030.

Dingemanse N. J., y Réale, D. 2005. Natural selection and animal personality. *Behaviour* 142: 1159-1184.

Espínola-Hernández, P. 2016. Efecto de la edad biológica en la inversión parental del rayadito *Aphrastura spinicauda* (PASSERIFORME, FURNARIIDAE). (Tesis magíster). Universidad de Chile, Santiago, Chile.

Fahrig, L. 2002. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. *Ecological Applications* 12: 346-353.

González, J., y Wink, M. 2010. Genetic differentiation of the Thorn-tailed rayadito *Aphrastura spinicauda* (Furnariidae: Passeriformes) revealed by ISSR profiles suggests multiple paleorefuge and high recurrent gene flow. *Ibis* 152: 761-774.

Griffiths, R., Double, M. C., Orr, K., y Dawson, R. J. 1998. A DNA test to sex most birds. *Molecular ecology* 7: 1071-1075.

Groothuis, T. G., y Carere, C. 2005. Avian personalities: characterization and epigenesis. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 29: 137-150.

Hall, M. L., Van Asten, T., Katsis, A. C., Dingemanse, N. J., Magrath, M. J., y Mulder, R. A. 2015 . Animal personality and pace-of-life syndromes: do fast-exploring fairy-wrens die young? *Frontiers in Ecology and Evolution* 3: 1-14.

Hollander, F.A., Van Overveld, T., Tokka, I. y Matthysen, E. 2008. Personality and nest defence in the great tit (*Parus major*). *Ethology* 114: 405–412.

Horak, P., y J. D. Lebreton. 1998. Survival of Great Tits *Parus major* in relation to sex and habitat: a comparison of urban and rural populations. *Ibis* 140:205–209.

Huang, P., Kerman, K., Sieving, K. E., & Mary, C. M. S. 2016. Evaluating the novel-environment test for measurement of exploration by bird species. *Journal of ethology*, 34: 45-51.

Ippi, S., Vásquez, R. A., van Dongen, W. F. D y Lazzoni, I. 2011. Geographical variation in the vocalizations of the suboscine Thorn-Tailed rayadito *Aphrastura spinicauda*. *Ibis* 153: 789-805.

Ippi, S., Van Dongen, W. F. D., Lazzoni, I., Venegas, C. I y Vásquez, R. A. 2013. Interpopulation comparisons of antipredator defense behavior of the Thorn-Tailed Rayadito (*Aphrastura spinicauda*). *Ethology* 119: 1107- 1117.

Ippi, S., Van Dongen, W. F. D., Lazzoni, I y Vásquez, R. A. 2017. Shared territorial defence in the suboscine *Aphrastura spinicauda*. *Emu – Austral Ornithology* 117: 97-102.

Krebs C. 1989. *Ecological methodology*. Harper Collins Publishers, New York.

Lebreton, J. D., Burnham, K. P., Clobert, J. y Anderson, R. A. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: A unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62: 67-118.

Le Galliard, J. F., Paquet, M., Cisel, M., y Montes Poloni, L. 2013. Personality and the pace-of-life syndrome: variation and selection on exploration, metabolism and locomotor performances. *Functional Ecology* 27: 136-144.

Luebert, F., y Pliscoff, P. 2006. Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Editorial Universitaria. Santiago, Chile.

Loery, G., y Nichols, J. D. 1985, Dynamics of a Blackcapped Chickadee population, 1958-1983. *Ecology* 66: 1195-1203.

Matthysen, E. 1999. Nuthatches (*Sitta europaea*: Aves) in forest fragments: demography of a patchy population. *Oecologia* 119:501–509.

Moreno, J. 2002. La evolución de las estrategias vitales. En M. Soler Cruz. *Evolución: La base de la biología*. pp 159-176. Proyecto Sur Ediciones. España.

Moreno, J., Merino, S., Vásquez, R. A., y Armesto, J. J. 2005. Breeding biology of the Thorn-tailed Rayadito(Furnariidae) in south-temperate rainforests of Chile. *The Condor* 107:69-77.

Moreno, J., Merino, S., Lobato, E., Rodríguez-Gironés, M. A., y Vásquez, R. A. 2007. Sexual dimorphism and parental roles in the Thorn-tailed Rayadito (Furnariidae). *Condor* 109:312-320.

Metzgar, L. H. 1967. An experimental comparison of screech owl predation on resident and transient white-footed mice (*Peromyscus leucopus*). *Journal of Mammalogy* 48: 387-391.

Niemelä, P. T., Lattenkamp, E. Z., y Dingemanse, N. J. 2015. Personality-related survival and sampling bias in wild cricket nymphs. *Behavioral Ecology* 26: 936-946.

