

UCH-FC
MAG-B
S 943
C. 1

**Conducta de defensa de nido y esfuerzo reproductivo
en un ave socialmente monógama**

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
Gabriela Paz Südel Carrasco**

Marzo, 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 APROBACION
TESIS DE MAGÍSTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado presentada por la candidata.

Gabriela Paz Südel Carrasco

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 02 de Marzo de 2018

Director de Tesis:

Dr. Rodrigo Vásquez



Co-Director de Tesis:

Dr. Esteban Botero

.....

Comisión de Evaluación de la Tesis:

Dra. Verónica Quirici



Dr. Pablo Sabat

.....

**Para todos aquellos que dejan atrás sus
miedos y se atreven a intentarlo...**

AGRADECIMIENTOS

Mis más sinceros agradecimientos a mi profesor tutor, Dr. Rodrigo Vásquez, por abrirme las puertas de su laboratorio y apoyar mi motivación por ingresar al programa de magíster y guiarme durante el proceso de este. También a mi cotutor, Dr. Esteban Botero, por su apoyo, enseñanzas y revisiones durante todo el proceso de mi tesis.

Quisiera agradecer también a los académicos integrantes de mi comisión: Dra. Verónica Quirici y Dr. Pablo Sabat, por sus críticas constructivas, las cuales fueron un gran aporte para enriquecer este trabajo.

Infinitas gracias a Yanina Poblete, Yasnina Ibaceta, Pamela Espíndola, Camila Bravo y Carolina Fernández, por todo el apoyo emocional e intelectual y los buenos momentos compartidos durante mi paso por el laboratorio, y también en otras instancias.

Agradecimientos a mis compañeros de laboratorio Bárbara Bachmann, Bárbara Toro, Juan Rivero, Pablo Lamilla, Javier Bustos, Lucas Hussing, Sebastián Maya y Romina Flores, por siempre mantener la buena onda y ayudar a liberar estrés con sus risas y bromas.

Un agradecimiento especial a mis padres, por entender que no puedo vivir sin estudiar, y a César Garrido, mi gran compañero, por su apoyo incondicional y por impulsarme a atreverme a cumplir mis metas.

Finalmente, agradecer el apoyo de los proyectos FONDECYT 1140548, ICM-P05-002 y PFB-23.

INDICE DE MATERIAS

Lista de tablas	vi
Lista de figuras	vii
Resumen	1
Summary	2
Introducción	3
Objetivos	7
Hipótesis	8
Materiales y métodos	9
Resultados	16
Discusión	23
Conclusiones	29
Bibliografía	30
Anexos	
Anexo 1: Matriz de correlaciones entre variables descriptoras y variable respuesta	35
Anexo 2: Glosario	36

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Modelos propuestos para evaluar la intensidad de la defensa de nido

Tabla 2. Modelo más adecuado para evaluar la influencia de variables asociadas al esfuerzo reproductivo y al potencial de defensa de recursos sobre la conducta de defensa de nido en los machos de rayadito. La intensidad de la defensa se midió como la Distancia Mínima de Aproximación a un intruso humano.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Correlación entre las conductas agonísticas realizadas por los machos (Movimientos durante STI) con el éxito de apareamiento (% de crías propias en el nido).

Figura 2. Relación entre la conducta de defensa del macho (Distancia mínima de aproximación en m, transformada logarítmicamente) y éxito de apareamiento. El punto blanco corresponde a la mediana. Rectángulo negro corresponde al recorrido intercuartílico. El ancho de la zona blanca corresponde a la frecuencia de distribución de los datos. La línea negra vertical corresponde al intervalo con un 95% de confianza.

Figura 3. Relación entre el éxito de apareamiento (eje X, expresado como variable categórica. Alto: EPY=0; Reducido: EPY>0) y el estado social de las parejas (gráfico superior: parejas nuevas; gráfico inferior: parejas reunidas). En el eje Y, el número de parejas.

Figura 4. Relación entre la conducta de defensa del macho (Distancia mínima de aproximación, transformada logarítmicamente) y la edad de los machos (Edad Machos, transformada a variable dicotómica: Primer año; Dos años o más). Línea negra horizontal corresponde a la mediana. El interior de la caja corresponde al recorrido intercuartílico. Los extremos de las líneas verticales corresponden a los valores mínimos y máximos del conjunto de datos. Valores atípicos se encuentran representados por puntos negros.

RESUMEN

Dado que la defensa del nido supone un potencial costo reproductivo y/o de sobrevivencia para los padres, el presente estudio investigó la influencia de factores asociados al esfuerzo reproductivo y al potencial de defensa de recursos (Resource Holding Potential, RHP) sobre la conducta de defensa en machos de *Aphrastura spinicauda* (rayadito). Se estudiaron 37 parejas de la población del Parque Nacional Fray Jorge, anillados diferencialmente para distinguir machos y hembras. Se tomaron muestras de sangre de padres y pollos para determinar paternidad y sexo, mediante el uso de microsatélites. Se evaluó la conducta de defensa del nido mediante pruebas de intrusión humana. Se estimó, adicionalmente, la agresividad hacia conespecíficos, el tamaño del territorio reproductivo, la calidad de la pareja, la condición física y el éxito de crianza. Tales variables fueron consideradas para el ajuste de modelos lineales de efectos mixtos (General Linear Mixed Model, GLMM). En 11 de las 37 parejas hubo crías extra-pareja (29,7%). Ninguno de los efectos aleatorios fue retenido en los modelos para evaluar los efectos sobre la conducta de defensa, siendo el modelo más adecuado aquel que solo contenía una estructura de efectos fijos. El éxito de apareamiento afectó significativamente y positivamente la conducta de defensa del nido en los machos. Además, se detectó un efecto significativo positivo del tamaño del territorio sobre la Distancia Mínima de Aproximación de los rayaditos al intruso humano.

SUMMARY

Given that nest defense assumes parental reproductive and/or survival costs, this study investigated the influence of factors associated with breeding effort and resource holding potential (RHP) on nest defence in males of the Thorn-tailed rayadito, *Aphrastura spinicauda*. We studied 37 couples from the population of the Fray Jorge National Park, differentially ringed to distinguish males and females. Blood samples were taken from parents and chickens to determine paternity and sex, using microsatellites. The nest defense behavior was evaluated through human intrusion tests. Additionally, we estimated the aggressiveness towards conspecifics, reproductive territory size, female quality, physical condition and breeding success. These variables were considered for fitting of general linear mixed models (GLMM). In 11 of the 37 pairs there were extra-pair offspring (29,7%). Of all variables considered, mating success showed a significant effect, positively affecting the nest defense behavior of males. None of the random effects was retained in the models to evaluate the effects on defense behavior, being the best model which one that only contained a structure of fixed effects. Mating success significantly and positively affected the defense behavior of the nest in males. In addition, a positive significant effect of the territory size on the Minimum Approximation Distance of the Thorn tailed rayadito was detected towards the human intruder.

1. INTRODUCCIÓN

La inversión parental involucra cualquier esfuerzo realizado por parte de los padres que permita aumentar el potencial reproductivo de su descendencia, comprometiendo sus propias perspectivas de sobrevivencia y reproducción futuras (Trivers 1972; Whittingham & Dunn 2001). Debido a que la sobrevivencia propia y el éxito reproductivo suponen uno de los compromisos más importantes en la historia de vida de un individuo (Stearns 1989), la adecuación biológica es un balance entre la inversión parental y la energía invertida en la mantención individual para asegurar la sobrevivencia (Stearns 1992). El cuidado parental en las aves es un componente de la inversión parental que comienza desde la construcción del nido hasta la producción de huevos y la incubación, siguiendo con la defensa y alimentación de las crías y extendiéndose, en algunos casos, más allá de la independencia nutricional (Lack 1968). En este contexto, el aprovisionamiento de alimento puede ser realizado a un costo relativamente bajo para cada padre; sin embargo, la defensa de la nidada implica la toma de riesgos, ya que los padres podrían caer presas de un depredador durante dicho despliegue (Hollander *et al.* 2008; Møller 1991; Montgomerie & Weatherhead 1988; Rytönen *et al.* 2007). Por lo tanto, debido a los potenciales riesgos que implica, se ha propuesto la defensa del nido como una medida sensible de inversión parental (Rytönen 2002).

En muchas especies, la capacidad de defender un territorio es requisito esencial para un intento reproductivo exitoso (Hyman *et al.* 2004). De hecho, evidencia empírica sugiere que los machos más territoriales en una población pueden producir mayor descendencia

(Andersson 1994; Kempenaers *et al.* 2001). El resultado de la competencia por la consecución de territorios dependerá de una serie de factores, entre los que se incluye el potencial de defensa de recursos (Resource Holding Potential, RHP; Parker, 1974), el cual se define como la capacidad de un individuo de mantener alejados del territorio a otros individuos (Hyman *et al.* 2004), que usualmente se asocia con el tamaño corporal, la condición física y la experiencia (Hyman *et al.* 2004; Neil 1983; Wiebe 2016). Dada la influencia del RHP en la adecuación biológica a largo plazo de un individuo (Kelly 2008), la conducta de defensa de nido puede ser el resultado de la abundancia y calidad de los recursos defendidos (Nowicki *et al.* 2002).

