

**TESINA PARA OPTAR POR EL GRADO DE
LICENCIADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**Efecto de la temperatura del nido sobre el comportamiento y éxito
de incubación de *Furnarius rufus***

Felipe Hourcade

Orientadora:

Dra. Sabrina Clavijo Baquet

Co-orientadora:

Dra. Matilde Alfaro

Laboratorio de ejecución:

Sección Etología, Facultad de Ciencias (UdelaR)

..... 2024

Índice

1. Resumen	3
2. Introducción	5
3. Hipótesis y predicciones.....	11
4. Objetivos	12
Objetivo general.....	12
Objetivos específicos	12
5. Materiales y Métodos.....	12
Sitio de Muestreo	12
Diseño de muestreo	13
Temperatura del nido, incubación y ambiental.....	14
Determinación de sincronía de eclosión	15
6. Análisis de datos.....	16
Relación temperatura ambiental y temperatura del nido	16
Comportamiento de incubación	16
Éxito de eclosión.....	18
Sincronía	18
7. Resultados.....	18
Temperatura ambiental y temperatura del nido	19
Comportamiento de incubación	22
Éxito de eclosión.....	26
Sincronía	28
8. Discusión	28
Comportamiento de incubación	30
Éxito de eclosión.....	32
Sincronía	33
9. Limitaciones.....	33
10. Conclusiones	34
11. Bibliografía	36

1. Resumen

El éxito reproductivo y adecuación biológica de los organismos está limitado por restricciones en su diseño y la capacidad de asignar tiempo y energía a distintas funciones como sobrevivencia y reproducción. La fisiología ecológica y evolutiva intenta explicar cómo los organismos enfrentan los desafíos ambientales, teniendo en cuenta estas restricciones y compromisos. En las aves, la incubación es un momento crítico donde los padres deben invertir tiempo y energía en mantener condiciones óptimas para el desarrollo de su progenie, comprometiendo así su sobrevivencia. La mayoría de los estudios en incubación de aves han sido realizados en especies del hemisferio norte, de altas latitudes, o animales de granja. El hornero (*Furnarius rufus*) es una especie residente de Sudamérica, que anida en un domo cerrado, construido mayormente con barro. Dichas características lo hacen un modelo ideal para entender la diversidad de estrategias conductuales y fisiológicas frente a los desafíos ambientales, como por ejemplo la temperatura ambiental. En esta tesis se estudió, el efecto de la temperatura ambiental sobre el comportamiento de incubación y el éxito de eclosión de *Furnarius rufus* a lo largo de su temporada reproductiva. Para esto, se monitoreó la temperatura dentro del nido (n=23), la temperatura ambiental, la sincronía y éxito de incubación de la camada, durante la temporada reproductiva entre setiembre y diciembre de 2023. Se registró de manera continua y simultánea las temperaturas de incubación y del nido (> 60 días). Se ajustaron modelos lineales generalizados para determinar los efectos de la temperatura ambiental, fecha, hora y ubicación del nido sobre el comportamiento y éxito de la incubación. Se encontró que la temperatura del nido fue más variable que la temperatura ambiental, si bien ésta fue el principal determinante de la temperatura dentro de los nidos. A finales de la temporada reproductiva, los nidos presentaron por mayor tiempo temperaturas dentro de los valores de incubación. La temperatura ambiental, la fecha, y la hora fueron los principales determinantes del comportamiento de la incubación. En este sentido, a mayores temperaturas ambientales, menor fue

la probabilidad de observar a los padres incubando. Entonces, el nido no es una incubadora natural que funcione de manera continua durante todo el día, pero sí por intervalos de tiempo cada vez más amplios hacia el final de la temporada. El nido no actuó como un buffer térmico frente a la variación del ambiente, ya que la temperatura de la cámara de incubación fue igual a la ambiental durante la noche y mayor durante el día. Los padres respondieron conductualmente a esta variación térmica dentro del nido, cambiando la frecuencia en sus turnos de incubación. Por todo lo anterior, esta tesis brinda nueva y relevante información que permite avanzar en el conocimiento sobre el origen evolutivo de un nido tan particular como el del hornero.

