

TESINA PARA OPTAR POR EL GRADO DE LICENCIADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Agresión territorial en el hornero común (*Furnarius rufus*):
diferencias sexuales y temporales de un comportamiento
coordinado a lo largo de la estación reproductiva**

Ernesto Guedes

Orientadora: Dra. Bettina Tassino

Co-orientadora: Lic. Lucia Montesana

Sección Etología, Facultad de Ciencias, Udelar

Diciembre, 2019

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, mi familia por darme la oportunidad de poder estudiar esta carrera y siempre brindarme todo lo que estuvo a su alcance y más para hacerme sentir acompañado y apoyado durante todo este proceso, les estaré eternamente agradecido.

A Bettina por ser una de mis más grandes referentes desde el inicio de la carrera y excelente tutora con su paciencia infinita, buen humor y disposición por darme una mano constantemente.

A Nico y Lu por darme la oportunidad de formar parte de este proyecto en primer lugar. Por enseñarme y, a pesar de la distancia, ser un punto de apoyo tan fuerte con el que pude contar durante todo este proceso.

A Enzo, sin lugar a dudas el mejor compañero de campo que podría haber querido, y a Caroline y Andressa, 'as brasileiras'. Entre los tres hicieron que mi experiencia en el campo fuera una de las mejores y más enriquecedoras que puedo recordar.

A la banda de los biólogos. Un grupo de desconocidos con interés e inquietud por la biología que con el paso del tiempo ha sabido convertirse en una familia. A cada uno de ellos, que a su manera más personal se las arregló para aguantarme la cabeza y terminar siendo una pieza clave para avanzar y crecer durante todos estos años.

A Angelito, un verdadero amigo y mi roca, quien me supo entender y guiar en los momentos más difíciles siempre dejándome una enseñanza en el medio e impulsarme continuamente a dar un paso más y crecer en el proceso.

A Gabi y Curbi por ser las mejores e inusuales compañeras de estudio con sus mantras y jornadas maratónicas de libros y resúmenes intercaladas entre chistes, almuerzos, series y siestas.

A la banda de Rivera, en especial a Ali, Lu, Mauri y Xime que siempre supieron traerme un pedacito de casa cuando más lo necesitaba.

A Kary y Emi, por escucharme y acompañarme desde el momento cero, y por esas risas que siempre estuvieron dispuestas a darme y retratar en mil fotos.

A los nenes Vintage, la primera y la nueva generación, gracias por preocuparse y darlo todo para que me mantuviera siempre con los brazos en alto ¡Impresionante!

Sin todos ustedes no habría podido llegar hasta aquí y estar ahora escribiendo estas palabras, de verdad ¡muchas gracias!

RESUMEN

El comportamiento agresivo generalmente se asocia a contextos de disputa por el acceso y la defensa de recursos limitados con el fin de aumentar el *fitness* de quienes lo manifiestan. Estos varían desde alimento, parejas, hasta incluso sitios de reproducción. Sin embargo, dicha conducta también representa riesgos como compromisos energéticos que pueden afectar su supervivencia o la calidad de su descendencia. En aves el comportamiento agresivo implica la exclusión de rivales mediante agresión directa o comportamientos de amenaza. En numerosas especies que mantienen territorios y vínculos de pareja a lo largo del año su intensidad varía dentro y fuera de la estación reproductiva según el valor del territorio y de su pareja a modo de asegurar un mayor éxito reproductivo. En especies donde ambos integrantes de la pareja contribuyen de manera equitativa en las tareas reproductivas, la defensa del territorio también puede ser llevada a cabo por ambos individuos, aunque en varios casos puede haber una marcada diferencia sexual donde el macho suele ser más agresivo que la hembra. El hornero común (*Furnarius rufus*), es un suboscino neotropical que carece de dimorfismo sexual, salvo al momento de realizar cantos coordinados o *duetos* entre la pareja. Es socialmente monógama, con vínculos que pueden durar varias estaciones reproductivas y la construcción del nido, incubación y cuidado de la prole se da de manera equitativa entre los parentales. Este estudio propone investigar la existencia de dimorfismo sexual en la defensa del territorio y su variación en dos etapas distintas de la estación reproductiva, la etapa fértil y la de cuidado de pichones, además de su coordinación dentro de la pareja. Para ello se midieron distintos parámetros comportamentales en experimentos de intrusión territorial utilizando un conspecífico embalsamado como intruso en conjunto a audios de vocalizaciones de la especie. Los machos probaron estar más comprometidos que las hembras en la agresión territorial en ambas etapas. A su vez se registra una disminución en la intensidad de la agresión de una etapa a otra. Por otro lado, a pesar de estas diferencias sexuales, este comportamiento se encuentra sumamente coordinado en la pareja, mostrando que machos más agresivos tienen compañeras reproductivas más agresivas. Las diferencias sexuales en la agresión territorial pueden vincularse a compromisos energéticos que la hembra debe afrontar, tales como producción y puesta de los huevos. La disminución en la intensidad de este comportamiento propone que un conspecífico como intruso representa una amenaza más importante en estadios tempranos de la estación reproductiva. La coordinación de este comportamiento, al igual que en otros vinculados al cuidado parental pone a la defensa del territorio como un comportamiento central para la especie, potencialmente capaz de afectar positivamente su éxito reproductivo.

INTRODUCCIÓN

Comportamiento de agresión y agresión territorial

El comportamiento agresivo es generalmente empleado en el contexto de disputa por el acceso y defensa de recursos de carácter limitado (Brown, 1964). En animales este se asocia a situaciones de competencia entre conspecíficos, donde los individuos típicamente compiten por el acceso a dichos recursos a modo de aumentar su *fitness* (King, 1973; Lorenz, 1998; Duckworth, 2006). Estos varían desde sitios de reproducción, alimento o pareja a la progenie misma, con el fin de protegerlos contra amenazas como depredadores o parásitos de cría (Brown, 1964; Gottfried, 1979; Andersson et al., 1980; Freed, 1986; Møller, 1987; Redondo & Carranza, 1989; Garcia & Arroyo, 2002; Hagelin, 2002). Por otro lado, esta conducta también puede significar reducción en la supervivencia, producto de los costos energéticos asociados a ella, estos pueden actuar a través de diversos mecanismos, como mayor susceptibilidad a sufrir heridas, producto de una reducción en su capacidad para evadir o defenderse de conspecíficos o depredadores; enfermedades; inanición (Marler & Moore, 1991) o una eventual restricción en la calidad de su descendencia, manifiesto en una disminución en su tamaño corporal al momento de la eclosión y posterior desarrollo (Rosvall, 2011).

En aves la defensa de un territorio implica la exclusión de rivales mediante agresión directa o amenazas tales como distintos tipos de vocalizaciones (Langmore, 1998; Hall, 2000); siendo este comportamiento viable siempre que los beneficios no excedan sus costos en términos de tiempo, energía o desgaste físico (Brown, 1964). Si bien la mayoría de las especies defienden territorios solamente durante la época reproductiva (Bukacińska & Bukaciński, 1994; Côté, 2000; Viera et al., 2011), numerosas especies, y en especial las monógamas, mantienen territorios a lo largo año (Greenberg & Gradwohl, 1983; Fedy & Stutchbury, 2005; Quinard & Cézilly, 2012). De hecho, la defensa de un mismo territorio durante el año es una característica que refleja la cooperación entre el macho y la hembra (Fedy & Stutchbury, 2005). En estos casos, la defensa del territorio mediada por conductas agresivas (o diversas formas de señalización frente a los intrusos) varía dentro y fuera de la estación reproductiva y esta variación puede estar ligada al valor del territorio y a conservar el vínculo entre los individuos de la pareja en términos de asegurar un mayor éxito reproductivo (Gowaty & Wagner, 1988; Hall, 2000; Garcia & Arroyo, 2002; Fedy & Stutchbury, 2005).

En especies de aves donde ambos integrantes de la pareja contribuyen equitativamente a la construcción del nido, incubación y cuidado de la progenie se ha observado que la defensa

del territorio también es realizada de manera equitativa (Greenberg & Gradwohl, 1983; Hall & Peters, 2008; Dowling & Webster, 2015). Aunque con frecuencia la mayor interacción agresiva se da entre residentes e intrusos del mismo sexo, existen especies con estas características con una marcada diferencia entre sexos en este comportamiento, donde el macho defiende más activamente que la hembra (Gwinner et al., 1994; Levin, 1996; Morton & Derrickson, 1996; Bard et al., 2002; Fedy & Stutchbury, 2005; Quinard & Cézilly, 2012), por lo que los datos respecto a este tema son mixtos y resultan en la necesidad de más estudios sobre agresión territorial en especies monógamas que defienden territorio durante todo el año.