La conducta de defensa del nido y los roles sexuales en la misma dependen ampliamente del sistema de apareamiento de cada una de las poblaciones y/o las especies (Greenwood 1980). La defensa del nido en aves socialmente monógamas puede ser relativamente similar entre sexos, ya que los roles parentales son simétricos o casi simétricos (Trivers 1972), debido a que los huevos y las crías requieren una inversión parental considerable (Dobbs *et al.* 2006; Tullberg *et al.* 2002). Sin embargo, en la monogamia social pueden ocurrir cópulas extra pareja, lo que puede llevar a la existencia de paternidad mixta dentro de una nidada (Kempenaers & Schlicht 2010), causando una disminución directa del éxito de apareamiento de los machos y llevándolos a invertir tiempo y energía en el cuidado de crías engendradas por otros machos (Trivers 1972). En estos casos, la defensa del nido por parte de los machos representará un balance entre presiones sociales (e.g., cópulas extra-pareja, certeza de paternidad y calidad de la hembra) y ecológicas (RHP) que

podrían ejercer efectos opuestos y desencadenar un conflicto sexual (Krebs & Davies 1993).

Numerosos factores afectan la intensidad de la defensa de las crías en aves, incluyendo la edad de los pichones, la etapa del período reproductivo, la densidad de individuos/parejas reproductivas vecinas y la experiencia de los padres (Montgomerie & Weatherhead 1988). Algunos estudios han puesto a prueba la relación entre la defensa de nido con la personalidad (Burtka & Grindstaff 2013; Hollander *et al.* 2008), y con otros factores individuales como edad, sexo, tamaño de nidada y edad de las crías (Morrell *et al.* 2016; Svagelj *et al.* 2012). Por ejemplo, se ha observado que la intensidad de la defensa aumenta cuando existe un mayor número de crías, a una mayor experiencia de los padres, y a medida que aumenta la edad de los pollos (Montgomerie & Weatherhead 1988; Morrell *et al.* 2016). También existen unos pocos estudios que relacionan la defensa del nido con el éxito de apareamiento, y aunque se ha propuesto que los machos con paternidad mixta tienden a correr menos riesgos durante la defensa de la nidada (Møller 1991), la evidencia empírica es controversial. Por ejemplo, Lubjuhn *et al.* (1993) vieron una correlación significativa positiva entre la intensidad de la defensa de nido del macho y el número de pichones propios dentro de su nidada; Møller (1991) vio que al verse disminuida la certeza de paternidad por parte del macho había también una disminución en la intensidad de la defensa del nido. No obstante, Rytönen *et al.* (2007) no encontraron ningún efecto significativo del éxito de apareamiento sobre la conducta de defensa. Hasta la fecha, ningún estudio ha evaluado cómo influyen todos estos factores mencionados anteriormente (edad de los pichones, etapa del período reproductivo, densidad de

individuos/parejas reproductivas vecinas, edad de los padres, sexo, tamaño de nidada y éxito de apareamiento) sobre la conducta de defensa de nido dentro de un mismo estudio.

El presente trabajo busca evaluar simultáneamente factores ecológicos y sociales que pueden afectar a la conducta de defensa del nido en machos de un ave socialmente monógama, el Rayadito (*Aphrastura spinicauda*). El Rayadito es un passeriforme insectívoro, perteneciente a la familia de los furnáridos, que habita en los bosques templados de Sudamérica (Remsen & Jr & Bonan 2016). Los estudios realizados en esta especie han revelado que se trata de una especie socialmente monógama, sin dimorfismo sexual y que realizan cuidado biparental (Moreno *et al.* 2007). El rayadito es un nidificador secundario de cavidades con tendencia a utilizar cajas nido (Moreno *et al.* 2005; Quilodrán *et al.* 2012) lo que lo convierte en una especie idónea para el estudio de diversos rasgos de historia de vida. Este estudio se centra en una población que habita en el Parque Nacional Fray Jorge, región de Coquimbo. Fray Jorge se caracteriza por un paisaje heterogéneo con fragmentos de bosque donde los rayaditos establecen sus territorios reproductivos (Quirici *et al.* 2014, 2016). La densidad de individuos reproductivos es alta en esta población, lo cual aumenta los niveles de competencia social y aparentemente, incrementa la ocurrencia de cópulas extra-pareja (Botero-Delgado 2017). Por ende, esta población es adecuada para estudiar cómo la conducta de defensa de nido es afectada por el éxito de apareamiento y otras variables ecológicas.

Este estudio intenta responder las siguientes preguntas: ¿Cómo la conducta de defensa de nido en el macho es afectada por el esfuerzo reproductivo? ¿Existe alguna relación entre

el potencial de defensa de recursos con la conducta de defensa por parte del macho? Para responder estas preguntas, diversos factores ecológicos y sociales potencialmente asociados con la defensa del nido fueron agrupados en dos categorías: 1) aquellas variables relacionadas al esfuerzo reproductivo del macho (calidad de la pareja, éxito de apareamiento y éxito reproductivo); y 2) aquellas relacionadas con el potencial de defensa de recursos (en adelante, RHP) del macho (agresividad contra co-específicos, tamaño de territorio reproductivo y condición física).

Objetivos

Objetivo general:

Evaluar la influencia del esfuerzo reproductivo y del potencial de defensa de recursos de machos de *Aphrastura spinicauda* (rayadito) en su conducta de defensa del nido.

Objetivos específicos:

1. Evaluar la conducta de defensa de nido por parte del macho hacia un posible depredador.
2. Evaluar el efecto del esfuerzo reproductivo a través del éxito de apareamiento, éxito reproductivo de la pareja, y condición física, edad estimada y volumen de puesta de la hembra, sobre la conducta de defensa de nido en machos de *A. spinicauda*.
3. Determinar la influencia de la agresividad hacia co-específicos, del tamaño de territorio reproductivo y de la condición física, sobre la conducta de defensa de nido en machos de *A. spinicauda*.

Hipótesis

→ La intensidad con que los machos defienden su sitio de nidificación incrementa en función del esfuerzo reproductivo.

- Predicción 1: machos con mayor desempeño reproductivo (i.e., mayor éxito de crianza), y/o apareados con hembras de mayor calidad defenderán más intensamente su nido ante un potencial depredador.
- Predicción 2: machos con menores niveles de éxito de apareamiento (i.e., mayores niveles de crías extra-pareja) defenderán menos activamente su nido de un potencial depredador.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Población en estudio

Como parte de una investigación a largo plazo sobre la ecología reproductiva de la especie, se estudió una población de rayaditos ubicada en el Parque Nacional Fray Jorge (30°30' S, 71°35' O), en el cual se instalaron 101-157 cajas nido entre los años 2006-2016, todas georeferenciadas con un error de medición de 2 m (Botero-Delgadillo *et al.* 2017). Este parque nacional se destaca por poseer bosques relictos de tipo valdiviano en plena zona semiárida, con la presencia dominante de olivillo (*Aextoxicon punctatum*) (Villagrán *et al.* 2004). Para el presente estudio se seleccionaron 37 parejas de la población total, a partir de los seguimientos realizados durante las temporadas reproductivas de los años 2013 al 2015. Se utilizó esta población debido a que en ella se ha reportado un mayor porcentaje de crías extra-pareja (EPY) con respecto a otras poblaciones en estudio (véase Botero-Delgadillo 2017). No se incluyeron todas las parejas reproductivas de la zona de estudio debido a que solamente se realizaron las pruebas conductuales (véase más adelante) a aquellas parejas en que al menos uno de los padres estaba claramente identificado, es decir, había sido previamente capturado y marcado.

2.2 Captura y toma de muestras

Los adultos reproductores fueron capturados en las cajas nido cuando los pollos tenían 12-14 días de edad. Cada individuo fue marcado con un anillo metálico numerado. Además,

para hacer posible la distinción individual de los padres, estos se marcaron con una combinación única de anillos de colores. Se registraron las medidas morfométricas tradicionales (peso, largo de tarso, ala, cola y pico; véase Moreno *et al.* 2005, 2007; Quirici *et al.* 2014) y se extrajo muestra sanguínea, la cual fue recolectada con un tubo para microhematocrito, mediante punción de la vena braquial con aguja de 27 G. Las muestras se almacenaron en tarjetas FTA™ Classic (Whatman™) para el posterior análisis.