2. Introducción

Los organismos están limitados en su capacidad para obtener energía y materia del ambiente (Verhulst, 1838), y por los compromisos en su asignación de al crecimiento, mantenimiento o reproducción (Fisher 1930). El estudio de los compromisos entre la reproducción y el mantenimiento han sido esenciales para entender la evolución de los rasgos de historia de vida, y es una de las preguntas fundamentales de la fisiología ecológica. En esta disciplina, se intenta dilucidar las decisiones que toman los organismos frente a cambios ambientales, donde se asume que la selección favorecerá aquellos esfuerzos reproductivos que no comprometan la sobrevivencia de los adultos (Lessells 1991; Roff 1992; Stearns, 1992). En las especies donde los progenitores deben mantener condiciones óptimas para permitir el desarrollo de sus crías, la elección del lugar de cría es clave para que un evento reproductivo sea exitoso y no comprometa su sobrevivencia (Royle, 2012), lo que podría verse exacerbado ante condiciones climáticas adversas y cambiantes.

La incubación en las aves es un momento crítico durante el desarrollo de la prole, y a su vez implica un gran costo energético para los padres (Ricklefs, 2002). Por ejemplo, la tasa metabólica de adultos incubando puede superar en un 40-50% a la tasa metabólica observada en adultos termorregulando en bajas temperaturas, otra función energéticamente desafiante (revisado en Tinbergen & Williams, 2001). Al mismo tiempo, largos períodos de incubación implican una reducción en la sobrevivencia, inmunidad, e inversión parental futura para los adultos (Hanssen et al., 2005; de Heij, van den Hout & Tinbergen, 2006). En este contexto, los padres deberían acortar este período para así reducir los riesgos mencionados y aumentar su éxito reproductivo. El tiempo asignado a la incubación está determinado por la temperatura que experimentan los huevos, ya que temperaturas elevadas aumentan la velocidad de desarrollo del embrión (Tombre & Erikstad, 1996; Neuchterlein & Buitron 2002; Reid, Monaghan & Nager, 2001; Martin *et al.*, 2007). En este

sentido, existe un rango de temperatura óptimo donde todos los embriones se desarrollan y eclosionan, que se alcanza a través de la incubación activa de los adultos en la mayoría de las aves (DuRant, 2013). Sin embargo, el tiempo que pueden asignarle a esta tarea está limitado por factores intrínsecos como la condición corporal, reservas lipídicas, y por factores extrínsecos como la temperatura ambiental o riesgo de depredación (DuRant, 2013). Por ejemplo, una menor condición corporal conlleva mayor número de salidas para alimentarse, disminuyendo la temperatura de los huevos y provocando que los embriones suspendan su desarrollo (i.e. cero fisiológico) (DuRant, 2013). A diferencia de otros reptiles, los embriones de las aves no toleran largos períodos por debajo del cero fisiológico, por lo que luego del inicio de la incubación deben incubar sin largas interrupciones (días) para tener éxito (DuRant, 2013). Por todo lo anterior, la incubación es un desafío para las aves en tanto implica un compromiso entre la sobrevivencia de los padres y su inversión reproductiva.

En aves domésticas, donde existe mayor información, los cambios en la temperatura implican un efecto importante en la sobrevivencia y reproducción de los individuos. Por ejemplo, en pavos y gallinas, la manipulación en la temperatura de incubación afecta el crecimiento post-eclosión, metabolismo y morfología (e.g. Lourens 2004; Nichelmann & Tzchentke, 2002; (Hulet, Gladys, Hill, Meijerhof, & El-Shiekh, 2007). Por otro lado, en aves silvestres, se observó que el desempeño fisiológico (i.e, respuesta inmunológica) de las crías de *Aix sponsa* disminuye a menor temperatura de incubación, mientras se maximiza a temperaturas intermedias y decae a temperaturas elevadas (Figura 1). En *Falco naumanni*, temperaturas en el nido mayores a 44 °C durante la última etapa de la incubación, disminuyeron el éxito de eclosión en un 50% (Corregidor-Castro et al., 2023). En las aves paserinas, el desarrollo óptimo de los embriones ocurre entre 36 y 40 °C, mientras que temperaturas por encima de 40.5 °C son letales, y el desarrollo se ve suspendido a temperaturas