Debido a que la conducta agresiva está sujeta a procesos de selección, sus manifestaciones responden a patrones temporales asociados al valor de ese recurso en diferentes momentos del año (Gowaty & Wagner, 1988). De esta manera, mayor intensidad de la defensa territorial, se relaciona con los momentos en que la posesión del territorio resulta determinante para maximizar el éxito reproductivo (Gowaty & Wagner, 1988; Sandell & Smith, 1997). Por ejemplo, en ciertas especies de aves, los niveles de agresión en los machos suelen ser mayores al principio de la temporada reproductiva (cuando las hembras son fértiles) a modo de evitar que la hembra sea fecundada por otros machos (Birkhead et al., 1987; García & Arroyo, 2002). De la misma manera, las hembras defienden más activamente el nido contra otras hembras mientras aún son fértiles con el fin de prevenir ser desplazada, que su pareja copule con otros individuos o con el fin de expulsar a otros machos y mantener un vínculo más duradero con su pareja, factor capaz de repercutir positivamente en el *fitness* de la prole (Sandell & Smith, 1997; Hall, 2000). A su vez, una vez avanzada la estación reproductiva, cuidar de los huevos o pichones implica una alta inversión de tiempo y energía, por lo que puede comprometer su inversión en la defensa del territorio, además de que un comportamiento tan conspicuo puede significar un riesgo para la prole exponiéndola a depredadores (Fedy & Stutchbury, 2005).

Existen especies de aves socialmente monógamas donde el cuidado de la descendencia no está equitativamente distribuido entre los miembros de la pareja, en este contexto la falta de colaboración del macho parece no ser determinante en la supervivencia de la misma (Bart & Tornes, 1989). Por otro lado en especies donde éste es altamente parejo su ausencia provoca que la hembra experimente una disminución importante en su capacidad de mantener la subsistencia de su descendencia (Dunn & Hannon, 1989). De hecho la necesidad de cuidado biparental para asegurar el éxito reproductivo de la pareja puede jugar como principal factor para la formación de un vínculo tan sólido (Hall, 1999).

Las interacciones de agresión entre aves involucran diversos comportamientos, entre ellos se encuentran aquellos de carácter físico, como ser la aproximación directa al intruso, ataques o vuelos de amenaza, como distintos tipos de vocalizaciones, solos, *calls* o duetos, que adviertan a dicho intruso de la intención de los residentes de defender el recurso en juego (Langmore, 1998; Appleby et al., 1999; Hall, 2000; Logue, 2005). El dueto, entre varias de las teorías propuestas (no mutuamente excluyentes) sobre su función, es un *display* que ha probado cumplir funciones en la defensa territorial en varias especies de aves (Wickler, 1980; Sonnenschein & Reyer, 1983; Hall, 2004). Los mismos consisten en un despliegue acústico donde ambos integrantes de la pareja vocalizan de manera coordinada con el fin de acoplar sus cantos (Langmore, 1998; Hall, 2004). La urraca australiana (*Grallina cyanoleuca*), por ejemplo, es una especie donde las parejas mantienen el territorio todo el año y los duetos se exhiben en el contexto de la defensa cooperativo del territorio entre la pareja (Hall, 2000).

Hornero común

El hornero común (*Furnarius rufus*), integrante de la familia Furnariidae, es un ave típica que habita tanto zonas rurales de pastizales cortos con presencia de árboles dispersos, como áreas urbanizadas del centro al sur de Sudamérica (Vaurie & Vuilleumier, 1980; Marreis & Sander, 2006; Diniz et al., 2016). Esta especie es socialmente monógama y sexualmente monomórfica en tamaño corporal y color de plumaje, con una masa corporal de entre 50 a 60 gramos y coloración marrón rojiza (Fraga, 1980; Diniz et al., 2016).

El hornero construye un conocido nido de barro con forma de horno. Las paredes del nido son de 3 a 5cm de grosor y nido consta de una estructura principal en forma de cúpula y un tabique interno que separa la entrada de la cámara de incubación. Su construcción puede variar desde un par de semanas hasta meses y sirve únicamente con el propósito de proporcionar un lugar seguro donde realizar la puesta de los huevos y criar a los pichones hasta que abandonan el territorio (Fraga, 1980; Massoni et al., 2012; Shibuya et al., 2015).

En el hornero, todas las actividades vinculadas al cuidado parental tales como la construcción del nido, incubación de los huevos y alimentación y cuidado de los pichones se dan de manera equitativa en la pareja (Massoni et al., 2012). Además es territorial todo el año (Massoni et al., 2012), siendo el territorio defendido activamente de forma conjunta también (Fraga, 1980). Sin embargo, exhibe diferencias entre sexos cuando la pareja canta a dueto, ambos sexos comienzan su canto indistintamente, ocurriendo luego una divergencia por parte de la hembra, quien enlentece su ritmo de vocalización, estableciéndose roles bien marcados y distintivos entre cada individuo dentro de la canción (Laje & Mindlin, 2003; Roper, 2005).

Dado que el hornero es una especie sexualmente monomórfica y socialmente monógama cuyas tareas reproductivas se reparten equitativamente dentro la pareja, se espera que la agresión territorial también se manifieste de manera igualitaria en la misma. A su vez, se espera encontrar variaciones en este comportamiento conforme avanza la estación reproductiva dado que el valor implicado en el territorio también varía en función de las tareas reproductivas que se desarrollen en el mismo.

El objetivo general de esta tesina es estudiar diferencias sexuales y temporales de la agresión territorial en el hornero dentro de la estación reproductiva a través de experimentos simulación de intrusión territorial. De este objetivo general salen los siguientes objetivos específicos:

1. Evaluar diferencias en la agresión territorial entre machos y hembras.
2. Evaluar variaciones en la intensidad de este comportamiento en distintas etapas de la estación reproductiva.
3. Analizar coordinación en agresión territorial dentro de la pareja.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo entre agosto y diciembre de 2016 en la estación experimental del Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA) Las Brujas “Wilson Ferreira Aldunate”, en el departamento de Canelones, Uruguay ($34^{\circ}40'14''$ S, $56^{\circ}20'27''$ W) (Fig. 1).



Figura 1. Mapa de Uruguay, en rojo la ubicación de la estación experimental “Wilson Ferreira Aldunate”.

Se realizaron registros comportamentales de agresión territorial a través de experimentos de simulación de intrusión de territorio en condiciones naturales en 2 períodos bien definidos de la estación reproductiva.

El primer período de registro (de ahora en más denominado “etapa fértil”), en el cual las hembras se encontraban sexualmente receptivas o durante el proceso de producción, puesta o incubación de los huevos, comprendió las fechas entre el 21 de agosto y el 27 de setiembre. Para asegurar que las parejas muestreadas estuvieran dentro de dicha etapa, los registros se realizaron en territorios que tuvieran nidos en fases avanzadas de construcción, tomando como criterio que como mínimo la cúpula del nido estuviera terminada o casi terminada.

En el segundo período los registros se realizaron en la etapa de cuidado de pichones, entre el 7 de noviembre y el 6 de diciembre. En esta etapa, fueron muestreados los territorios en los cuales se tuvo la seguridad que en el interior de los nidos se encontraban pichones. Para esto se recurrió a la observación patrones comportamentales de los individuos parentales como la aproximación hacia el nido con alimento en el pico o la extracción de sacos fecales

del mismo. Todos los registros fueron realizados desde el amanecer (07:00h. y 05:30h. aprox. en cada período respectivamente) hasta las 13h.

Se muestrearon 64 territorios en total durante este estudio, de los cuales 39 corresponden a la etapa fértil y 25 a la de cuidado de pichones (Fig. 2). Cada territorio se muestreó una única vez durante todo el estudio.



Figura 2. Imagen satelital del área recorrida durante este estudio, en rojo la ubicación de cada sitio muestreado.

Intrusión territorial

Para simular intrusión de territorio se utilizó un hornero embalsamado o *decoy* como intruso junto a un reproductor de audio que emitía vocalizaciones de la especie, seleccionadas de un pool de solos, duetos y silencios de entre 7 y 15s, reproducidos de manera aleatoria, ubicados dentro de un radio de 10m como máximo tomando como centro el nido de la pareja focal. Los archivos de audio en formato wav, fueron cantos grabados en Uruguay y extraídos de la base de datos xeno-canto (www.xeno-canto.org).

Registro comportamental

A pesar de que en la estación INIA los horneros están habituados a la actividad humana, el registro de agresión territorial se realizó a una distancia que no interfiriera con las actividades de la pareja focal. El registro comportamental fue realizado por 2 observadores focales donde

cada uno realizó un seguimiento continuo de uno de los individuos de la pareja y durante 20 min registró sus observaciones en audio (grabadores digitales Philips VoiceTraicer DVT1200 y Olympus Digital Recorder VN-733 PC). Cada individuo focal fue aleatoriamente asignado a un observador previo al registro.

Previo al muestreo comportamental se realizó un muestreo de validación observacional (datos no incluidos en este trabajo), que consistió en múltiples instancias en las que se simuló intrusión territorial y ambos observadores registraron el comportamiento de un solo individuo, y luego se comparó el grado de coincidencia entre las narraciones de ambos observadores con el fin de asegurar que no existieran diferencias significativas entre ambos.

En campo la asignación de sexo de cada individuo se estableció a partir su comportamiento al momento del canto coordinado de la pareja (Laje & Mindlin, 2003), característica de la que cada observador se valió durante toda la instancia experimental para asegurar el correcto seguimiento del individuo asignado en un principio. El sexado en campo fue posteriormente confirmado mediante sexado molecular (siguiendo la metodología de Griffiths et al., 1998) a partir de una muestra de sangre de los individuos capturados (96,3% de coincidencia con el sexado en campo; Adreani et al., 2018).