2.3 Seguimiento reproductivo

Mediante chequeos diarios de las cajas nido se registró el inicio de la puesta, tamaño y volumen de puesta, tiempo de incubación, fecha de eclosión, período de cría y el número de volantones al final de la crianza (véase Moreno *et al.* 2005, 2007).

2.4 Análisis de laboratorio

La extracción de ADN se realizó a partir de las muestras almacenadas en las tarjetas FTA™ utilizando el kit comercial QIAamp® DNA (QIAGEN® #56304). Debido a que el rayadito no presenta dimorfismo sexual (Moreno *et al.* 2007), la determinación del sexo de cada individuo se realizó siguiendo el protocolo de sexado para aves propuesto por Griffiths (1998), el cual ha sido utilizado exitosamente en rayadito en estudios anteriores (véase por ejemplo, Moreno *et al.* 2007; Quirici *et al.* 2014; Botero-Delgadillo *et al.* 2017). Para realizar el análisis de paternidad se genotiparon a todos los individuos mediante el uso de microsatélites, ocho específicos para la especie (Yáñez *et al.* 2015) y cinco transversales a otras especies de paseriformes (Botero-Delgadillo *et al.* 2017). Todos los microsatélites fueron analizados en el software CERVUS 3.0.7© (Jones *et al.*

2010; Kalinowski *et al.* 2006) para la estimación de alelos nulos y la identificación de loci que se desviarán del equilibrio de Hardy-Weinberg. En total, 12 loci microsatélites fueron usados para los análisis de paternidad en CERVUS, usando una aproximación que combinara criterios de asignación y exclusión (véase Jones *et al.* 2010).

2.5 Conducta de defensa de nido

Mediante una prueba de presentación de un depredador se evaluó la conducta de toma de riesgos a cada adulto reproductivo (véase Ippi *et al.* 2013), utilizando un diseño experimental para evaluar conducta de defensa de nido. El diseño utilizado se modificó a partir del experimento de intrusión humana de Hollander *et al.* (2008), en el cual se registra la frecuencia de conductas agonísticas realizadas por ambos adultos. Esta prueba fue realizada siempre durante la mañana (entre las 06:00 y 13:00 h) cuando los pollos tenían 17-19 días de edad, en todas las cajas en las que al menos uno de los padres estuviese anillado previamente. El experimento fue realizado por dos observadores (ambos vestidos con el mismo tipo de ropa en cada ocasión), uno de ellos actuando como individuo focal (i.e., el “depredador”), ubicado a 1,5 m de la caja nido, y el otro manteniéndose oculto, pero con buena visibilidad de la caja nido. Una vez que los padres aparecían y reaccionaban al “depredador”, cada observador registraba las conductas agonísticas (saltos, vuelos, vocalizaciones) de cada miembro de la pareja durante tres minutos usando una grabadora de voz. Una vez finalizada la prueba, se registró la distancia mínima de aproximación (minimum approach distance, MAD) de cada padre respecto al humano focal. Siguiendo a Botero-Delgadillo (2017), esta variable fue empleada como medida de la intensidad de defensa del nido.

2.6 Esfuerzo reproductivo

La medición del esfuerzo reproductivo de cada macho involucró tres aspectos: (i) calidad de la pareja (i.e., la hembra), (ii) éxito de apareamiento y (iii) éxito reproductivo. Las variables descriptoras de la calidad de la hembra (Anthes *et al.* 2010) incluyeron: condición física (Andersson 1994), estimada a partir de los residuales de la regresión lineal entre el largo del tarso y el peso corporal (Montalvo & Potti 1992), edad estimada (Sydeman & Emslie 1992), y volumen de puesta (Styrsky *et al.* 1999). Para el éxito de apareamiento se consideró la presencia de crías extra-pareja en el nido del macho focal (Webster *et al.* 2001), agrupando los machos en dos categorías: “éxito alto”, para aquellos machos que no criaron pichones extra-pareja en su nido (i.e., EPY = 0); “éxito reducido”, para machos que criaron al menos un pichón engendrado por otro macho (EPY > 0). Debido a la posible influencia de la densidad de individuos reproductores sobre los niveles de cópulas extra-pareja (Bouwman *et al.* 2005; García-Navas *et al.* 2013), se exploró la relación entre la densidad de vecinos cercanos (medida como la distancia media de las tres parejas vecinas más cercanas al territorio de los individuos focales) y el éxito de apareamiento para cada uno de los nidos estudiados. Finalmente, las medidas del éxito reproductivo de los machos incluyeron la desviación estándar del peso de los pollos en sus nidos y el desempeño reproductivo (i.e., la razón entre el tamaño de puesta y el número de volantones producidos).

2.7 Potencial de defensa de recursos

El potencial de defensa de recursos (RHP) de cada macho fue evaluado mediante tres

variables: (i) agresividad contra co-específicos, (ii) el tamaño de su territorio reproductivo y (iii) condición física.

Para evaluar agresividad, se utilizó un modelo experimental (rayadito embalsamado) simulando intrusión territorial de un macho co-específico (Simulated Territorial Intrusion, STI; Wingfield *et al.* 1987). Para ello, se utilizó una modificación del protocolo empleado por Ippi *et al.* (2013). El experimento STI se realizó cuando los pollos tenían 15-16 días de edad, instalando un modelo de rayadito sobre un soporte y un parlante a tres metros de la entrada de la caja nido. El parlante se empleó para reproducir vocalizaciones de un macho local durante tres minutos (i.e., “play-back”). El experimento consistió en registrar mediante una grabadora de voz las conductas agonísticas (i.e., ataques, revoloteos y sobrevuelos hacia el modelo co-específico) de cada uno de los padres en respuesta al modelo y el play-back. Todos los movimientos y vocalizaciones en respuesta al estímulo fueron registrados durante nueve minutos (tres minutos antes, durante y después del play-back), y posteriormente cuantificados mediante el software JWatcher 1.0 (Blumstein *et al.* 2000). La sumatoria de movimientos fueron empleados como indicativo de la agresividad individual (Botero-Delgadillo 2017).

El tamaño del territorio reproductivo para cada macho fue estimado mediante teselación de Dirichlet (Aurenhammer 1991) en el software ArcGIS 9.3 (ESRI 2008), que consiste en la delimitación de áreas a partir de un conjunto de puntos (en este caso, los puntos eran las coordenadas geográficas de los nidos en estudio) según la distancia con los puntos más cercanos. La condición física de los machos fue estimada de igual manera que se estimó para las hembras (véase arriba).

2.8 Otras co-variables posiblemente influyentes

Además, se estimó la edad aproximada para cada macho, teniendo en cuenta el historial de captura-marcaje-recaptura (CMR). También se consideró el estatus social de la pareja, considerándose como “pareja nueva” aquellos individuos sin registros previos de haber conformado una pareja social, y como “reunidos” aquellos que ya contaban con historial de pareja para la temporada reproductiva anterior.

2.9 Análisis estadístico

El análisis de los datos se realizó con el software R versión 3.3.3 (R Core Team, 2017). Debido al tamaño de muestra limitado, se realizó un análisis exploratorio previo para reducir las variables explicativas de la defensa del nido, excluyendo aquellas que exhibieran una alta correlación con otras variables. Adicionalmente, se excluyeron aquellas que no exhibieron ninguna relación con la variable respuesta debido a su reducida varianza. Las variables predictoras seleccionadas fueron: el índice de condición del (i) macho y de la (ii) hembra, (iii) el éxito de apareamiento del macho, (iv) el tamaño del territorio reproductivo del macho, (v) la agresividad del macho hacia co-específicos y (vi) su desempeño reproductivo.

El éxito de apareamiento no fue corregido por la densidad de vecinos reproductivos, ya que no se encontró relación alguna entre dichas variables ($t = 1,65$; $P = 0,11$; $n = 37$). Se ajustaron modelos lineales de efectos mixtos (LMM; Zuur *et al.* 2009), incluyendo la intensidad de defensa del nido (i.e., distancia mínima de aproximación o MAD transformada a logaritmo) como variable respuesta y la temporada reproductiva (año) y la edad del macho como efectos aleatorios. Se pusieron a prueba distintos modelos (Tabla

1), de los cuales se seleccionó el modelo más idóneo de acuerdo a valores del criterio de información de Akaike, el cual resultó ser el modelo que contenía sólo variables fijas (AIC; Burnham & Anderson 2002).