menores de 24-26 °C (Arnold, Rohwer & Armstrong, 1987; Webb 1987; Stoleson & Beissinger 1999; Cooper, 2005). Si bien la temperatura promedio que experimentan los huevos durante toda la incubación puede variar hasta 7-8 °C, se ha observado que solo cambios en 1 °C pueden tener un efecto en el fenotipo de las crías (DuRant, 2013). Por ejemplo, en *Cyanistes caeruleus*, la manipulación experimental de las temperaturas de incubación, resultaron en un menor tamaño de las crías y una tasa metabólica más alta cuando los huevos se exponían a bajas temperaturas (i.e. 35.0 °C) (Nord & Nilsson, 2011). En general, las condiciones no favorables durante el desarrollo de los embriones pueden disminuir el éxito reproductivo en la adultez (Gorman & Nager 2004; Naguib & Gil 2005), específicamente el tamaño de los volantones está relacionado positivamente con su sobrevivencia y reclutamiento (McCarty 2001; Naef- Daenzer et al. 2001; Schwagmeyer and Mock 2008).

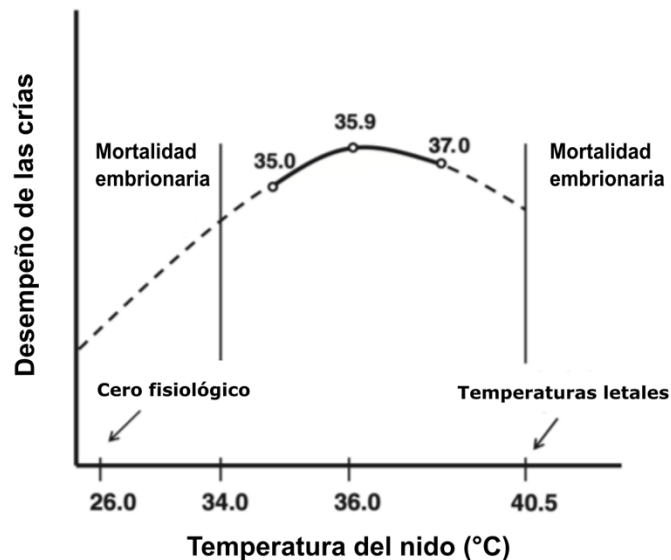


Figura 1. Relación entre la temperatura dentro del nido experimentada durante la incubación de *Aix sponsa* y el desempeño fisiológico (e.g. respuesta inmune) de las crías. Extraído de DuRant 2013.

Las temperaturas de incubación, aunque no se encuentren por encima del óptimo, pueden tener un efecto en el momento de la eclosión (DuRant, 2013). Cuando el huevo está expuesto a temperaturas ambientales similares a las de incubación, su desarrollo comienza sin ser activamente incubados por la hembra, provocando una diferencia en el momento de la eclosión con respecto al resto de la puesta (i.e. sincronía de eclosión). Esto puede tener efectos negativos en la adecuación biológica de todas las crías (Griffith, 2016). La asincronía es la eclosión diferencial de la puesta y repercute en la tasa de crecimiento de los pichones, ya que el primero en eclosionar, es el primero en recibir comida, y es mejor compitiendo por la atención de sus padres durante el resto del aprovisionamiento (Magrath, 1990). Por ejemplo, en la etapa de puesta de *Taeniopygia guttata*, nidos expuestos al sol con temperaturas ambientales de 37 °C, resultaron en puestas asincrónicas con pichones que eclosionaron con días de diferencia. Como consecuencia, los pichones que eclosionaron primero recibieron más comida durante el aprovisionamiento, resultando en diferencias de tamaño y condición corporal entre ellos, aumentando así las probabilidades de mortalidad en los pichones más pequeños (Griffith 2016).