Los parámetros comportamentales registrados fueron: 1) latencia al primer acercamiento, tiempo que los residentes tardaron a manifestarse (aproximarse al territorio o vocalizar) en respuesta al *decoy* desde el momento en que se hizo perceptible en el territorio; 2) latencia al primer acercamiento a un radio igual o inferior a 5 metros del *decoy*, tiempo que los residentes tardaron a aproximarse a este radio de distancia del *decoy* desde el momento en que el mismo se hizo perceptible en el territorio; 3) tiempo total que cada residente permaneció dentro de ese radio durante la simulación de intrusión territorial; 4) tiempo total que cada residente permaneció sobre el nido durante la simulación de intrusión territorial; 5) número de vuelos que cada residente realizó sobre el *decoy* durante la simulación de intrusión territorial y 6) número de duetos emitidos por los residentes durante la simulación de intrusión territorial. Se interpretó como conductas más agresivas menor tiempo a manifestarse ante la presencia del *decoy*, mayor tiempo en su proximidad, mayor número de vuelos sobre el mismo, mayor número de duetos emitidos y un mayor tiempo sobre el nido.

Análisis estadístico

Diferencias sexuales a lo largo de la estación reproductiva

Para analizar la existencia de diferencias en la agresión entre sexos a lo largo de la estación reproductiva se recurrió a un análisis de tipo bayesiano mediante la utilización de modelos lineales mixtos para cada una de las variables respuesta, donde cada uno de ellos se ajustó

a una distribución normal. El sexo (hembra o macho), la etapa de la estación reproductiva (etapa fértil o alimentación de pichones) y la interacción entre ambas, en conjunto con la hora a la que cada registro fue tomado (hora en la que comenzó cada experimento de simulación de intrusión territorial) fueron las variables que se tomaron como factores fijos, mientras que la identidad de la pareja fue el único factor aleatorio incluido en el modelo.

En el modelo utilizado para evaluar el número de duetos por minuto se consideró únicamente la etapa dentro de la estación reproductiva y la hora de registro de cada intrusión territorial como factores fijos. Dado que se contaba con un único registro de este comportamiento por casal, no fue necesario contemplar el sexo, ni la identidad de la pareja dentro del modelo.

Debido a que el tiempo de registro fue levemente distinto de un experimento de intrusión territorial a otro (tiempo total de observación en minutos: media=20, SD=1,67), para asegurar que todas las muestras son comparables entre ellas, el tiempo de permanencia a un radio igual o menos a 5 metros y tiempo de permanencia sobre el nido fue calculado en proporción al tiempo total de registro en el territorio. El número de vuelos sobre el *decoy* y el número de duetos emitidos fueron corregidos en sus respectivos modelos por el tiempo total de observación (en minutos).

Se utilizó la función *sim* para simular 10000 distribuciones posteriores de los datos y se extrajo la media y un intervalo de credibilidad del 95%. Se consideró que las diferencias entre los grupos de estudio eran estadísticamente importantes si el intervalo de credibilidad (CrI) no abarcaba el cero (Korner-Nievergelt et al., 2015). En los gráficos las diferencias entre grupos fueron significativas cuando el CrI de uno no se superpuso con la media del otro. El ajuste de cada modelo fue evaluado por análisis gráfico de los residuales, los cuales siguen una distribución normal (Korner-Nievergelt et al., 2015). En todos los modelos se corrigieron los datos aplicando raíz cuadrada a cada variable respuesta.

Para este análisis se usaron los paquetes de R “lme4” (Bates et al., 2014) y “arm” (Gelman & Yu-Sung 2015).

Correlación de comportamientos entre machos y hembras de la pareja

Se analizó la correlación que existe en el comportamiento de los individuos de la pareja para todos los comportamientos registrados en este estudio exceptuando el número de duetos, dado que este comportamiento no se manifiesta de manera independiente por cada individuo. Para ello se realizó el test de correlación de Spearman (R Core Team 2013) con un intervalo de confianza de 95%, donde las diferencias son significativas si el valor $p \leq 0,05$. Este test nos permite saber directamente si cuando hay un aumento en la manifestación de un comportamiento en un individuo, este viene acompañado de un aumento en su pareja

también. El análisis tomó en cuenta las muestras de ambas etapas en conjunto dado que la correlación en la pareja es alta en ambas instancias. Para la correlación se usó la función `cor.test` del paquete de R “stats”.

Para la latencia al primer acercamiento se analizó un total de 61 parejas, 47 para la latencia al primer acercamiento a un radio de 5 metros del intruso, 62 para el tiempo de permanencia dentro de un radio de 5 metros, 60 para el tiempo total de permanencia sobre el nido y 62 para el número de vuelos sobre el *decoy*.

RESULTADOS

Comparación entre sexos y entre etapas reproductivas

En la latencia al primer acercamiento al intruso no se observaron diferencias entre sexos en ninguna de las 2 etapas de registro (Fig.3 a, b). Las hembras no mostraron diferencias entre estaciones en el tiempo de aproximación al intruso, mientras en los machos la latencia de acercamiento es menor durante la etapa fértil (Anexo Tabla 1).

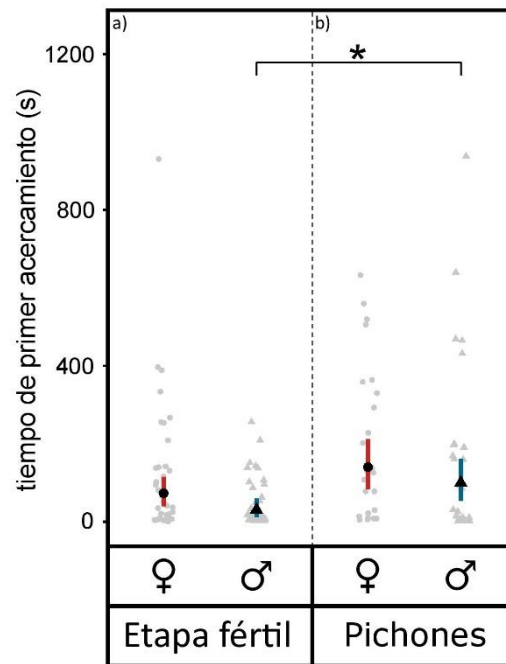


Figura 3. Comparación entre machos y hembras del tiempo al primer acercamiento al intruso durante (a) la etapa fértil (39 machos y 38 hembras), y (b) la etapa de pichones (25 machos y 25 hembras). Los puntos grises representan los datos brutos de cada grupo con sus respectivas medias e intervalos de credibilidad. El asterisco representa diferencias estadísticamente importantes entre los grupos señalados.

El tiempo de primer acercamiento de las hembras a un radio igual o menor a 5 metros del intruso fue significativamente mayor que el de los machos tanto durante la etapa fértil (Fig. 4a) como en la de pichones (Fig. 4b). Conforme avanza la estación reproductiva, tanto machos como hembras tardaron más en responder al intruso. En ambos sexos la latencia de aproximación a este radio aumento significativamente de una etapa a otra (Anexo Tabla 2).

Los machos pasaron un mayor porcentaje de tiempo que las hembras en un radio igual o menor a 5 metros del intruso en ambas etapas de la estación reproductiva (Fig. 4c, d). Sin embargo, hubo una reducción significativa de este tiempo para ambos sexos en la segunda etapa de muestreo (Anexo Tabla 3).

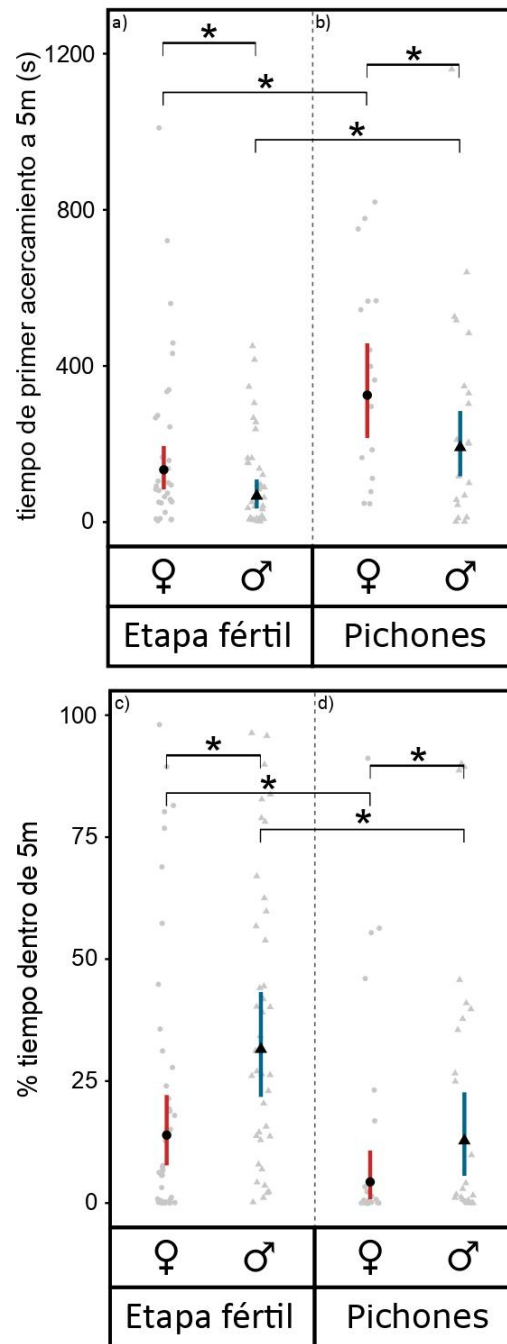


Figura 4. Comparación entre machos y hembras del tiempo de primer acercamiento a un radio igual o menor a 5 metros del intruso y porcentaje de tiempo de permanencia dentro de ese radio durante (a,c) la etapa fértil (38 machos y 32 hembras; 39 machos y 37 hembras, respectivamente) y (b) la etapa de pichones (22 machos y 16 hembras; 25 machos y 25 hembras, respectivamente). Los puntos grises representan los datos brutos de cada grupo con sus respectivas medias e intervalos de credibilidad. Los asteriscos representan diferencias significativas entre los grupos señalados.