Tabla 1. Modelos propuestos para evaluar la intensidad de la defensa de nido

Modelo	AIC	Δ AIC ¹
Éxito de apareamiento + Desempeño reproductivo + Agresividad + Área de territorio	21,15	0
Éxito de apareamiento + Desempeño reproductivo + Agresividad + Área de territorio + (Año)*	22,65	1,5
Éxito de apareamiento + Desempeño reproductivo + Agresividad + Área de territorio + (Edad)*	23,14	1,99
Éxito de apareamiento + Desempeño reproductivo + Agresividad + Área de territorio +(Año)*+(Edad)*	24,65	3,5
Éxito de apareamiento + Desempeño reproductivo + Agresividad + Área de territorio + (Éxito de apareamiento Año)*	24,90	3,75
Éxito de apareamiento + Desempeño reproductivo + Agresividad + Área de territorio + (Éxito de apareamiento Edad)*	27,08	5,93

¹ Δ AIC: diferencia con el valor de AIC del mejor modelo

*() Corresponden a efectos aleatorios; el símbolo | representa el efecto de un factor aleatorio sobre un factor fijo (a la izquierda de la barra el factor fijo y a la derecha el factor aleatorio)

3. RESULTADOS

3.1 Defensa del nido

Los resultados de la defensa de nido fueron expresados según la distancia mínima de aproximación (minimum approach distance, MAD) al “depredador” durante el experimento de intrusión humana. El valor MAD promedio (\pm desviación estándar) observado para los adultos reproductivos fue de $3,69 \pm 1,97$ m (machos: $4,22 \pm 2,15$ m, $n=37$; hembras: $3,17 \pm 1,63$ m, $n=37$). No hubo correlación entre la intensidad de la defensa del nido de machos y hembras ($r = 0,083$; $p = 0,62$; $n = 74$).

3.2 Esfuerzo reproductivo

3.2.1 Éxito de apareamiento y desempeño reproductivo

El porcentaje de parejas en las que hubo crías extra-pareja para los años 2013, 2014 y 2015 fue del 27,3%, 13,3% y 54,5%, respectivamente. En los casos en que hubo crías extra-pareja, esta varió desde 33% a 100% de la nidada. La densidad de individuos reproductivos en la zona de nidificación fue de $150,8 \pm 216,2$ m para todos los machos durante los tres años (2013: $69,6 \pm 32,6$ m, $n= 11$; 2014: $181,1 \pm 146,3$, $n= 15$ m; 2015: $190,8 \pm 356,2$ m, $n= 11$). Como se mencionó en los métodos (véase *Análisis estadísticos*), no se encontró una relación entre el éxito de apareamiento y la densidad de parejas

reproductivas en la zona. El éxito de apareamiento presentó una correlación negativa con la distancia mínima de aproximación durante la conducta de defensa en los machos ($r = 0.48, p = 0,002, n = 37$), es decir, a mayor éxito de apareamiento, hubo una aproximación más cercana al depredador. El desempeño reproductivo de todos los machos durante los tres años fue del 75,4% (2013: 78,9%; 2014: 78,7%; 2015: 67,5%).

3.3 Potencial de defensa de recursos

3.3.1 Tamaño de territorios, condición física y agresividad hacia co-específicos (STI)

El tamaño de territorio promedio fue de $0,317 \pm 0,166$ ha, y tuvo una baja correlación con la conducta de defensa ($r = 0,18; p = 0,28; n = 37$). La condición física del macho no presentó correlación con ninguna de las demás variables predictoras (véase *Anexo 1*), así como tampoco con la conducta de defensa ($r = 0,11; p = 0,57; n = 37$). El número de movimientos realizados durante la prueba de STI se correlacionó positivamente ($r = 0,56; p = 0,0002; n = 37$) con el número de maniobras agresivas (i.e., ataques, revoloteos y sobrevuelos hacia el modelo co-específico); sin embargo, esta última variable se excluyó de los análisis debido a su reducida varianza, manteniéndose solamente los movimientos durante la prueba de STI; variable que se correlacionó positivamente con el éxito de apareamiento de los machos (i.e., % de crías propias en el nido, $r = 0,38; p = 0,02; n = 37$, véase Figura 1). Además, el número de movimientos realizados durante el STI tuvo una correlación positiva con la conducta de defensa ($r = 0,4; p = 0,01; n = 37$).

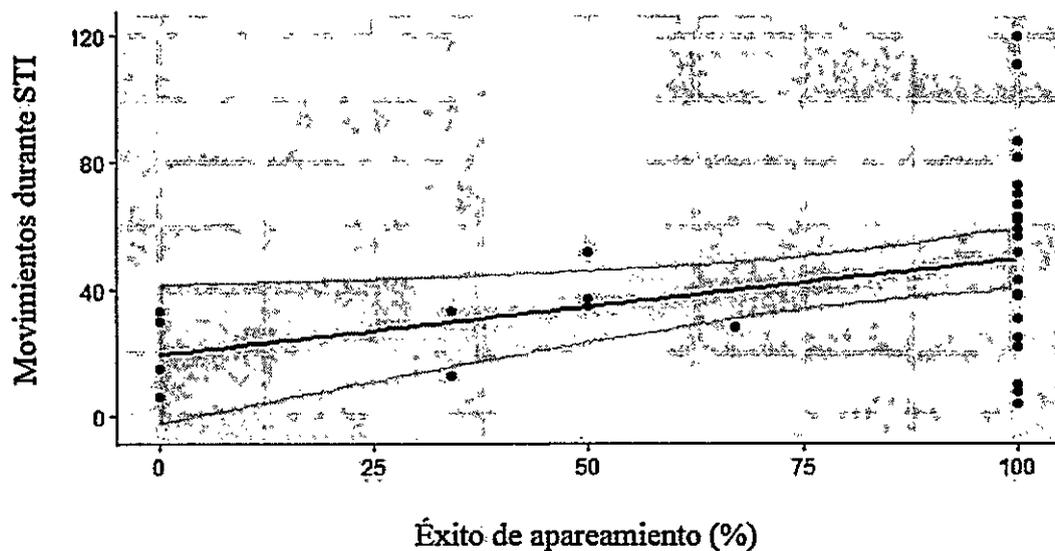


Figura 1. Correlación entre las conductas agonísticas realizadas por los machos (número de movimientos durante STI) con el éxito de apareamiento (% de crías propias en el nido); ($r = 0,38$; $p = 0,02$; $n = 37$).

3.4 Relación entre defensa del nido y factores ecológicos y sociales

La edad media estimada de los machos focales fue de $3,4 \pm 1,9$ años ($n=37$). En cuanto al estado social de la pareja, un 43,2% ($n = 16$) de las parejas muestreadas eran “parejas reunidas” y un 48,6% ($n = 18$) eran “parejas nuevas”. El estatus de las parejas no se pudo determinar con certeza para el 8,1% de los casos ($n = 3$).

El análisis exploratorio de la conducta de defensa en relación al éxito de apareamiento, reflejó que los machos con un éxito de apareamiento alto (i.e., 100% de crías propias dentro del nido) se aproximaban más al “depredador” durante el experimento de intrusión humana (Figura 2).

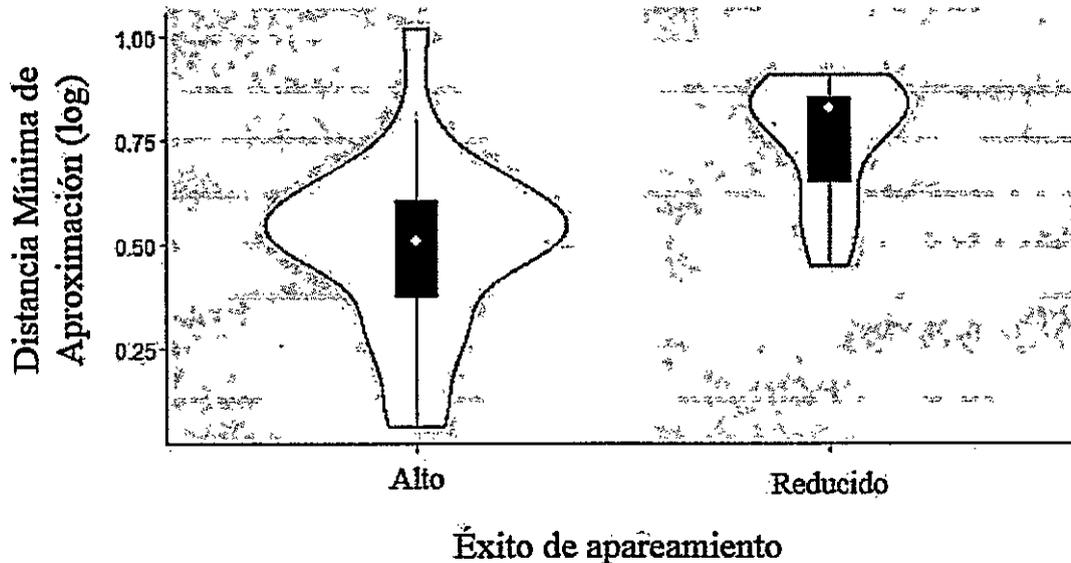


Figura 2. Relación entre la conducta de defensa del macho (Distancia mínima de aproximación en m, transformada logarítmicamente con base 10) y éxito de apareamiento. El punto blanco corresponde a la mediana. Rectángulo negro corresponde al recorrido intercuartílico. El ancho de la zona blanca corresponde a la frecuencia de distribución de los datos. La línea negra vertical corresponde al intervalo con un 95% de confianza ($t = -5.6396$; $p = 2.342e-06$; $n = 37$).