El comportamiento de incubación es el factor que afecta la temperatura de incubación más estudiado. Principalmente el tiempo y frecuencia en el que se incuban activamente a los huevos (“on-bout”), el tiempo y frecuencia en el que dejan el nido desatendido (“off-bout”) y el comienzo de la incubación (DuRant, 2013). Entre los múltiples factores que inciden en el comportamiento de incubación, se encuentran la temperatura ambiental, el riesgo de depredación o los disturbios sonoros (Yerkes 1998; Riplecks 2002; Hepp & Kennamer, 2011). Estudios en paseriformes sugieren que cuando existe un alto riesgo de ser depredado, los adultos aumentan la duración de los períodos de on-bouts y de off-bouts para evitar llamar la atención de los depredadores (Conway & Martin, 2000). Por otro lado, en un clima frío (temperaturas menores al cero fisiológico), los

adultos dejan el nido desatendido por un tiempo más corto que en un clima cálido (temperaturas mayores al cero fisiológico) (Yerkes, 1998; Deeming, 2002; Hepp & Kennamer, 2011). Pequeños cambios en este comportamiento, pueden tener un gran impacto en las temperaturas de incubación y así afectar la duración de este período (Boersma & Wheelwright, 1979; Lill, 1979). En *Bucephala laclangula*, una diferencia de 13 minutos más en on-bouts implicó un día menos en el período de incubación (Zicus, Hennes, & Riggs, 1995). Por último, la temperatura de incubación puede variar según el tamaño de la puesta y la ubicación de los h dentro de la misma (DuRant 2013). Los adultos no siempre pueden mantener temperaturas óptimas homogéneas en una puesta numerosa, resultando en diferencias significativas entre los huevos ubicados en el centro y aquellos en la periferia (Caldwell & Cornwell, 1975; Larsen, Lislevand, & Byrkjedal, 2003). Si bien los adultos pueden ir rotando la posición de sus huevos, esto no parece ser suficiente en puestas grandes, lo cual puede verse exacerbado en aquellas especies susceptibles a parasitismo de cría (DuRant 2013). Varios de los factores mencionados se dan al mismo tiempo dificultando cuantificar el efecto y relevancia de cada uno, sin embargo, la temperatura ambiental es considerada la más importante (Conway & Martin 2000).

La especie *Furnarius rufus* (Furnariidae) habita pastizales de zonas rurales y urbanas del centro y sur de Sudamérica (Fraga, 1980). Son aves territoriales con rangos de acción que varían entre 0,25 y 1 ha, en donde realizan todas sus actividades y su permanencia en estos territorios es relativamente constante en el tiempo (Fraga, 1980; Rodriguez & Roper, 2014). Se alimentan de insectos y otros vertebrados que buscan en zonas abiertas de pastura baja (Fraga, 1980). Esta especie es monógama, manteniendo las mismas parejas por más de una temporada reproductiva y ambos sexos invierten equitativamente en el cuidado de las crías (Massoni, 2012). El dimorfismo sexual es casi nulo a excepción de una pequeña diferencia en el canto y en el momento del día en

el que realizan la incubación (Fraga, 1980). Las parejas empollan y alimentan a las crías durante 24-26 días (Shibuya, 2015), mientras que la incubación dura entre 16-21 días (Fraga 1980, Shibuya 2015). A lo largo de su distribución, el período de reproducción va desde agosto hasta diciembre en las zonas templadas, pudiendo extenderse hasta febrero en zonas con menor temperatura ambiental (Shaaf, 2020). El comienzo de la incubación también varía, poblaciones en el sur de Brasil, comienzan en el penúltimo huevo, por lo que las crías eclosionan de forma sincrónica, con horas de diferencia. Por otro lado, en el noroeste argentino comienzan a incubar en el primer huevo, y sus crías eclosionan de forma asincrónica, con días de diferencia (Roper, 2014; Massoni, 2012). El hornero es parasitado por el tordo común (*Molotrus bonariensis*) (Fraga, 1980; Mason, 1986), el cual reduce el éxito reproductivo al picar sus huevos, aumentar el número de puesta y disminuir la tasa de crecimiento y sobrevivencia de sus pichones (Tosi-Germán, Tassino, & Reboreda, 2020).