No se encontraron diferencias entre machos y hembras en la proporción de tiempo en el cual los individuos permanecieron sobre el nido o en la proximidad del mismo (radio igual o menor a 2 metros) durante la etapa fértil (Fig. 5a) ni de pichones (Fig. 5b) cuando el intruso se hallaba en el territorio. Este comportamiento se mantiene similar ambos sexos entre ambas etapas de estudio (Anexo Tabla 4).

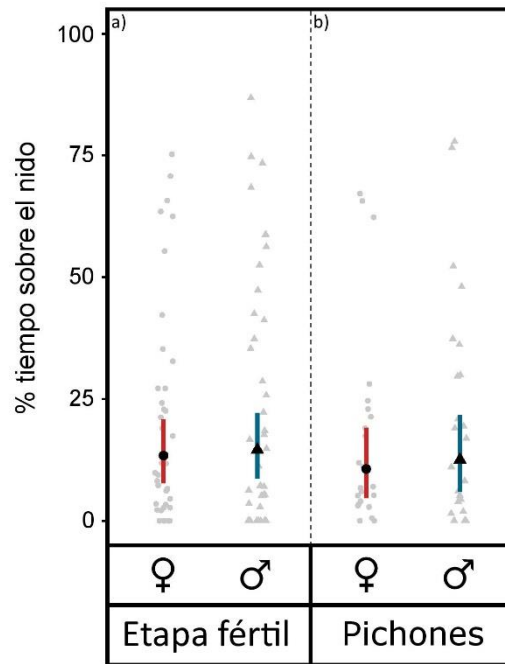


Figura 5. Comparación entre machos y hembras del porcentaje de tiempo que permanecieron sobre el nido o en su proximidad (a) durante la etapa fértil (39 machos y 37 hembras) y (b) la etapa de pichones (25 machos y 23 hembras). Los puntos grises representan los datos brutos de cada grupo con sus respectivas medias e intervalos de credibilidad.

Los machos volaron sobre el intruso una cantidad de veces mayor que las hembras en ambas etapas del estudio (Fig. 6a, b), pero no se observaron diferencias significativas en este comportamiento entre los individuos del mismo sexo entre las distintas etapas de la estación reproductiva (Anexo Tabla 5).

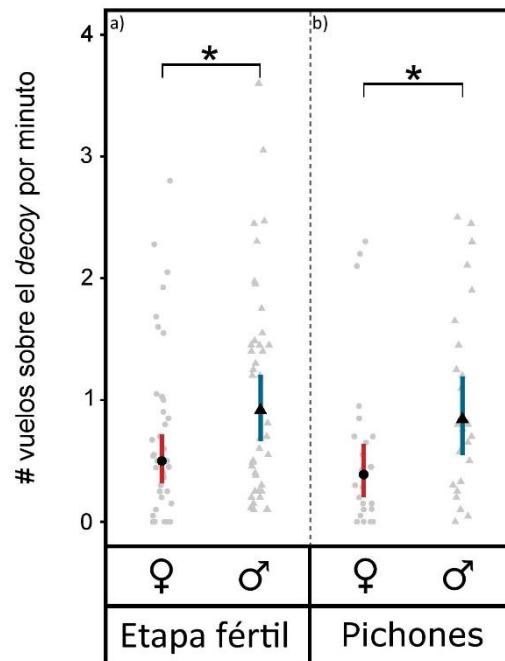


Figura 6. Comparación entre sexos del número de vuelos sobre el intruso por minuto durante (a) la etapa fértil (39 machos y 37 hembras) y (b) durante la etapa de pichones (25 machos y 25 hembras). Los puntos grises representan los datos brutos de cada grupo con sus respectivas medias e intervalos de credibilidad. Los asteriscos representan diferencias estadísticamente importantes entre los grupos señalados.

No se encontraron diferencias significativas en cuanto al número de vocalizaciones en conjunto por unidad de tiempo que la pareja realizó en conjunto en el paso de la etapa fértil a la de pichones (Fig. 7, Anexo Tabla 6).

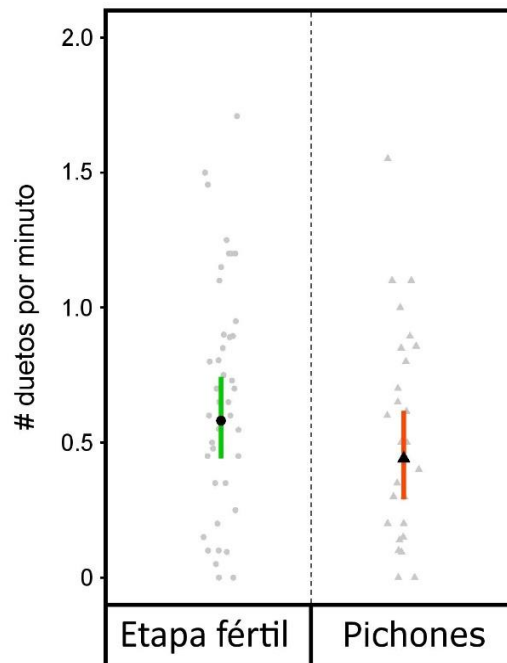


Figura 7. Comparación del número de duetos por minuto entre la etapa fértil (39 territorios) y la etapa de pichones (25 territorios). Los puntos grises representan los datos brutos de cada grupo con sus respectivas medias e intervalos de credibilidad.

Correlación dentro de la pareja

Se encontró una correlación positiva en los niveles de agresión exhibidos en ambos integrantes de la pareja de cada territorio para todos los parámetros analizados, es decir, machos que mostraron una mayor intensidad en sus interacciones agresivas tenían hembras más agresivas como pareja. Dicha relación se mantuvo en ambas etapas de este estudio (Fig. 8). Estas diferencias en las correlaciones son significativas, en cada comportamiento analizado el valor $p < 0.05$, y el coeficiente de Spearman de los comportamientos estudiados va desde 0,58 a 0,73.