El análisis exploratorio también evidenció una relación entre el estatus social de los adultos reproductivos (parejas nuevas o reunidas) y el éxito de apareamiento. Por ejemplo, en nidos de parejas reunidas sólo se encontró un 18,8% ($n = 16$) de crías extra-pareja (CEP), y un 44,4% de CEP ($n = 18$) en nidos de parejas nuevas (ver Figura 3); sin embargo, no fueron estadísticamente diferentes ($w = 192,5$; $p = 0,27$; $n = 34$).

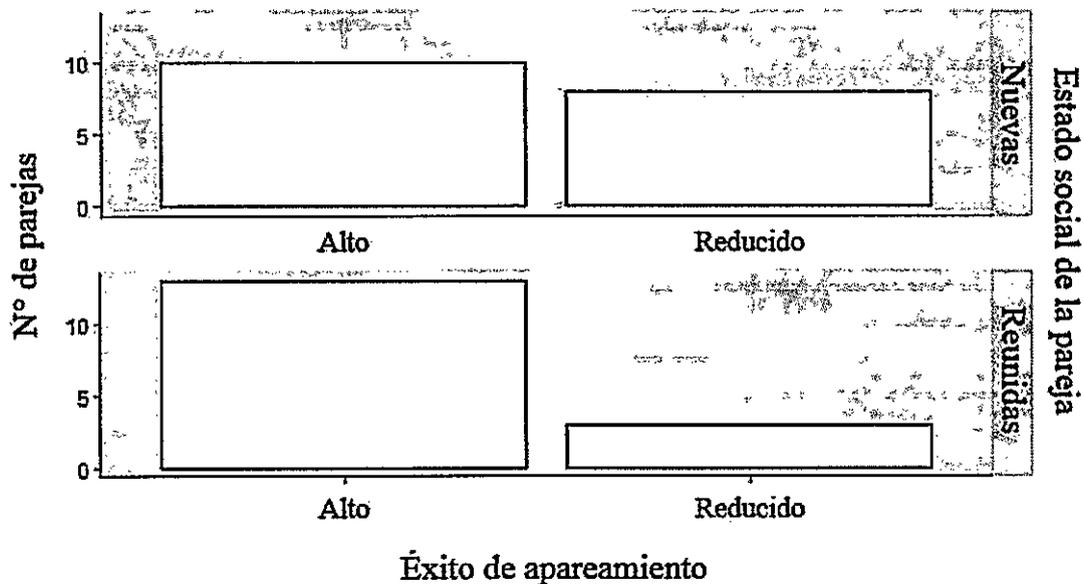


Figura 3. Relación entre el éxito de apareamiento (eje X, expresado como variable categórica. Alto: EPY=0; Reducido: EPY>0) y el estado social de las parejas (gráfico superior: parejas nuevas; gráfico inferior: parejas reunidas). En el eje Y, el número de parejas ($w=192,5$; $p=0,27$; $n=34$).

Una vez agrupados los machos focales en dos categorías de acuerdo a su edad (“primer año” versus “dos años o más”), se observó que los machos más maduros se acercan más al “depredador” durante el experimento de intrusión humana ($t=2,78$; $p=0,008$; $n=37$). No obstante, al graficar los datos, se observó una amplia superposición en los valores de ambos grupos (véase Figura 4).

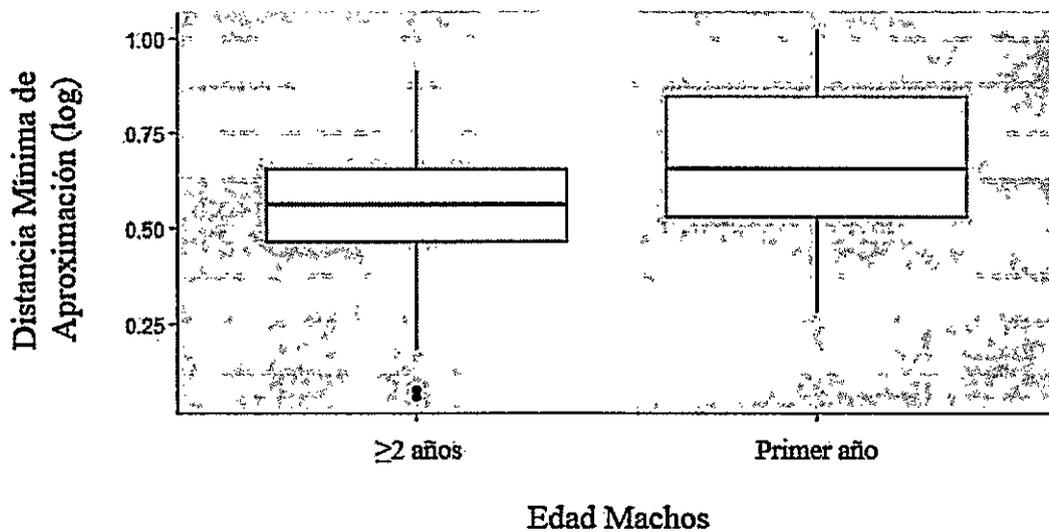


Figura 4. Relación entre la conducta de defensa del macho (Distancia mínima de aproximación, transformada logarítmicamente con base 10) y la edad de los machos (Edad Machos, transformada a variable dicotómica: Primer año; Dos años o más). Línea negra horizontal corresponde a la mediana. El interior de la caja corresponde al recorrido intercuartílico. Los extremos de las líneas verticales corresponden a los valores mínimos y máximos del conjunto de datos. Valores atípicos se encuentran representados por puntos negros ($t = 2,78$; $p = 0,008$; $n = 37$).

Ninguno de los efectos aleatorios fue retenido en los modelos para evaluar los efectos sobre la conducta de defensa, siendo el modelo más adecuado aquel que solo contenía una estructura de efectos fijos (Tabla 1). Este modelo permitió confirmar el aparente efecto del éxito de apareamiento sobre la intensidad de la defensa del nido en machos de rayadito (Tabla 2). Además, se detectó un efecto significativo positivo del tamaño del territorio sobre la Distancia Mínima de Aproximación de los rayaditos al intruso humano (Tabla 2).

Tabla 2. Modelo más adecuado para evaluar la influencia de variables asociadas al esfuerzo reproductivo y al potencial de defensa de recursos sobre la conducta de defensa de nido en los machos de rayadito. La intensidad de la defensa se midió como la Distancia Mínima de Aproximación a un intruso humano (véase Materiales y métodos).

VARIABLES PREDICTORAS	ESTIMADO	ERROR ESTÁNDAR	TEST ¹	P
Intercepto	0,878	0,140		
Éxito de apareamiento ^φ	0,236	0,072	3,292	0,002**
Desempeño reproductivo ^φ	-0,001	0,001	-1,765	0,087
Conductas agonísticas [†]	-0,002	0,001	-1,863	0,072
Tamaño territorio [†]	0,319	0,151	2,115	0,042*

¹t-Student

^φVARIABLES ASOCIADAS AL ESFUERZO REPRODUCTIVO

[†]VARIABLES ASOCIADAS A RHP

4. DISCUSIÓN

El éxito de apareamiento demostró tener una influencia positiva sobre la intensidad de conducta de defensa en los machos de rayadito en Fray Jorge, apoyando la hipótesis planteada en esta tesis. Aunque no se encontró que machos con mayor desempeño reproductivo, y/o apareados con hembras de mayor calidad defendieran más intensamente su nidada (predicción n°1), sí se observó que la intensidad de la conducta de defensa disminuyó en machos con éxito de apareamiento reducido (predicción n°2).

Si bien se seleccionó el modelo de efectos fijos para modelar la conducta de defensa por tener un AIC menor, quedan otros dos modelos que no se pueden descartar, debido a que presentan un ΔAIC menor a 2; estos modelos son los que incluyen el año de estudio como efecto aleatorio, y otro que incluye la edad del macho como efecto aleatorio. Es posible que la edad tenga efecto sobre la conducta de defensa, según las teorías de historias de vida (véase abajo Defensa del nido y otros factores ecológicos y sociales), pero que al incluirla dentro del modelo vaya en desmedro del ajuste.

4.1 Defensa del nido y esfuerzo reproductivo

Aunque la alta densidad de adultos reproductivos en la población de Fray Jorge (véase Botero-Delgadillo 2017) podría ser una causa del incremento en los niveles de cópulas extra-pareja (CEP; véase e.g., Bouwman *et al.* 2005; García-Navas *et al.* 2013), no se

encontró ningún efecto de la cercanía de vecinos reproductores en la probabilidad de ocurrencia de CEP. Esto sugeriría que, al menos en esta población, la densidad de individuos reproductores no sería utilizada por los machos como señal que permita predecir certeza de paternidad. Por lo tanto, ya que el éxito de apareamiento sí influye en la conducta de defensa del nido, es posible que los machos de rayadito empleen otro(s) mecanismo(s) para prever o detectar infidelidad por parte de su pareja. Esto debería ser objeto de estudios futuros.