El nido del hornero es construido con una mezcla de barro y fibras, con una forma de domo cerrado que construyen en 2 a 3 meses. El mismo cuenta con dos cámaras, la más interior es donde se colocan los huevos (Fraga, 1980). Las paredes de barro de 3 a 5 cm podrían funcionar de aislamiento térmico, manteniendo la temperatura dentro del nido menos variable y más elevada que la temperatura ambiental ($\sim 4^{\circ}\text{C}$) (Shibuya, 2015). Esto les permitiría a los padres invertir mayor tiempo en forrajear en lugar de incubar. Por otro lado, la capacidad del nido de retener temperaturas más elevadas y constantes, puede llegar a ser un problema en lugares más cálidos provocando situaciones de hipertermia para los huevos o pichones (Shibuya, 2015).

En Uruguay la temperatura ambiental media en verano es $31,3^{\circ}\text{C}$, pero puede alcanzar máximos de $41,4^{\circ}\text{C}$ (INUMET, 2023). Esto implica que los horneros experimenten durante su reproducción temperaturas ambientales similares a temperaturas de incubación e incluso letales para los embriones ($40,5^{\circ}\text{C}$), lo que podría ser agravado por las propiedades térmicas de su nido. En este

trabajo se estudió el efecto de la temperatura dentro del nido sobre el comportamiento de incubación y éxito de eclosión de *Furnarius rufus* a lo largo de la estación reproductiva.

3. Hipótesis y predicciones

Si la temperatura ambiental influye en la temperatura de los huevos, entonces, las puestas que ocurran al principio de la temporada reproductiva estarán expuestas a temperaturas menores al cero fisiológico cuando los padres dejan el nido. De esta forma, el desarrollo embrionario se verá enlentecido, comprometiendo el éxito de eclosión. Mientras que, a finales de temporada, los huevos experimentarán temperaturas de incubación cercanas al óptimo desde el momento de su puesta, disminuyendo la sincronía y aumentando el éxito de eclosión. Los padres deben incubar los huevos y alimentarse, generando un compromiso entre ambas funciones. Entonces, para maximizar su éxito reproductivo sin comprometer su sobrevivencia, aumentarán la frecuencia y duración de visitas al nido a bajas temperaturas ambientales, mientras que lo opuesto ocurrirá cuando el nido se encuentre a temperaturas óptimas de incubación.

Predicciones: Temperaturas dentro del nido entre 25 y 40.5 °C permitirán a los adultos invertir menos tiempo en la incubación, disminuyendo la frecuencia y duración de sus visitas al nido. Temperaturas dentro del nido por encima del óptimo (>40.5) provocarán muerte embrionaria disminuyendo el éxito de eclosión. Mientras que, cuando el nido alcance temperaturas de incubación activa, provocará el comienzo de la incubación involuntaria lo que llevará a una eclosión asincrónica.

4. Objetivos

Objetivo general

Evaluar el efecto de la temperatura ambiental sobre el comportamiento de incubación y éxito de eclosión de *Furnarius rufus*.

Objetivos específicos

- 1- Determinar la temperatura dentro y fuera del nido y su variación a lo largo de la temporada reproductiva.
- 2- Evaluar el efecto de la temperatura dentro y fuera del nido sobre el comportamiento de incubación (número y duración de los turnos) en ambos padres a lo largo de la temporada reproductiva.
- 3- Determinar si la temperatura dentro del nido afecta el éxito de eclosión de la puesta.
- 4- Evaluar el efecto de la temperatura dentro del nido sobre la sincronía de eclosión.

5. Materiales y Métodos

Sitio de Muestreo

El estudio fue realizado en la Estación Experimental del Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA) Las Brujas “Wilson Ferreira Aldunate”, en el departamento de Canelones, Uruguay (34°40’14’’ S, 56°20’27’’ W). El establecimiento cuenta con 451 hectáreas, donde se realizan diferentes actividades experimentales, principalmente vinculadas con agroecosistemas dedicados a la horticultura, ganadería ovina y vacuna (Portal INIA Las Brujas). En este bioma, el hornero es un residente muy abundante que anida frecuentemente en los postes de alambrado de los corrales o de los viñedos, también en los postes de luz y otras construcciones humanas (Tosi-Germán, Tassino, & Reboreda, 2020).