Poblete, Yanina, Q. 2018. Rasgos de la personalidad y sus implicancias en la biología reproductiva del rayadito *Aphrastura spinicauda* (FURNARIIDAE). (Tesis doctoral). Universidad de Chile, Santiago, Chile.

Price, K., Boutin, S., y Ydenberg, R. 1990. Intensity of territorial defense in red squirrels: an experimental test of the asymmetric war of attrition. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27: 217-222.

Quirici, V., Venegas, C. I., González-Gómez, P. L., Castaño-Villa, G. J., Wingfield, J. C., Vásquez, R.A. 2014. Baseline corticosterone and stress responses in the Thorn-tailed Rayadito (*Aphrastura spinicauda*) along a latitudinal gradient. *General and comparative Endocrinology* 198: 39-46.

Quirici, V., Guerrero, C. J., Krause, J. S., Wingfield, J. C., Vásquez, R. A. 2016. The relationship of telomere length to baseline corticosterone levels in nestlings of an altricial passerine bird in natural populations. *Frontiers in Zoology*. 13: 1-11.

Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., y Dingemanse, N. J. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* 82: 291-318.

Réale, D., Garant, D., Humphries, M. M., Bergeron, P., Careau, V., y Montiglio, P.O. 2010. Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 365: 4051-4063.

Remsen, J. V., Jr. 2003. Family Furnariidae (Ovenbirds). En J. Del Hoyo, A. Elliot, and D. A. Christie (Eds). *Handbook of the birds of the World*. pp. 162-357. Lynx Edicions, Barcelona.

Rödel, H.G., Zapka, M., Talke, S., Kornatz, T., Bruchner, B., and Hedler, C. 2015. Survival costs of fast exploration during juvenile life in a small mammal. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 69: 205-217.

Roff, D. A. y Fairbairn, D. J. 2007. The evolution of trade-offs: Where are we? *Journal of evolutionary biology* 20: 433-447.

Ruiz-Gutiérrez, V., T. A. Gavin., y A. A. Dhondt. 2008. Habitat fragmentation lowers survival of a tropical forest bird. *Ecological Applications* 18: 838-846.

Sandercock, B. K. 2003. Estimation of survival rates for wader populations: a review of mark-recapture methods. *Bulletin* 163-174.

Sih, A., Bell, A., y Johnson, J. C. 2004a. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in ecology & evolution* 19: 372-378.

Sih, A., Bell, A. M., Johnson, J. C., y Ziemba, R. E. 2004b. Behavioral syndromes: an integrative overview. *The quarterly review of biology*. 79: 241-277.

Smith, B. R., y Blumstein, D. T. 2008. Fitness consequences of personality: a meta-análisis. *Behavioral Ecology*. 19: 448-455.

Tieleman, B. I., Williams, J. B., Ricklefs, R. E., & Klasing, K. C. 2005. Constitutive innate immunity is a component of the pace-of-life syndrome in tropical birds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 272: 1715-1720.

van Dongen, W. F., Maldonado, K., Sabat, P., y Vásquez, R. A. 2010. Geographic variation in the repeatability of a personality trait. *Behavioral Ecology* 21: 1243-1250.

Verbeek, M. E. M., Drent, P. J., y Wiepkema, P.R. 1994. Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. *Animal Behaviour* 48: 1113-1121.

Vergara, P. M., y Marquet, P. A. 2007. On the seasonal effect of landscape structure on a bird species: the thorn-tailed rayadito in a relict forest in northern Chile. *Landscape Ecology* 22: 1059-1071.

Vergara, P. M., Hahn, I. J., Zeballos, H., & Armesto, J. J. 2010. The importance of forest patch networks for the conservation of the Thorn-tailed Rayaditos in central Chile. *Ecological research* 25: 683-690.

Villagrán, C., Armesto, J. J., Hinojosa, L. F., Cuvertino, J., Pérez, C., y Medina, C. 2004. El enigmático origen del bosque relicto de Fray Jorge. En Scheo, F. A., Gutiérrez, J. R., y I. R. Hernández (Eds.), *Historia natural del parque Nacional Bosque Fray Jorge* pp. 3-43. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, Chile.

Vuilleumier, F. 1967. Mixed species flocks in patagonian forests, with remarks on interspecies flock formation. *Condor* 69:400-404.

White, G. C., Y Burnham, K. P. 1999. Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird study* 46(Supp): 120-138.

Wolf, M., Van Doorn, G. S., Leimar, O., y Weissing, F. J. 2007. Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature* 447: 581-584.

Yáñez, D. I. 2013. Diversidad y estructura genética de tres poblaciones contrastantes de *Aphrastura spinicauda* (Tesis de Pre-grado). Santiago, Chile: Universidad de Chile.

ANEXOS

ANEXO 1. Datos utilizados para el modelamiento de la sobrevivencia en función de la conducta exploratoria (velocidad y diversidad de exploración) y la audacia (MAD) en 80 rayaditos de la población del P. N. Fray Jorge, durante los años 2010-2015.