Diversos estudios se han enfocado en evaluar la relación entre el cuidado parental y el éxito de apareamiento, centrándose casi exclusivamente en la conducta de aprovisionamiento (e.g., Bouwman *et al.* 2005; Chuang-Dobbs 2001; Dixon *et al.* 1994; Kempnaers *et al.* 1998; Kempnaers & Sheldon 1997; Villavicencio *et al.* 2014). No obstante, unos pocos estudios se han planteado utilizar la conducta de defensa del nido como medida de cuidado parental en relación al éxito de apareamiento (véase por ejemplo, Lubjuhn *et al.* 1993; Rytönen *et al.* 2007), sin embargo los resultados obtenidos en estos estudios son contradictorios (véase Lubjuhn *et al.* 1993; Rytönen *et al.* 2007). Por ejemplo, Rytönen *et al.* (2007) no encontraron una relación significativa en la defensa de nido con el éxito de apareamiento en *Parus montanus*, aunque la población estudiada presentó una baja densidad poblacional (5 parejas/km²) y un porcentaje de crías extra-pareja relativamente bajo (11% de EPY). Lubjuhn *et al.* (1993), por su parte, encontraron que machos de *Parus major* cuyas nidadas tenían un mayor número de crías propias presentaron un incremento significativo en la conducta de defensa, con porcentajes de crías extra-pareja en el rango 47,1%-53,3%. Según estos antecedentes, es posible que los

machos posean un mecanismo de evaluación de paternidad, y que, por lo tanto, en función de la cantidad de paternidad perdida, puedan decidir cuánto invertir en la defensa de la nidada.

4.2 Defensa de nido y potencial de defensa de recursos

Los resultados mostraron que los machos con territorios más extensos asumieron menos riesgos durante la intrusión territorial por parte de un intruso humano. La literatura sugiere que territorios de mayor tamaño, implican mayores costos en la defensa de los mismos (Krebs & Davies 1993). Por lo tanto, es posible que en este caso, independientemente de la capacidad del macho para mantener su territorio, la calidad del territorio posiblemente no era lo suficientemente alta como para invertir una mayor proporción de energía en la defensa del mismo. Aunque el tamaño del territorio puede ser un indicador de la calidad del mismo, la calidad del territorio *per se* no fue evaluada en este trabajo y debe ser abordada en futuros estudios. Cabe destacar, que la metodología utilizada para estimar el tamaño del territorio en este estudio sólo permite tener una estimación del tamaño de territorio para cada macho, sin embargo, para poder obtener una cifra más exacta con respecto al tamaño del territorio reproductivo, se podría utilizar el método de “mapeo por parcelas”, el cual implica un mayor esfuerzo de muestreo, pues consiste en que durante varios días un investigador se acerca a un determinado nido y se registra la ubicación de los integrantes de esa pareja en el momento en que estos comienzan a mostrar alguna conducta territorial (véase Odum & Kuenzler 1955, Ralph *et al.* 1996, Wunderle 1994).

Si bien hay numerosos trabajos que indican que machos con mayor condición física pueden montar guardia a su pareja de forma más eficiente, y por ende, disminuir las posibilidades de CEP (e.g., Chuang-Dobbs 2001), la condición física de los machos no presentó ninguna correlación clara con la defensa de nido ni con el éxito de apareamiento. Es factible que en el rayadito existan otros atributos individuales que se relacionen con la conducta de defensa, incluyendo la agresividad y la experiencia reproductiva previa. De hecho, el efecto marginalmente significativo de la agresividad (durante experimentos de STI) indicaría que machos más agresivos defienden más intensamente el nido, e indirectamente, presentan mayor éxito de apareamiento (véase e.g., Burtka & Grindstaff 2013). Esto puede implicar que machos más agresivos podrían seguir más intensamente a sus parejas, conllevando a una mayor certeza de paternidad y una conducta de defensa más pronunciada.

La falta de evidencia de una relación entre un alto RHP y la intensidad de defensa de la nidada podría ser el resultado de la fuerte influencia que el éxito reproductivo y/o de apareamiento podrían tener en el cuidado parental. Es posible que los machos que tengan un alto potencial para la defensa de recursos no necesariamente asuman riesgos durante la defensa del nido, ya sea porque la calidad de su pareja o del territorio es baja o porque su certeza de paternidad es baja (Nowicki *et al.* 2002). Por lo tanto, un macho con un alto RHP defendería su sitio de nidificación con mayor intensidad sólo en aquellas temporadas en que los beneficios de defender a su nidada sean mayores a los costos (i.e., aquellos años en que su éxito de apareamiento y desempeño reproductivo son altos).

4.3 Defensa del nido y otros factores ecológicos y sociales

4.3.1 Estado social de la pareja

Un hallazgo novedoso, fue que los machos de parejas reunidas tendían a acercarse más al “depredador” durante la defensa del nido, y además, presentaron un menor porcentaje de crías extra-pareja. Cabe destacar, además, que tanto el éxito de apareamiento como el desempeño reproductivo de los machos fue menor durante el 2015; año durante el cual el 81,8% de las parejas reproductivas ($n = 11$) fueron parejas nuevas. Estos hechos apuntan a que las cópulas extra-pareja pueden incrementar en parejas con ningún vínculo social previo (e.g., Bai & Severinghaus 2012), mientras que el descenso en el éxito reproductivo puede deberse a la falta de experiencia y sincronización social entre los miembros de la pareja (e.g., Black 2001; Morrison *et al.* 2008). Por lo tanto, la existencia de un vínculo social previo incrementaría la coordinación y eficiencia del cuidado parental (Pyle *et al.* 2001), aumentando así su éxito reproductivo y la probabilidad de mantener el vínculo durante la temporada reproductiva siguiente (Bai & Severinghaus 2012).

4.3.2 Edad

La edad de los machos se consideró inicialmente como co-variable debido a su potencial efecto en el cuidado parental en aves y por ende, en la intensidad de la defensa de la nidada en machos (Hyman *et al.* 2004). Aunque los resultados no muestran una relación contundente, fue posible apreciar una defensa del nido más pronunciada en machos mayores de dos años, lo que concuerda con las teorías de historia de vida e inversión parental (Stearns 1992). En consecuencia, individuos con un valor reproductivo más alto (i.e., machos menores de dos años) deberían asumir menos riesgos que aquellos con una

menor probabilidad de volver a aparearse (Montgomerie & Weatherhead 1988). Por otro lado, algunos autores han encontrado diferencias en la defensa territorial asociadas a la edad, y sugieren que machos después del segundo año de edad presentan mayor intensidad en la defensa de un territorio debido a la habituación previa con el entorno del territorio defendido (Burtka & Grindstaff 2013; Hyman *et al.* 2004).

4.4 Proyecciones

Los factores asociados al esfuerzo reproductivo parecen tener un mayor peso sobre la conducta de defensa del nido que aquellos factores relacionados al RHP propio de los machos en la población del Parque Nacional Fray Jorge. Sin embargo, en el presente trabajo quedan algunas interrogantes sin resolver, las cuales requieren estudios futuros. En primer lugar, se deberían estudiar posibles mecanismos de percepción de certeza de paternidad por parte de los machos. Para lograr un mayor entendimiento sobre mecanismos para evaluar certeza de paternidad en el rayadito, se propone utilizar el experimento realizado por Kempenaers *et al.* (1998) basado en la conducta del macho y la intensidad de defensa del nido tras un período de remoción de la hembra que simula una amenaza a su paternidad. En segundo lugar, debido a la importancia del estado social de la pareja en aves socialmente monógamas, se requieren estudios con mayores tamaños muestrales, para poder generar modelos con mayor poder estadístico y que consideren otros factores relevantes, como el estado social de la pareja.

5. CONCLUSIONES

- Los machos con éxito de apareamiento alto presentaron una mayor intensidad en la conducta de defensa. Por lo tanto, el esfuerzo reproductivo parece tener mayor peso que otros factores individuales del macho al momento de defender el nido frente a un potencial depredador.
- Machos con un alto potencial de defensa de recursos pueden decidir defender su territorio con mayor o menor intensidad, independientemente de sus capacidades, en función de su éxito de apareamiento.
- Machos que se reúnen con su misma pareja de la temporada reproductiva anterior logran un mayor éxito de apareamiento que aquellos que se unen a una nueva pareja.