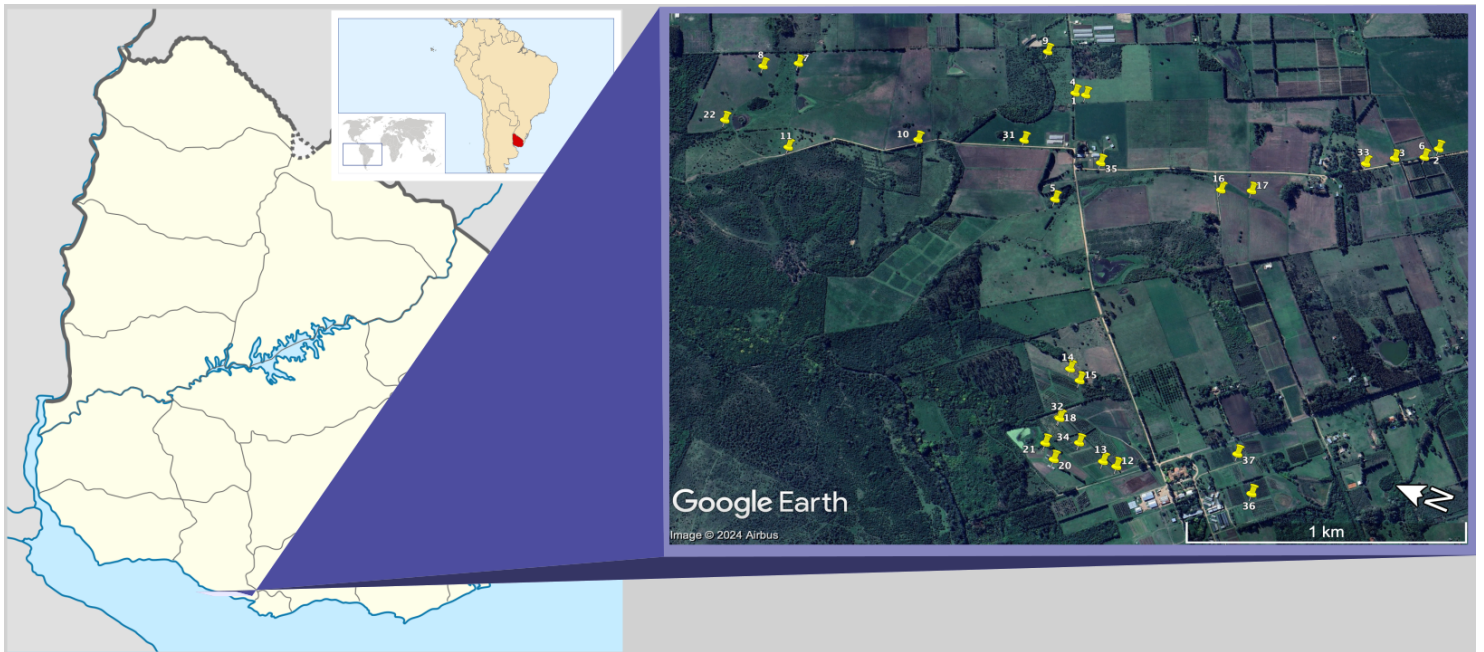


Figura 1. Mapa del sitio de muestreo Uruguay, Canelones, INIA Las Brujas. En amarillo se muestran los territorios de *Furnarius rufus* que fueron monitoreados.

Diseño de muestreo

Se monitoreó 23 nidos durante cuatro meses, desde el 18 de septiembre hasta el 18 de diciembre de 2023. Se realizaron salidas de campo 3 veces al mes con una duración aproximada de una semana. Los nidos fueron ubicados mediante recorridos diarios en la mayoría de la superficie de la estación experimental seleccionados según su accesibilidad, teniendo en cuenta su altura y sobre qué estructura estaba construido (e.g. poste, árbol). Para determinar la etapa de nidificación, se perforó el nido (taladro De-Walt), para observar el estado del nido (en construcción, con cama, con huevos o abandonado), luego de la observación se utilizaba un tapón de madera y barro para sellar la perforación (Figura 2). En caso de observar inactividad, se esperó una semana antes de descartar el nido. Una vez determinado la actividad del nido (al menos un huevo dentro), se registró la etapa en la que se encontraba en el ciclo de nidificación y su ubicación geográfica para

su posterior seguimiento. Al acercarse el momento de eclosión, los nidos fueron monitoreados diariamente a través de la abertura utilizada para colocar los data-loggers (ver más abajo) y así determinar el éxito de eclosión.