Sexo	Historia de captura	Mov/Min	I Brillouin	MAD
H	010111	18	1,31	4,13
H	011100	25	1,16	2,40
H	011101	29	0,97	4,70
H	010100	31	1,30	1,93
H	011000	27	1,11	2,10
H	011010	26	1,20	2,80
H	000101	26	1,14	3,10
H	000111	13	0,71	5,80
H	111110	29	1,58	2,50
H	111000	24	1,05	3,8
H	101000	23	1,07	3,30
H	100000	39	1,58	2,4
H	010000	39	1,43	1,45
H	110000	33	1,21	2,2
H	111100	24	1,05	5,99
H	011000	27	1,42	2,5
H	001011	30	1,15	3,10
H	001100	24	1,18	3,21
H	001011	21	1,41	2,50
H	011101	32	1,41	2,79
H	001100	34	1,42	2,42
H	110000	29	1,58	2,12
H	110000	25	1,11	1,98
H	011010	31	1,77	1,84
H	111011	20	1,17	2,50
H	110000	22	1,18	1,88
H	110000	29	1,32	1,96
H	110100	24	1,49	2,34
H	000110	14	1,09	4,10
H	000110	15	1,20	3,50
H	000101	18	0,98	3,10
H	000110	19	1,28	2,30
H	001111	20	0,97	3,93

H	000011	26	1,29	2,76
H	000011	34	1,78	2,2
H	001100	34	1,10	5,32
H	000011	25	1,05	2,66
H	000101	26	1,55	2,3
H	010000	36	1,49	1,32
H	100000	33	1,52	1,76
H	001001	17	1,53	6,5
M	000110	28	1,49	2,80
M	011011	23	1,47	3,10
M	011010	27	1,61	10,50
M	011100	26	1,68	1,87
M	011000	24	1,42	2,21
M	000011	29	1,51	2,06
M	011111	23	1,11	1,50
M	000111	23	1,19	6,30
M	010100	34	1,53	6,83
M	111100	19	1,11	1,15
M	010000	37	1,85	0,97
M	011111	17	1,57	3,30
M	011101	24	1,95	3,62
M	010100	21	0,95	2,34
M	001000	34	1,01	1,00
M	111000	24	1,42	3,25
M	001100	18	1,61	0,83
M	001100	14	0,95	4,57
M	110000	22	1,27	1,87
M	001100	19	1,30	1,08
M	000101	25	1,65	2,14
M	001000	35	1,61	1,23
M	010000	38	1,44	1,18
M	000110	29	0,99	4,10
M	010111	30	0,68	3,91
M	001001	30	1,23	9,98
M	001111	24	1,35	3,09
M	110100	29	1,37	3,57
M	110100	26	1,44	4,03
M	110000	23	1,57	1,90
M	110000	27	1,48	2,02
M	000110	42	1,47	4,70
M	000011	29	1,44	1,68
M	001000	32	1,39	2,09
M	111000	25	1,69	3,09
M	011010	31	1,24	3,60

M	000110	26	1,56	2,20
M	011101	26	1,55	3,87
M	010000	37	1,44	1,10

H: hembra; M: macho; Mov/min: movimientos/minutos (saltos, vuelos); I Brillouin: índice de Brillouin para diversidad de exploración; MAD: distancia mínima de aproximación hacia un depredador.

ANEXO 2.

Tabla 6. Conjunto de modelos candidatos para el modelamiento de la sobrevivencia aparente (ϕ) de rayaditos adultos en función de co-variables usadas como medidas de “conductas riesgosas” (conducta exploratoria y audacia) y peso.

Modelo	AICc	Δ AICc	w_i	K	Devianza
{ $\phi(t)_2$ Movs+MAD+Pe p(t)_2}	326,43	0	0,69464	7	311,7558
{ $\phi(t)_2$ Movs+MAD+Div+Pe p(t)_2}	328,24	1,8081	0,28128	8	311,3647
{ $\phi(t)_2$ MAD+Pe p(t)_2}	333,52	7,0930	0,02002	6	321,0216
{ $\phi(t)_2$ Movs+ Pe p(t)_2}	336,75	10,3121	0,00400	6	324,2407

t=factor tiempo; ϕ = sobrevivencia aparente; p= probabilidad de recaptura; Δ AICc= delta AICc; w_i = peso del modelo correspondiente; k = número de parámetros total a estimar en el modelo. Las covariables consideradas en los modelos candidatos incluyeron: Movs= velocidad de exploración en experimento de ambiente nuevo (movs/minuto); Diver= diversidad de exploración en experimento de ambiente nuevo (índice de Brillouin); MAD= distancia mínima de acercamiento hacia un depredador; Pe=Peso (gr).