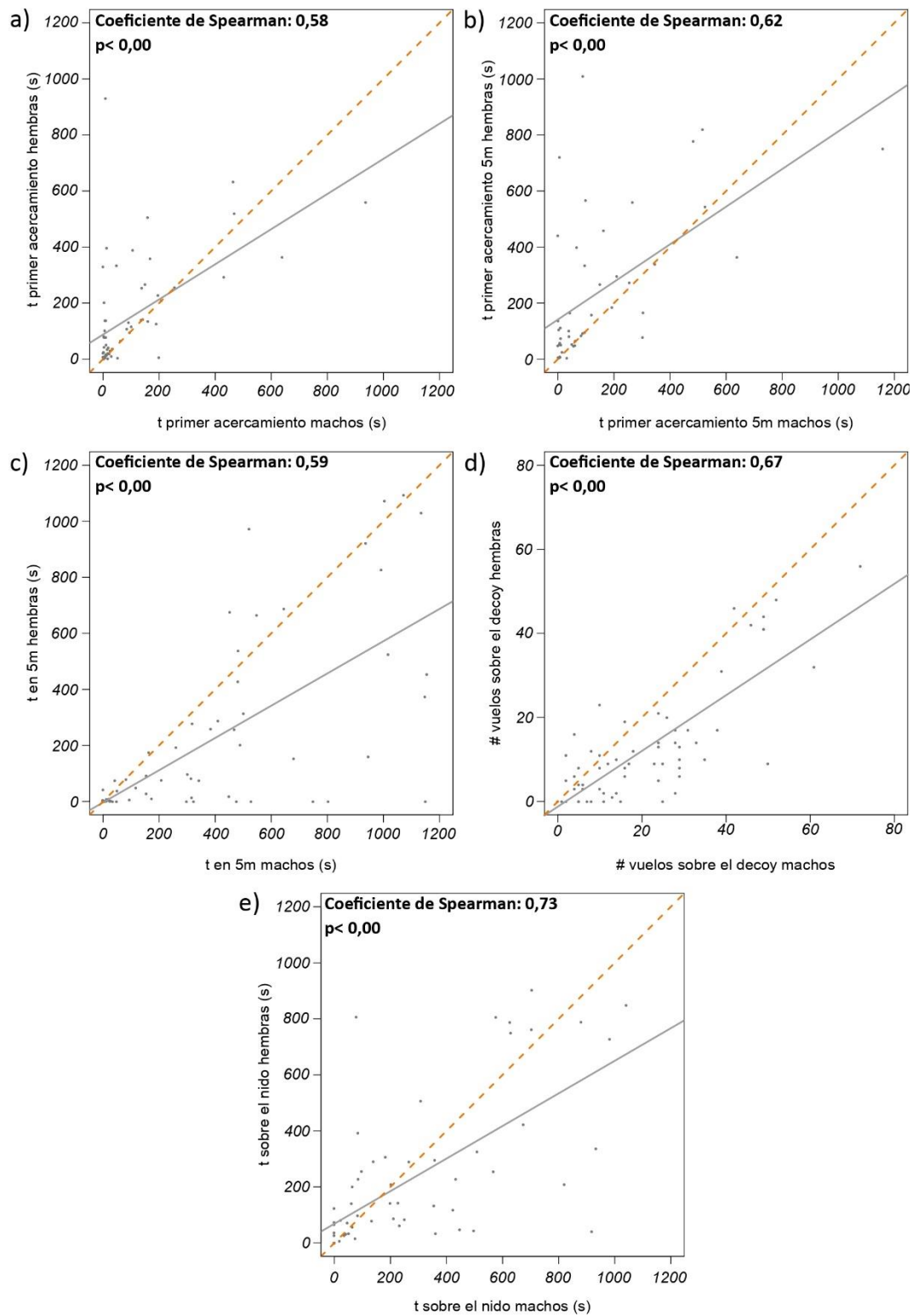


Figura 8. Correlación del comportamiento de los integrantes de la pareja para (a) tiempo de primer acercamiento al intruso (n=61), (b) tiempo de primer acercamiento a un radio de 5m del intruso (n=46), (c) porcentaje del tiempo permanente dentro de ese radio (n=62), (d) número de vuelos sobre el intruso (n=62) y (e) porcentaje de tiempo sobre el nido (n=60). Los puntos indican la intersección entre los individuos de la pareja de cada territorio. La línea naranja punteada representa un ajuste lineal teórico de pendiente 1 y la línea continua gris el ajuste lineal real de las muestras obtenidas. Cada imagen muestra su respectivo coeficiente de correlación de Spearman y su valor de significancia estadística.

DISCUSIÓN

En este trabajo mostramos que los machos de hornero exhiben mayores niveles de agresión territorial que las hembras ante un conspecífico como potencial intruso en ambas etapas reproductivas. A su vez, para ambos sexos se observa una disminución de los niveles de agresión conforme avanza la etapa fértil a la etapa de pichones. Por otra parte, se registró una alta correlación en la manifestación de este comportamiento entre los individuos de la pareja.

Diferencias sexuales en la defensa del territorio

El hornero es una especie donde la pareja exhibe un alta coordinación y equitatividad en su esfuerzo parental a lo largo de toda la estación reproductiva, desde la construcción del nido hasta el cuidado de los pichones (Massoni et al., 2012). Sin embargo, en lo que respecta a la defensa del territorio, los machos resultaron ser en general más agresivos que las hembras en ambas etapas reproductivas, mostrando menor tiempo de aproximación al intruso, mayor tiempo en su proximidad y número de vuelos sobre el mismo. En este sentido, diferencias sexuales en este comportamiento han sido descritas dentro de los suboscinos (Bard et al., 2002; Morton & Derrickson, 1996; Diniz et al., 2018). Este fenómeno puede verse ligado a la fácil disociación de la pareja y el rápido recambio una vez un individuo es desplazado del territorio (Fedy & Stutchbury, 2005). En especies donde la disolución de dicho vínculo es frecuente y el recambio se da de manera inmediata a la desaparición de uno de sus integrantes, los individuos tienden a mostrarse más agresivos ante intrusos del mismo sexo, lo que implica un conflicto de intereses dentro de la pareja y consecuente establecimiento de roles marcados en la misma para este comportamiento (Levin, 1996a, 1996b; Morton & Derrickson, 1996; Morton et al., 2000). Cuando el vínculo entre la pareja es sólido y esta dinámica de recambio es menos frecuente, la defensa territorial es un comportamiento cooperativo entre los individuos que la integran y equitativo ante cualquier conspecífico intruso sin importar su sexo, reflejo de un beneficio mutuo por la retención del territorio y la pareja, necesaria para asegurar su éxito reproductivo (Fedy & Stutchbury, 2005). Dado que en el hornero el vínculo entre los parentales es duradero y el recambio rápido de pareja no caracteriza a la especie (Fraga, 1980), sorprende la mayor intensidad de los machos en la defensa del territorio. A pesar de que la intensidad de las respuestas de las hembras fue en general menor que la de los machos, esta estuvo muy coordinada dentro de la pareja, es decir, machos más agresivos estaban asociados a hembras más agresivas, implicando participación y consecuente beneficio de ambos parentales por la exclusión del intruso, ya sea para prevenir el desplazamiento de su pareja o el suyo propio del territorio. Resultados

similares fueron descritos en el hormiguero ventriblanco (*Myrmeciza longipes*), otro suboscino neotropical (Fedy & Stutchbury, 2005), lo que sugiere que, al igual que ellos, para el hornero la defensa del territorio está muy ligada a la retención de la pareja y la conservación de su vínculo.

Las diferencias comportamentales entre sexos son reflejo de los costos que representan en el *fitness* de los individuos (Brunton, 1988), como un mayor peligro a ser dañado (Kis et al., 2000). De esta manera, una de las razones por las cuales los machos se demostraron más proclives a reaccionar ante el intruso que las hembras puede deberse al estado reproductivo en el que se encontraban y los costos energéticos asociados a la producción de huevos y la puesta (Pierotti, 1981). La participación de la hembra en esta actividad durante la etapa pre puesta podría poner en riesgo el intento reproductivo en curso, por lo que se ve en la necesidad de reservarse y recuperarse para luego poder atender activamente a los pichones hasta el momento de su deserción (Quinard & Cézilly, 2012).

Por otro lado, el *decoy* utilizado en experimentos de intrusión territorial puede jugar un rol fundamental en la respuesta de los residentes. Experimentos de este tipo en el petirrojo europeo (*Erithacus rubecula*) ante intrusos tanto vivos como embalsamados mostraron que los residentes respondieron de manera más agresiva a aquellos *decoys* no vivos (Scriba & Goymann, 2008). La principal razón de esta diferencia se atribuye a su posición, los *decoys* embalsamados mostraban abiertamente la coloración naranja de su pecho, una señal típica de amenaza en la especie (Lack, 1965) mientras que los individuos vivos casi no adoptaron esta posición, por lo que generaron menores respuestas agresivas de los residentes del territorio. En este sentido, si bien el hornero es una especie en la que no existen diferencias entre sexos ni en su tamaño, coloración de su plumaje o canto (Diniz et al., 2016), la utilización de un único *decoy* y la falta de variación postural del intruso que podría interpretarse como variaciones en la intensidad de la amenaza que este representa podría potencialmente afectar los resultados registrados. Sin embargo, registros de interacciones agresivas en esta misma especie con individuos extraños vivos han obtenido resultados similares a los de este estudio en cuanto a los niveles de agresión manifestados por cada sexo (Diniz et al., 2018), por lo que esta tendencia comportamental se mantiene tanto bajo un estímulo realista como lo es un *decoy* vivo, como un estímulo estandarizado como lo es un *decoy* embalsamado.

Diferencias entre etapas de la estación reproductiva

La defensa del territorio es producto de la necesidad de la retención de los recursos que contiene y la intensidad de los riesgos que su pérdida representa en el éxito reproductivo de los individuos (Brown, 1964). En este contexto aquellos parentales que se involucren más en

esta tarea en momentos en los que por algún motivo la supervivencia de su progenie se vea en riesgo acreditarán una ventaja selectiva (Redondo & Carranza, 1989; Fedy & Stutchbury, 2005). El hornero demostró estar más involucrado en la defensa territorial durante la etapa fértil que en la etapa de cuidado de pichones. Si bien para algunos de los comportamientos registrados durante este estudio no se observaron diferencias significativas de una estación a otra, el descenso de actividad fue una tendencia claramente apreciable para cada uno de ellos.

Los compromisos parentales pueden estar jugando un factor fundamental en la manifestación de la agresión territorial durante la etapa de pichones, ya que atender el nido resulta una actividad muy demandante, teniendo en cuenta que el requerimiento alimenticio de los pichones aumenta a medida crecen y los parentales pueden alcanzar rangos de visitas con alimento a los nidos de hasta 9 veces por hora para un pichón avanzado (Fraga, 1980; Fedy & Stutchbury, 2005).