Temperatura del nido, incubación y ambiental

Se registró la temperatura interna del nido colocando un data-logger (iButton Link) dentro de la cámara de incubación. Para eso, se ubicó el data-logger dentro de una bolsa ziploc en el tapón de madera que tapa el orificio (Figura 2C). Se registró la temperatura cada 10 minutos y la información fue descargada cada 2 semanas con el software iButton Link.

La temperatura de incubación fue estimada a través de un data-logger (iButton Link) ubicado dentro de un huevo de yeso falso. El mismo fue envuelto en papel film para protegerlo de la humedad y se ubicó en el molde (25 x 30 mm) con el yeso todavía fresco. El yeso tiene una conductividad similar a los huevos de gallina, 0,45-0,57 y 0,5-0,6 respectivamente, por lo que fue un buen material para nuestro modelo de temperatura operativa (Abbasnezhad, Hamdami, Shahedi, & Vatankhah, 2014).

Las dimensiones del modelo de temperatura operativa (T_h) estuvo dentro del rango de tamaño de huevo reportado para la especie (altura = 24.41 - 32.55 mm y ancho = 20.02 - 26.80 mm), pero levemente superior (altura = 28.46 ± 1.48 - 21.72 ± 0.63 mm) (Tosi, 2015). El tamaño por encima de la media permitió disminuir el comportamiento antiparasitario, ya que huevos de menor tamaño son rechazados por el hornero (Tosi, 2015). El data-logger registró la temperatura cada 5 minutos y fue descargado en un plazo no mayor a cinco días con el software iButton Link.

La temperatura ambiental fue descargada de la base de datos de la estación meteorológica del INIA Las Brujas (GRAS).