6. BIBLIOGRAFÍA

- Andersson, M.B. (1994) *Sexual Selection*. Illustrated. Princeton University Press. Available from: <https://books.google.cl/books?id=INnHdvzBITYC>.
- Anthes, N., Kappeler, P.M., Bergmüller, R., Blanckenhorn, W., Brockmann, H.J., Fichtel, C., Fromhage, L., Frommen, J., Goymann, W. & Heinze, J. (2010) *Animal Behaviour: Evolution and Mechanisms*. P. M. Kappeler (Ed). Springer Science & Business Media, Göttingen. Available from: https://books.google.cl/books?id=Ej953ZCO_Q8C.
- Aurenhammer, F. (1991) Voronoi Diagrams — A Survey of a Fundamental Data Structure. *ACM Computing Surveys* 23, 345–405.
- Bai, M.L. & Severinghaus, L.L. (2012) Disentangling site and mate fidelity in a monogamous population under strong nest site competition. *Animal Behaviour* 84, 251–259.
- Black, J.M. (2001) Fitness consequences of long-term pair bonds in barnacle geese: monogamy in the extreme. *Behavioral Ecology* 12, 640–645.
- Blumstein, D.T., Evans, C.S. & Daniel, J.C. (2000) JWatcher 0.9: An Introductory User's Guide. *Animal Behaviour Laboratory, Macquarie University*.
- Botero-Delgado, E. (2017) Patronos, estrategias y síndromes de dispersión en poblaciones del rayadito *Aphrastura spinicauda* (Furnariidae) en dos ambientes contrastantes del centro y sur de Chile. Universidad de Chile
- Botero-Delgado, E., Quirici, V., Poblete, Y., Cuevas, É., Kuhn, S., Girg, A., Teltscher, K., Poulin, E., Kempnaers, B. & Vásquez, R.A. (2017) Variation in fine-scale genetic structure and local dispersal patterns between peripheral populations of a South American passerine bird. *Ecology and Evolution*, 1–16.
- Bouwman, K.M., Lessells, C.M. & Komdeur, J. (2005) Male reed buntings do not adjust parental effort in relation to extrapair paternity. *Behavioral Ecology* 16, 499–506.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. 2nd ed. Springer Science & Business Media (Ed). Springer New York. Available from: <https://books.google.cl/books?id=IWUKBwAAQBAJ>.
- Burtka, J.L. & Grindstaff, J.L. (2013) Repeatable nest defense behavior in a wild population of Eastern bluebirds (*Sialia sialis*) as evidence of personality. *Acta Ethologica* 16, 135–146.
- Chuang-Dobbs, H. (2001) Paternity and parental care in the black-throated blue warbler, *Dendroica caerulescens*. *Animal Behaviour* 62, 83–92.
- Dixon, A., Ross, D., Omalley, S.L.C. & Burke, T. (1994) Paternal investment is inversely related to degree of extra-pair paternity in the reed bunting. *Nature* 371, 698–700.
- Dobbs, R.C., Styrsky, J.D. & Thompson, C.F. (2006) Clutch size and the costs of

- incubation in the house wren. *Behavioral Ecology* 17, 849–856.
- ESRI (2008) ArcGIS.
- García-Navas, V., Ortego, J., Ferrer, E.S. & Sanz, J.J. (2013) Feathers, suspicions, and infidelities: An experimental study on parental care and certainty of paternity in the blue tit. *Biological Journal of the Linnean Society* 109, 552–561.
- Greenwood, P.J. (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28, 1140–1162.
- Griffiths, R., Double, M.C., Orr, K. & Dawson, R.J.G. (1998) A DNA test to sex most birds. *Molecular Ecology* 7, 1071–1075.
- Hollander, F.A., Van Overveld, T., Tokka, I. & Matthysen, E. (2008) Personality and nest defence in the great tit (*Parus major*). *Ethology* 114, 405–412.
- Hyman, J., Hughes, M., Searcy, W.A. & Nowicki, S. (2004) Individual variation in the strength of territory defense in male song sparrows: correlates of age, territory tenure, and neighbor aggressiveness. *Behavior* 141, 15–27.
- Ippi, S., van Dongen, W.F.D., Lazzoni, I., Venegas, C.I. & Vásquez, R.A. (2013) Interpopulation comparisons of antipredator defense behavior of the thorn-tailed rayadito (*Aphrastura spinicauda*). *Ethology* 119, 1107–1117.
- Jones, A.G., Small, C.M., Paczolt, K.A. & Ratterman, N.L. (2010) A practical guide to methods of parentage analysis. *Molecular Ecology Resources* 10, 6–30.
- Kalinowski, S.T., Wagner, A.P. & Taper, M.L. (2006) ML-RELATE: A computer program for maximum likelihood estimation of relatedness and relationship. *Molecular Ecology Notes* 6, 576–579.
- Kelly, C.D. (2008) The interrelationships between resource-holding potential, resource-value and reproductive success in territorial males: How much variation can we explain? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62, 855–871.
- Kempnaers, B., Everding, S., Bishop, C., Boag, P. & Robertson, R.J. (2001) Extra-pair paternity and the reproductive role of male floaters in the tree swallow (*Tachycineta bicolor*). , 251–259.
- Kempnaers, B., Lanctot, R. & Robertson, R. (1998) Certainty of paternity and paternal investment in eastern bluebirds and tree swallows. *Animal behaviour* 55, 845–860.
- Kempnaers, B. & Schlicht, E. (2010) Extra-pair behaviour. In: P. Kappeler (Ed), *Animal Behaviour: Evolution and Mechanisms*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp. 359–411.
- Kempnaers, B. & Sheldon, B.C. (1997) Studying paternity and paternal care: pitfalls and problems. *Animal Behaviour* 53, 423–427.
- Krebs, J.R. & Davies, N.B. (1993) Sexual Conflict. In: *An Introduction to Behavioural Ecology*. Blackwell, pp. 202.
- Lack, D.L. (1968) *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen & Co.
- Lubjuhn, T., Curio, E., Muth, S.C., Brün, J. & Epplen, J.T. (1993) Influence of extra-pair paternity on parental care in great tits (*Parus major*). In: S. D. J. Pena, R. Chakraborty, J. T. Epplen, and A. J. Jeffreys (Eds), *DNA Fingerprinting: State of the Science*. Birkhäuser Basel, Basel, pp. 379–385.
- Møller, A.P. (1991) Defence of offspring by male swallows, *Hirundo rustica*, in relation to participation in extra-pair copulations by their mates. *Animal Behaviour* 42, 261–267.

- Montalvo, S. & Potti, J. (1992) Breeding Dispersal in Spanish Pied Flycatchers *Ficedula dispersal hypoleuca*. *ORNIS SCANDINAVICA* 23, 491–498.
- Montgomerie, R.D. & Weatherhead, P.J. (1988) Risks and Rewards of Nest Defence by Parent Birds. *The Quarterly Review of Biology* 63, 167.
- Moreno, J., Merino, S., Lobato, E., Rodríguez-gironés, M.A. & Vásquez, R.A. (2007) Sexual Dimorphism and Parental Roles in the Thorn-Tailed Rayadito (*Furnariidae*). *The Condor* 109, 312–320.
- Moreno, J., Merino, S., Vásquez, R.A. & Armesto, J.J. (2005) Breeding Biology of the Thorn-Tailed Rayadito (*Furnariidae*) in South-Temperate. 107, 69–77. Available from: <http://repositorio.uchile.cl/handle/2250/119980> (August 15, 2016).
- Morrell, N., Johnson, K.M., Tarwater, C.E. & Arcese, P. (2016) Nest defense and parental investment in Song Sparrows (*Melospiza melodia*). *Canadian Journal of Zoology* 94, 473–477.
- Morrison, E.B., Kinnard, T.B., Stewart, I.R.K., Poston, J.P., Hatch, M.I. & Westneat, D.F. (2008) the Links Between Plumage Variation and Nest Site Occupancy in Male House Sparrows. *The Condor* 110, 345–353.
- Neil, S. (1983) Contests for space in breeding *Cichlasoma meeki*: the role of resource holding potential. *Behaviour* 87, 270–282.
- Nowicki, S., Searcy, W.A., Krueger, T. & Hughes, M. (2002) Individual variation in response to simulated territorial challenge among territory-holding song sparrows. *Journal of Avian Biology* 33, 253–259.
- Odum E P & E J Kuenzler (1955) Measurement of territory and home range size in birds. *Auk* vol. 72: 128-137.
- Parker, G.A. (1974) Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of Theoretical Biology* 47, 223–243.
- Pyle, P., Sydeman, W.J. & Hester, M. (2001) Effects of Age , Breeding Experience , Mate Fidelity and Site Fidelity on Breeding Performance in a Declining Population of Cassin's Auklets Author (s): Peter Pyle , William J . Sydeman , Michelle Hester Published by : British Ecological Society Stabl. *Journal of Animal Ecology* 70, 1088–1097.
- Quilodrán, C., Vásquez, R. & Estades, C. (2012) Nesting of the Thorn-Tailed Rayadito (*Aphrastura spinicauda*) in a Pine Plantation in Southcentral Chile. *The Wilson Journal of Ornithology* 124, 737–742.
- 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.
- Quirici, V., Venegas, C.I., González-Gómez, P.L., Castaño-Villa, G.J., Wingfield, J.C. & Vásquez, R.A. (2014) Baseline corticosterone and stress response in the Thorn-tailed Rayadito (*Aphrastura spinicauda*) along a latitudinal gradient. *General and Comparative Endocrinology* 198, 39–46.
- R Core Team (2016) R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Ralph C J, Geupel G R, Pyle P, Martin, T E, DeSante D F & B Milá (1996) Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. Gen. Tech. Rep.PSW-GTR-