Estudios de cambio en la agresión territorial a lo largo de la estación reproductiva han documentado un aumento en la intensidad de dicho comportamiento conforme esta avanza, donde 2 principales hipótesis han sido propuestas para explicar este fenómeno: por un lado, pichones en estadios avanzados son un mejor blanco ante riesgos externos, ya sea porque son más conspicuos o porque representan un recurso alimenticio más importante para sus depredadores (Greig-Smith, 1980); por otro esta variación puede reflejar un incremento en el valor reproductivo de la progenie para sus parentales dado que las posibilidades de éxito al realizar una nueva puesta en fases avanzadas de la estación reproductiva para suplir la pérdida de la anterior son reducidas (Barash, 1975; Andersson et al., 1980; Redondo & Carranza, 1989). Sin embargo, la identidad del intruso puede estar jugando un rol clave en la reacción de los residentes, ya que sus intereses así como el tipo de amenaza que el tercero representa cambian de una estación a otra. Una mayor intensidad en la defensa en la etapa fértil puede ser resultado de un mayor valor del territorio en ese momento, cuando el riesgo de perder el esfuerzo invertido en la construcción del nido, considerando que cuenta en promedio con una masa de 80 veces más que la de los individuos que lo construyen (Massoni et al., 2012) representa la pérdida de un lugar seguro donde realizar la puesta y poder asegurar un ambiente adecuado y seguro para el correcto desarrollo y supervivencia de la progenie (Shibuya et al., 2015). El conspecífico utilizado como intruso en este estudio actúa como una amenaza al territorio como recurso y no directamente sobre la integridad física de los individuos en el nido. Siendo así, la presencia de un conspecífico intruso en el territorio en la etapa de cuidado de pichones ya no es una amenaza tan inminente como solía serlo a comienzos de la estación reproductiva. Durante la etapa fértil el riesgo de ser expulsado del

territorio cuando se está a punto de realizar la puesta o al poco tiempo de haber ocurrido implicaría la pérdida de la futura progenie y por ende de la estación reproductiva en curso. Sin embargo, durante la etapa de cuidado de pichones, ya es demasiado tarde siquiera para asegurar el éxito reproductivo del intruso aunque haya logrado desplazar a los residentes del territorio en juego. A su vez, la defensa del territorio es un comportamiento altamente conspicuo, por lo que su manifestación durante la presencia de los pichones en el nido podría poner en riesgo su supervivencia advirtiéndolo su presencia a potenciales depredadores (Fedy & Stutchbury, 2005). De hecho, aquellos comportamientos que se mantuvieron prácticamente constantes en su intensidad a lo largo de la estación reproductiva fueron el número de duetos emitidos y el tiempo de permanencia sobre el nido, dos comportamientos que *a priori* no representan una amenaza directa al intruso, que pueden ser llevados a cabo de manera más pasiva para no alertar otras amenazas de la presencia de pichones en el nido.

Coordinación en la pareja

Existe una fuerte coordinación que pone en evidencia a la defensa territorial como un comportamiento cooperativo, resultando en un factor no menor en la dinámica de pareja de esta especie. Comportamientos temporalmente coordinados señalan la necesidad de manifestarse en conjunto con el fin de atender propósitos comunes de los que ambos individuos se ven beneficiados, como asegurar la retención del territorio y sus recursos, la permanencia propia y de la pareja en él, como protección mutua ante peligros externos (Hall, 2000; Sunde & Bølstad, 2004; Logue, 2005; Mainwaring & Griffith, 2013).

La defensa cooperativa contribuye a incrementar el *fitness* de la pareja si la posibilidad de tener éxito en un intento reproductivo que ya está en proceso se ve comprometida (Logue & Gammon, 2004); la retención de la pareja es determinante para garantizar la subsistencia de la progenie (Forstmeier et al., 2002) o su colaboración es clave para asegurar la posesión de recursos valiosos para asegurar la puesta y desarrollo de la progenie (Ippi et al., 2017).

Diversos mecanismos pueden estar actuando como impulsor de comportamientos cooperativos. Estudios en otras especies de suboscinos han propuesto que la cooperación entre individuos puede actuar como un mecanismo de defensa de recursos con el potencial de asegurar la supervivencia de la progenie (Kolloff & Mennill, 2013; Ippi et al., 2017) o protección mutua en la pareja en contextos donde el otro se encuentra expuesto a ser dañado (Fedy & Stutchbury, 2005). Ambas parecen ser posibilidades viables en el hornero. En una especie como esta, territorial todo el año y donde todas las tareas reproductivas se reparten en la misma medida (Massoni et al., 2012), la posesión de un lugar apropiado donde construir un nido tan elaborado resulta invaluable para la supervivencia de la progenie, resulta factible

que ambos individuos participen en su cuidado a modo de prevenir poner en riesgo el intento reproductivo en curso. De la misma forma, cuidar de la pareja y evitar que la misma resulte dañada en eventos de exposición y riesgo como un encuentro territorial puede ser determinante en el éxito reproductivo de la pareja. Estudios de remoción de un parental en la urraca común (*Pica pica*), una especie en la que el cuidado parental es equitativamente repartido ha demostrado una reducción importante en la supervivencia de la progenie (Dunn & Hannon, 1989), por lo que esta parece una explicación plausible en el hornero dada su gran necesidad de cuidado biparental.

En una especie socialmente monógama cuyos vínculos entre parentales pueden mantenerse por varias estaciones reproductivas consecutivas (Fraga, 1980) y posee bajos niveles de paternidad extrapareja (Diniz et al., 2018) como esta, la coordinación puede verse ligada al tiempo que los mismos han permanecido juntos, explicado por un incremento en la familiaridad de la pareja, capaz de repercutir su coordinación y cooperación (Sánchez-Macouzet et al., 2014). Estos factores pueden actuar sobre caracteres como el momento de la puesta (Van De Pol et al., 2006), sincronización y división de las tareas reproductivas (Spoon et al., 2006), defensa del territorio y protección mutua ante depredadores (Mainwaring & Griffith, 2013), e incluso impulsarse mutuamente a evocar más recursos y mayor compromiso al cuidado de la progenie (Servedio et al., 2013). Sin embargo, en este trabajo no se hizo un seguimiento de la duración del vínculo de las parejas muestreadas y su influencia sobre su éxito reproductivo, por lo que *a priori* no se puede atribuir que este sea un factor que afecte la coordinación en esta especie, lo que sugiere que más estudios sobre este tema son necesarios para testear esta hipótesis.

CONCLUSIÓN

Este trabajo es uno de los primeros en estudiar las características de la agresión territorial en el hornero y registrar dimorfismo sexual en algún carácter dentro de la especie.

Nuestros resultados muestran que la agresión territorial es un comportamiento altamente coordinado que se expresa con distinta intensidad dentro de la pareja y se encuentra sometido a factores temporales que lo regulan en la estación reproductiva. Estudios de este tipo en especies monógamas y monomórficas que defienden territorio todo el año son escasos y, dado que este es el primer comportamiento registrado en el cual se observan diferencias entre sexos en esta especie, su dinámica pone al hornero como un modelo interesante para futuros estudios en cuanto al rol que cumple la agresión territorial en la pareja como posible mediador de procesos como la selección de sexual, su coordinación a largo plazo y potencial impacto sobre el éxito reproductivo.

ANEXOS

Tabla 1. Fuentes de variación en el tiempo de primer acercamiento al intruso. Entre los factores fijos contemplados en el modelo utilizado se incluye el sexo (hembra o macho), etapa reproductiva (fétil o pichones), la interacción entre ellos y la hora del día (hora a la que fue realizada la simulación de intrusión territorial). La pareja fue incluida como factor aleatorio. En la tabla se representa cada factor con su respectivo intervalo de credibilidad (CrI) de 95%. Se interpretó como diferencia significativa a aquellos grupos cuyo intervalo de credibilidad no abarca el 0.

Tiempo de primer acercamiento	
Factores fijos	95% CrI
Referencia	5,84 (-2,63; 14,44)
Sexo	-2,99 (-4,97; -1,03)
Etapa reproductiva	3,29 (-0,22; 6,78)
Sexo x etapa reproductiva	1,16 (-1,90; 4,16)
Hora del día	0,26 (-0,58; 1,10)
Factores aleatorios	95% CrI
Identidad de la pareja	26,64 (20,48; 33,97)
Varianza residual	17,92 (14,09; 23,63)

Tabla 2. Fuentes de variación en el tiempo de primer acercamiento a 5 metros al intruso. Entre los factores fijos contemplados en el modelo utilizado se incluye el sexo (hembra o macho), etapa reproductiva (fétil o pichones), la interacción entre ellos y la hora del día (hora a la que fue realizada la simulación de intrusión territorial). La identidad de la pareja fue incluida como factor aleatorio. En la tabla se representa cada factor con su respectivo intervalo de credibilidad (CrI) de 95%. Se interpretó como diferencia significativa a aquellos grupos cuyo intervalo de credibilidad no abarca el 0.

Tiempo de primer acercamiento a los 5m	
Factores fijos	95% CrI
Referencia	8,58 (-0,69; 17,84)
Sexo	-3,41 (-5,75; -1,10)
Etapa reproductiva	6,41 (2,31; 10,53)
Sexo x etapa reproductiva	-0,74 (-4,78; 3,26)
Hora del día	0,30 (-0,60; 1,20)
Factores aleatorios	95% CrI
Identidad de la pareja	26,96 (20,30; 35,76)
Varianza residual	22,71 (17,46; 30,30)

Tabla 3. Fuentes de variación en el porcentaje de tiempo dentro de los 5 metros. Entre los factores fijos contemplados en el modelo utilizado se incluye el sexo (hembra o macho), etapa reproductiva (fétil o pichones) y la interacción entre ellos y la hora del día (hora a la que fue realizada la simulación de intrusión territorial). La identidad de la pareja fue incluida como factor aleatorio. En la tabla se representa cada factor con su respectivo intervalo de credibilidad (CrI) de 95%. Se interpretó como diferencia significativa a aquellos grupos cuyo intervalo de credibilidad no abarca el 0.

% tiempo dentro de los 5m	
Factores fijos	95% CrI
Referencia	0,58 (0,20; 0,96)
Sexo	0,19 (0,11; 0,26)
Etapa reproductiva	-0,16 (-0,32; -0,01)
Sexo x etapa reproductiva	-0,04 (-0,16; 0,08)
Hora del día	-0,02 (-0,06; 0,02)
Factores aleatorios	95% CrI
Identidad de la pareja	0,06 (0,05; 0,08)
Varianza residual	0,03 (0,02; 0,04)

Tabla 4. Fuentes de variación en el porcentaje de tiempo de permanencia sobre el nido. Entre los factores fijos contemplados en el modelo utilizado se incluye el sexo (hembra o macho), etapa reproductiva (fétil o pichones) y la interacción entre ellos y la hora del día (hora a la que fue realizada la simulación de intrusión territorial). La identidad de la pareja fue incluida como factor aleatorio. En la tabla se representa cada factor con su respectivo intervalo de credibilidad (CrI) de 95%. Se interpretó como diferencia significativa a aquellos grupos cuyo intervalo de credibilidad no abarca el 0.

% tiempo sobre el nido	
Factores fijos	95% CrI
Referencia	0,22 (-0,14; 0,59)
Sexo	0,02 (-0,05; 0,09)
Etapa reproductiva	-0,04 (-0,18; 0,10)
Sexo x etapa reproductiva	0,01 (-0,10; 0,12)
Hora del día	0,01 (-0,02; 0,05)
Factores aleatorios	95% CrI
Identidad de la pareja	0,05 (0,04; 0,07)
Varianza residual	0,02 (0,02; 0,03)

Tabla 5. Fuentes de variación en el número de vuelos sobre el decoy por minuto. Entre los factores fijos contemplados en el modelo utilizado se incluye el sexo (hembra o macho), etapa reproductiva (fétil o pichones) y la interacción entre ellos y la hora del día (hora a la que fue realizada la simulación de intrusión territorial). La identidad de la pareja fue incluida como factor aleatorio. En la tabla se representa cada factor con su respectivo intervalo de credibilidad (CrI) de 95%. Se interpretó como diferencia significativa a aquellos grupos cuyo intervalo de credibilidad no abarca el 0.

# vuelos sobre el decoy/min	
Factores fijos	95% CrI
Referencia	0,93 (0,34; 1,52)
Sexo	0,25 (0,15; 0,35)
Etapa reproductiva	-0,08 (-0,31; 0,14)
Sexo x etapa reproductiva	0,04 (-0,12; 0,21)
Hora del día	-0,02 (-0,08; 0,03)
Factores aleatorios	95% CrI
Identidad de la pareja	0,14 (0,12; 0,17)
Varianza residual	0,05 (0,04; 0,07)

Tabla 6. Fuentes de variación en el número de duetos por minuto. Entre los factores fijos contemplados en el modelo utilizado se incluye la etapa reproductiva (fétil o pichones) y la hora del día (hora a la que fue realizada la simulación de intrusión territorial). En la tabla se representa cada factor con su respectivo intervalo de credibilidad (CrI) de 95%. Se interpretó como diferencia significativa a aquellos grupos cuyo intervalo de credibilidad no abarca el 0.

# duetos/min.	
Factores fijos	95% CrI
Referencia	0,77 (0,34; 1,21)
Sexo	---
Etapa reproductiva	-0,10 (-0,26; 0,06)
Sexo x etapa reproductiva	---
Hora del día	-0,00 (-0,04; 0,04)
Factores aleatorios	95% CrI
Identidad de la pareja	---
Varianza residual	0,10 (0,10; 0,10)

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adreani, N. M., Goymann, W., & Montesana, L. (2018). *Not one hormone or another: Aggression differentially affects progesterone and testosterone in a South American ovenbird. Hormones and behavior, 105*, 104-109.
- Andersson, M., Wiklund, C. G., & Rundgren, H. (1980). Parental defence of offspring: A model and an example. *Animal Behaviour, 28*(2), 536-542.
- Appleby, B. M., Yamaguchi, N., Johnson, P. J., & Macdonald, D. W. (1999). Sex-specific territorial responses in Tawny Owls *Strix aluco*. *Ibis, 141*(1), 91-99.
- Barash, D. P. (1975). Evolutionary aspects of parental behavior: Distraction behavior of the alpine accentor. *The Wilson Bulletin, 367-373*.
- Bard, S. C., Hau, M., Wikelski, M., & Wingfield, J. C. (2002). Vocal distinctiveness and response to conspecific playback in the spotted antbird, a neotropical suboscine. *The Condor, 104*(2), 387.
- Bart, J., & Tornes, A. (1989). Importance of monogamous male birds in determining reproductive success. *Behavioral Ecology and Sociobiology, 24*(2), 109-116.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2014). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *ArXiv Preprint ArXiv:1406.5823*.
- Birkhead, T. R., Atkin, L., & Møller, A. P. (1987). Copulation behaviour of birds. *Behaviour, 101-138*.
- Brown, J. L. (1964). The evolution of diversity in avian territorial systems. *The Wilson Bulletin, 160-169*.
- Brunton, D. H. (1988). Energy expenditure in reproductive effort of male and female Killdeer (*Charadrius vociferus*). *The Auk, 105*(3), 553-564.
- Bukacińska, M., & Bukaciński, D. (1994). Seasonal and Diurnal Changes in Aggression and Territory Size in the Black-headed Gull (*Larus ridibundus* L.) on Islands in the Middle Reaches of the Vistula River. *Ethology, 97*(4), 329-339.
- Côté, S. D. (2000). Aggressiveness in king penguins in relation to reproductive status and territory location. *Animal Behaviour, 59*(4), 813-821.
- Diniz, P., da Silva, E. F., Webster, M. S., & Macedo, R. H. (2018). Duetting behavior in a Neotropical ovenbird: Sexual and seasonal variation and adaptive signaling functions. *Journal of Avian Biology, 49*(4), jav-01637.
- Diniz, P., Ribeiro, P. H., Rech, G. S., & Macedo, R. H. (2016). Monochromatism, cryptic sexual dimorphism and lack of assortative mating in the Rufous Hornero, *Furnarius rufus albogularis*. *Emu-Austral Ornithology, 116*(3), 294-300.
- Dowling, J., & Webster, M. S. (2015). An experimental test of duet function in a fairy-wren (*Malurus*) with moderate cuckoldry rates. *Behavioral Ecology, 27*(1), 228-236.
- Duckworth, R. A. (2006). Behavioral correlations across breeding contexts provide a mechanism for a cost of aggression. *Behavioral Ecology, 17*(6), 1011-1019.