159. Albany, CA: Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, 46 p.
- Remsen, J. & Jr & Bonan, A. (2016) Thorn-tailed Rayadito (*Aphrastura spinicauda*). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Available from: <http://www.hbw.com/species/thorn-tailed-rayadito-aphrastura-spinicauda> (August 15, 2016).
- Rytkönen, S. (2002) Nest defence in great tits *Parus major*: Support for parental investment theory. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52, 379–384.
- Rytkönen, S., Kvist, L., Mikkonen, R. & Orell, M. (2007) Intensity of nest defence is not related to degree of paternity in the willow tit *Parus montanus*. *Journal of Avian Biology* 38, 273–277.
- Stearns, S.C. (1989) Trade-offs in Life-history Evolution. *Functional Ecology* 3, 259–268.
- Stearns, S.C. (Stephen C.. (1992) 6 Oxford University Press, London *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford, UK. Available from: https://books.google.cl/books/about/The_Evolution_of_Life_Histories.html?id=NcNAZ06nNoC&redir_esc=y (December 20, 2017).
- Styrsky, J.D., Eckerle, K.P. & Thompson, C.F. (1999) Fitness-related consequences of egg mass in nestling house wrens. , 1253–1258.
- Svigelj, W.S., Magdalena Trivellini, M. & Quintana, F. (2012) Parental Investment Theory and Nest Defence by Imperial Shags: Effects of Offspring Number, Offspring Age, Laying Date and Parent Sex. *Ethology* 118, 251–259.
- Sydeman, W.J. & Emslie, S.D. (1992) Effects of parental age on hatching asynchrony, egg size and Third-chick disadvantage in Western Gulls. *The Auk* 109, 248.
- Trivers, R.L. (1972) Parental Investment and Sexual Selection Introduction. *Sexual Selection and the Descent of Man 1871-1971*, 136–207.
- Tullberg, B.S., Ah-King, M. & Temrin, H. (2002) Phylogenetic reconstruction of parental-care systems in the ancestors of birds. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 357, 251–257.
- Villagrán, C., Armesto, J.J., Hinojosa, L.F., Cuvertino, J., Pérez, C. & Medina, C. (2004) El enigmático origen del bosque relicto de Fray Jorge. In: I. R. Squeo, F. A., Gutiérrez, J. R., Hernández (Ed), *Historia Natural del Parque Nacional Bosque Fray Jorge*. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, pp. 3–43.
- Villavicencio, C.P., Apfelbeck, B. & Goymann, W. (2014) Parental care, loss of paternity and circulating levels of testosterone and corticosterone in a socially monogamous song bird. *Frontiers in zoology* 11, 11.
- Webster, M.S., Chuang-Dobbs, H.C. & Holmes, R.T. (2001) Microsatellite identification of extrapair sires in a socially monogamous warbler. *Behavioral Ecology* 12, 439–446.
- Whittingham, L. & Dunn, P. (2001) Male parental care and paternity in birds. In: V. N. Jr and C. F. Thompson (Eds), *Current Ornithology*. Springer US, pp. 257–298.
- Wiebe, K.L. (2016) Interspecific competition for nests: Prior ownership trumps resource holding potential for Mountain Bluebird competing with Tree Swallow. *The Auk* 133, 512–519.
- Wingfield, J.C., Ball, G.F., Jr, A.M.D., Hegner, R.E. & Ramenofsky, M. (1987) Testosterone and Aggression in Birds. *American Scientist* 75, 602–608.

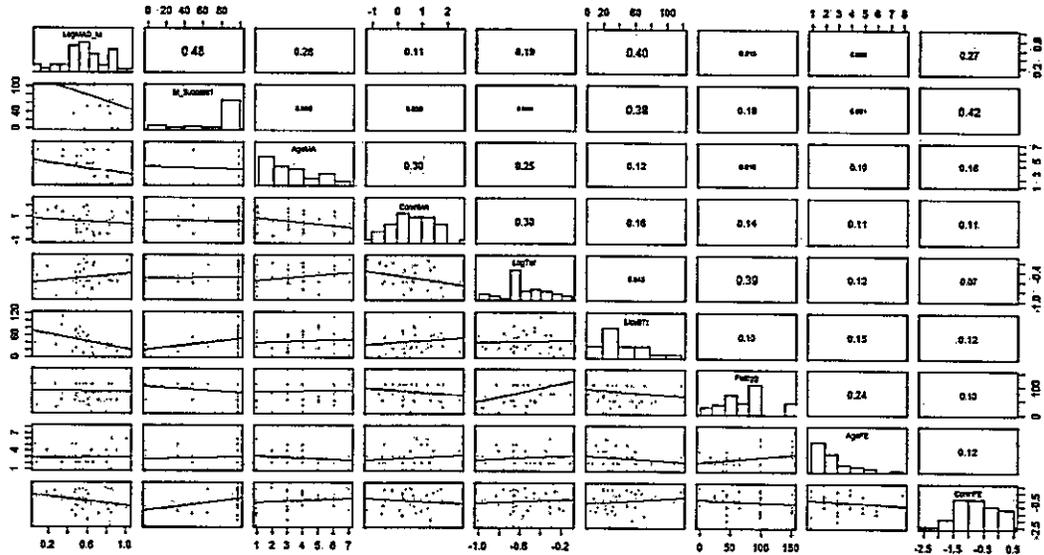
Wunderle J M Jr. (1994) Census methods for Caribbean land birds. Gen. Tech. Rep. SO-98. New Orleans, LA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 26 p.

Yáñez, D.I., Quirici, V., Castaño-villa, G.J. & Vásquez, R.A. (2015) Isolation and Characterisation of Eight Microsatellite Markers of the Thorn-Tailed Rayadito *Aphrastura spinicauda*. *Ardeola* 62, 179–183.

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A. & Smith, G.M. (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. 1st ed. Springer New York, New York, NY. Available from: <http://link.springer.com/10.1007/978-0-387-87458-6> (November 1, 2017).

ANEXOS

ANEXO 1: Matriz de correlaciones entre variables descriptoras y variable respuesta



LogMAD_M: Distancia Mínima de Aproximación (m, en escala logarítmica); **M_Success1:** Éxito de apareamiento (% de crías propias dentro del nido); **AgeMA:** edad machos; **ConinMA:** condición física machos; **LogTer:** tamaño de territorio (m, en escala logarítmica); **MovSTI:** n° de movimientos del macho durante prueba de STI; **FleEgg:** desempeño reproductivo (proporción huevos/volantones); **AgeFE:** edad hembras; **ConinFE:** condición física hembras.

ANEXO 2: Glosario

- **Cópulas extra-pareja:** apareamientos con individuos diferentes a la pareja social, lo que puede llevar a la existencia de paternidad mixta dentro de una nidada.
- **Cuidado parental:** componente de la inversión parental que comienza desde la construcción del nido hasta la producción de huevos y la incubación, siguiendo con la defensa y alimentación de las crías y extendiéndose, en algunos casos, más allá de la independencia nutricional (Lack 1968).
- **Defensa de nido:** comportamiento que disminuye la probabilidad de que un depredador dañe el contenido del nido (huevos o polluelos) al mismo tiempo que aumenta la probabilidad de lesión o muerte del padre (Montgomerie & Weatherhead 1988).
- **Desempeño reproductivo:** proporción de volantones al final de la temporada reproductiva en relación a la cantidad de huevos al inicio de la puesta.
- **Éxito de apareamiento:** porcentaje de polluelos propios sobre el total de polluelos en el nido.
- **Inversión parental:** cualquier esfuerzo realizado por parte de los padres que permita aumentar el potencial reproductivo de su descendencia, comprometiendo sus propias perspectivas de sobrevivencia y reproducción futuras (Trivers 1972).
- **Monogamia social:** sistema de apareamiento en el cual existe una pareja social, donde el cuidado de las crías es biparental, sin embargo pueden ocurrir cópulas extra-pareja.
- **Potencial de defensa de recursos** (Resource Holding Potential, RHP; Parker 1974): capacidad de un individuo de mantener alejados del territorio a otros individuos, que usualmente se asocia con el tamaño corporal, la condición física y la experiencia.