- Dunn, P. O., & Hannon, S. J. (1989). Evidence for obligate male parental care in black-billed magpies. *The Auk*, 106(4), 635–644.
- Fedy, B. C., & Stutchbury, B. J. (2005). Territory defence in tropical birds: Are females as aggressive as males? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 58(4), 414–422.
- Forstmeier, W., Kempenaers, B., Meyer, A., & Leisler, B. (2002). A novel song parameter correlates with extra-pair paternity and reflects male longevity. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1499), 1479–1485.
- Fraga, R. M. (1980). The breeding of rufous horneros (*Furnarius rufus*). *The Condor*, 82(1), 58–68.
- Freed, L. A. (1986). Territory takeover and sexually selected infanticide in tropical house wrens. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19(3), 197–206.
- Garcia, J. T., & Arroyo, B. E. (2002). Intra-and interspecific agonistic behaviour in sympatric harriers during the breeding season. *Animal Behaviour*, 64(1), 77–84.
- Gelman, A. (2011). arm: Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models. [Http://Cran. r-Project. Org/Web/Packages/Arm](http://cran.r-project.org/Web/Packages/Arm).
- Gottfried, B. M. (1979). Anti-predator aggression in birds nesting in old field habitats: An experimental analysis. *The Condor*, 81(3), 251–257.
- Gowaty, P. A., & Wagner, S. J. (1988). Breeding season aggression of female and male eastern bluebirds (*Sialia sialis*) to models of potential conspecific and interspecific egg dumpers. *Ethology*, 78(3), 238–250.
- Greenberg, R., & Gradwohl, J. (1983). Sexual roles in the dot-winged antwren (*Microrhopias quixensis*), a tropical forest passerine. *The Auk*, 100(4), 920–925.
- Greig-Smith, P. W. (1980). Parental investment in nest defence by stonechats (*Saxicola torquata*). *Animal Behaviour*, 28(2), 604–619.
- Griffiths, R., Double, M. C., Orr, K., & Dawson, R. J. G. (1998). A DNA test to sex most birds. *Molecular Ecology*, 7(8), 1071–1075.
- Gwinner, E., Rödl, T., & Schwabl, H. (1994). Pair territoriality of wintering stonechats: Behaviour, function and hormones. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 34(5), 321–327.
- Hagelin, J. C. (2002). The kinds of traits involved in male—male competition: A comparison of plumage, behavior, and body size in quail. *Behavioral Ecology*, 13(1), 32–41.
- Hall, M. L. (1999). The importance of pair duration and biparental care to reproductive success in the monogamous Australian magpie-lark. *Australian Journal of Zoology*, 47(5), 439–454.
- Hall, M. L. (2000). The function of duetting in magpie-larks: Conflict, cooperation, or commitment? *Animal Behaviour*, 60(5), 667–677.
- Hall, M. L. (2004). A review of hypotheses for the functions of avian duetting. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55(5), 415–430.
- Hall, M. L., & Peters, A. (2008). Coordination between the sexes for territorial defence in a duetting fairy-wren. *Animal Behaviour*, 76(1), 65–73.
- Ippi, S., van Dongen, W. F., Lazzoni, I., & Vásquez, R. A. (2017). Shared territorial defence in the suboscine *Aphrastura spinicauda*. *Emu-Austral Ornithology*, 117(1), 97–102.

- King, J. A. (1973). The ecology of aggressive behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4(1), 117–138.
- Kis, J., Liker, A., & Szekely, T. (2000). Nest defence by lapwings: Observations on natural behaviour and an experiment. *ARDEA-WAGENINGEN*-, 88(2), 155–163.
- Koloff, J., & Mennill, D. J. (2013). The responses of duetting antbirds to stereo duet playback provide support for the joint territory defence hypothesis. *Ethology*, 119(6), 462–471.
- Korner-Nievergelt, F., Roth, T., Von Felten, S., Guélat, J., Almasi, B., & Korner-Nievergelt, P. (2015). *Bayesian data analysis in ecology using linear models with R, BUGS, and Stan*. Academic Press.
- Lack, D. L. (1965). *The life of the robin*. Collins.
- Laje, R., & Mindlin, G. B. (2003). Highly structured duets in the song of the South American hornero. *Physical Review Letters*, 91(25), 258104.
- Langmore, N. E. (1998). Functions of duet and solo songs of female birds. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(4), 136–140.
- Levin, R. N. (1996a). Song behaviour and reproductive strategies in a duetting wren, *Thryothorus nigricapillus*: I. Removal experiments. *Animal Behaviour*, 52(6), 1093–1106.
- Levin, R. N. (1996b). Song behaviour and reproductive strategies in a duetting wren, *Thryothorus nigricapillus*: II. Playback experiments. *Animal Behaviour*, 52(6), 1107–1117.
- Logue, D. M. (2005). Cooperative defence in duet singing birds. *Cognition, Brain, Behavior*.
- Logue, D. M., & Gammon, D. E. (2004). Duet song and sex roles during territory defence in a tropical bird, the black-bellied wren, *Thryothorus fasciatoventris*. *Animal Behaviour*, 68(4), 721–731.
- Lorenz, K. (1998). *Sobre la agresión: El pretendido mal*. Siglo xxi.
- Mainwaring, M. C., & Griffith, S. C. (2013). Looking after your partner: Sentinel behaviour in a socially monogamous bird. *PeerJ*, 1, e83.
- Marler, C. A., & Moore, M. C. (1991). Supplementary feeding compensates for testosterone-induced costs of aggression in male mountain spiny lizards, *Sceloporus jarrovi*. *Animal Behaviour*, 42(2), 209–219.
- Marreis, Í. T., & Sander, M. (2006). Preferência ocupacional de ninhos de João-de-barro (*Furnarius rufus*, Gmelin) entre área urbanizada e natural. *Biodiversidade Pampeana*, 4(1).
- Massoni, V., Reboreda, J. C., López, G. C., & Aldatz, M. F. (2012). High coordination and equitable parental effort in the Rufous Hornero. *The Condor*, 114(3), 564–570.
- Møller, A. P. (1987). Intraspecific nest parasitism and anti-parasite behaviour in swallows, *Hirundo rustica*. *Animal Behaviour*, 35(1), 247–254.
- Morton, E. S., & Derrickson, K. C. (1996). Song ranging by the dusky antbird, *Cercomacra tyrannina*: Ranging without song learning. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 39(3), 195–201.
- Morton, E. S., Derrickson, K. C., & Stutchbury, B. J. (2000). Territory switching behavior in a sedentary tropical passerine, the Dusky Antbird (*Cercomacra tyrannina*). *Behavioral Ecology*, 11(6), 648–653.

- Pierotti, R. (1981). Male and female parental roles in the Western Gull under different environmental conditions. *The Auk*, 98(3), 532–549.
- Quinard, A., & Cézilly, F. (2012). Sex roles during conspecific territorial defence in the Zenaida dove, *Zenaida aurita*. *Animal Behaviour*, 83(1), 47–54.
- R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation 530 for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Redondo, T., & Carranza, J. (1989). Offspring reproductive value and nest defense in the magpie (*Pica pica*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 25(5), 369–378.
- Roper, J. J. (2005). Sexually distinct songs in the duet of the sexually monomorphic Rufous Hornero. *Journal of Field Ornithology*, 76(3), 234–237.
- Rosvall, K. A. (2011). Cost of female intrasexual aggression in terms of offspring quality: A cross-fostering study. *Ethology*, 117(4), 332–344.
- Sánchez-Macouzet, O., Rodríguez, C., & Drummond, H. (2014). Better stay together: Pair bond duration increases individual fitness independent of age-related variation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1786), 20132843.
- Sandell, M. I., & Smith, H. G. (1997). Female aggression in the European starling during the breeding season. *Animal Behaviour*, 53(1), 13–23.
- Scriba, M., & Goymann, W. (2008). The decoy matters! Hormonal and behavioural differences in the reaction of territorial European robins towards stuffed and live decoys. *General and Comparative Endocrinology*, 155(3), 511–516.
- Servedio, M. R., Price, T. D., & Lande, R. (2013). Evolution of displays within the pair bond. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1757), 20123020.
- Shibuya, F. L., Braga, T. V., & Roper, J. J. (2015). The Rufous Hornero (*Furnarius rufus*) nest as an incubation chamber. *Journal of Thermal Biology*, 47, 7–12.
- Sonnenschein, E., & Reyer, H.-U. (1983). Mate-Guarding and other Functions of Antiphonal Duets in the Slate-coloured Boubou (*Laniarius funebris*) 1. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 63(2–3), 112–140.
- Spoon, T. R., Millam, J. R., & Owings, D. H. (2006). The importance of mate behavioural compatibility in parenting and reproductive success by cockatiels, *Nymphicus hollandicus*. *Animal Behaviour*, 71(2), 315–326.
- Sunde, P., & Bølstad, M. S. (2004). A telemetry study of the social organization of a tawny owl (*Strix aluco*) population. *Journal of Zoology*, 263(1), 65–76.
- Van De Pol, M., Heg, D., Bruinzeel, L. W., Kuijper, B., & Verhulst, S. (2006). Experimental evidence for a causal effect of pair-bond duration on reproductive performance in oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *Behavioral Ecology*, 17(6), 982–991.
- Vaurie, C., & Vuilleumier, F. (1980). *Taxonomy and geographical distribution of the Furnariidae (Aves, Passeriformes)*. *Bulletin of the AMNH*; v. 166, article 1.
- Viera, V. M., Viblanc, V. A., Filippi-Codaccioni, O., Côté, S. D., & Groscolas, R. (2011). Active territory defence at a low energy cost in a colonial seabird. *Animal Behaviour*, 82(1), 69–76.
- Wickler, W. (1980). Vocal dueting and the pair bond: I. coyness and partner commitment. A hypothesis. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 52(2), 201–209.

CONTRIBUCIONES

Resultados preliminares de este trabajo fueron presentados en la Primera Reunión de Biología del Comportamiento del Cono Sur en la Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina (agosto, 2017) en modalidad poster bajo el nombre “Agresión territorial en horneros: comparación entre sexos en dos periodos de la estación reproductiva” por Ernesto Guedes, Enzo Cavalli, Nicolás M. Adreani, Bettina Tassino y Lucia Montesana.

Los datos recopilados en este estudio fueron utilizados para una publicación académica (manuscrito actualmente en revisión por la revista Behavioural Ecology and Social Biology) titulado “Defending as a unit: sex- and context-dependent aggressiveness in a duetting bird” por Nicolás M. Adreani, Maria Moiron, Ernesto Guedes, Enzo Cavalli, Bettina Tassino y Lucia Montesana.