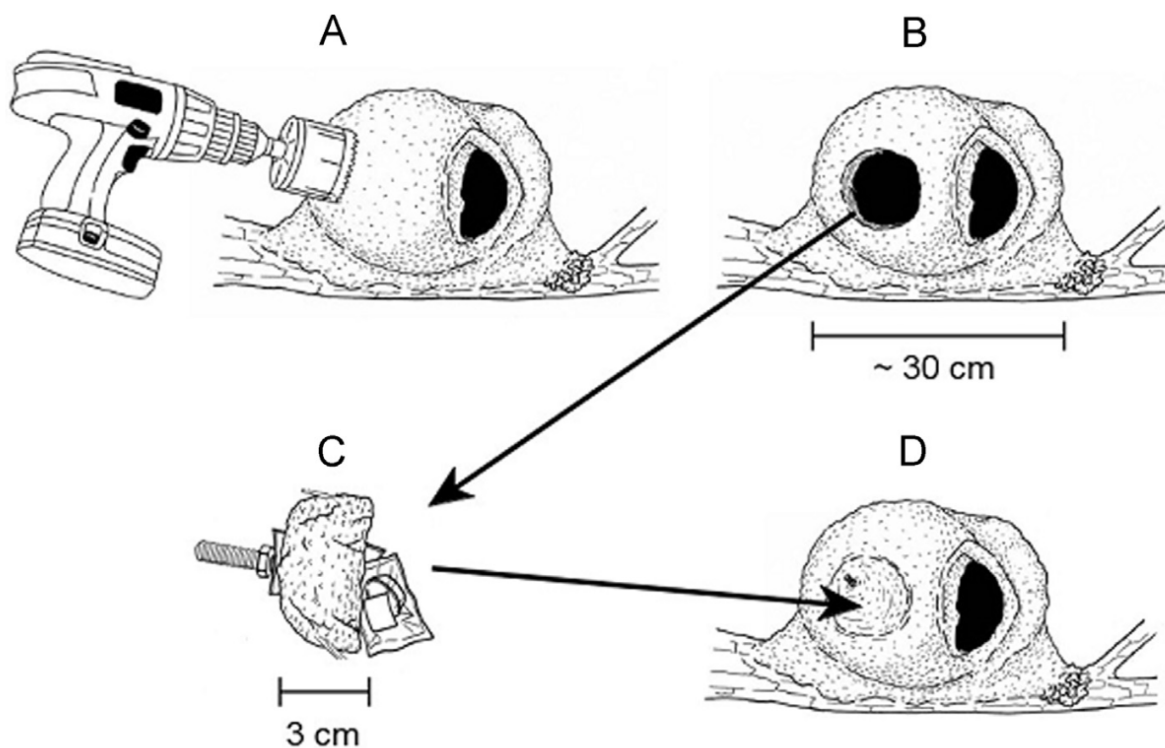


Figura 2. Esquema extraído de Shibuya (2019), mostrando la colocación de los data-loggers en el nido; A) Perforación del nido, B) Remoción de la pared de barro, C) data-logger sujetado al tornillo en el tapón de madera, D) Colocación del tapón, y posterior sellado con barro.

Determinación de sincronía de eclosión

Para determinar la sincronía en la eclosión de los huevos, se estimó la etapa de incubación a través del análisis de flotabilidad, siguiendo el protocolo de Hays y Lecroy (1971). Luego de terminada la puesta, se colocó cada huevo en un recipiente con agua y se registró la altura a la que se encontraba del fondo, además del ángulo de inclinación respecto al eje transversal del vaso. Los huevos se secaron con un paño y se marcaron antes de devolverlos al nido, respetando el orden en el que se encontraban. Se clasificó en asincrónico cuando se registraron diferencias en el ángulo y altura entre los huevos. Cuando las diferencias fueron menores a un 1 mm de altura y/o menores a 15° de inclinación se clasificó como sincrónico.

6. Análisis de datos

Relación temperatura ambiental y temperatura del nido

Para caracterizar las propiedades térmicas del nido, se realizó un análisis de comparación de medias t-student entre la temperatura ambiental y la del nido. Además, se estimó el coeficiente de correlación de Pearson entre ambas variables. Para analizar los efectos de la temperatura ambiental, la ubicación (si estaba a la sombra o no) y la estación o fecha, se ajustaron modelos lineales generalizados (GLMs). Se incluyó como variables predictoras: cobertura a la radiación solar (S), temperatura ambiental (Ta), el momento del día (i.e., día o noche) (N), día juliano (D), y las interacciones de segundo orden entre D, Ta y N. La selección de modelos se realizó siguiendo el criterio de información de Akaike (AIC) y el log ratio test (Zuur et al., 2009).

Comportamiento de incubación

El comportamiento de incubación se caracterizó mediante la estimación de los On-bout y Off-bout. Un On-bout es el turno en el que uno de los padres se encuentra sobre la puesta, mientras que un Off-bout es el tiempo entre turnos donde ninguno de los padres se encuentra en el nido. Ambos fueron estimados utilizando el software Rhythm en conjunto con Raven (Cooper & Mills, 2005). Rhythm compara las temperaturas del huevo y el nido, registra cambios agudos en la temperatura del huevo que luego clasifica como “On-bout u Off-bout” dependiendo si la temperatura aumenta o disminuye. Además, transforma el archivo de temperatura en un archivo con un formato compatible con Raven (Cooper & Mills, 2005). Este software permite visualizar los registros de temperatura, ajustar manualmente los turnos detectados por Rhythm, y exportar en una tabla los datos de duración y frecuencia de cada turno (Cooper & Mills, 2005) (Figura 3).

Como método alternativo al análisis hecho por Rhythm, se realizó una clasificación directamente de los datos de temperatura operativa de incubación (Th). Aquellos valores con una diferencia

superior a 15 °C con respecto a la temperatura ambiental fueron clasificados como On-bout mientras que por debajo de este valor se clasificaron como Off-bouts.

Para analizar el efecto de la temperatura del nido sobre la duración y frecuencia de los turnos de incubación, se ajustaron GLMs de la familia binomial, que incluyeron como variables predictoras, la temperatura promedio del nido, la temperatura ambiental, el día juliano, la hora y la hora cuadrática, y sus interacciones de segundo orden. La selección de modelos se realizó siguiendo el criterio de información de Akaike (AIC) y el log ratio test (Zuur et al., 2009).

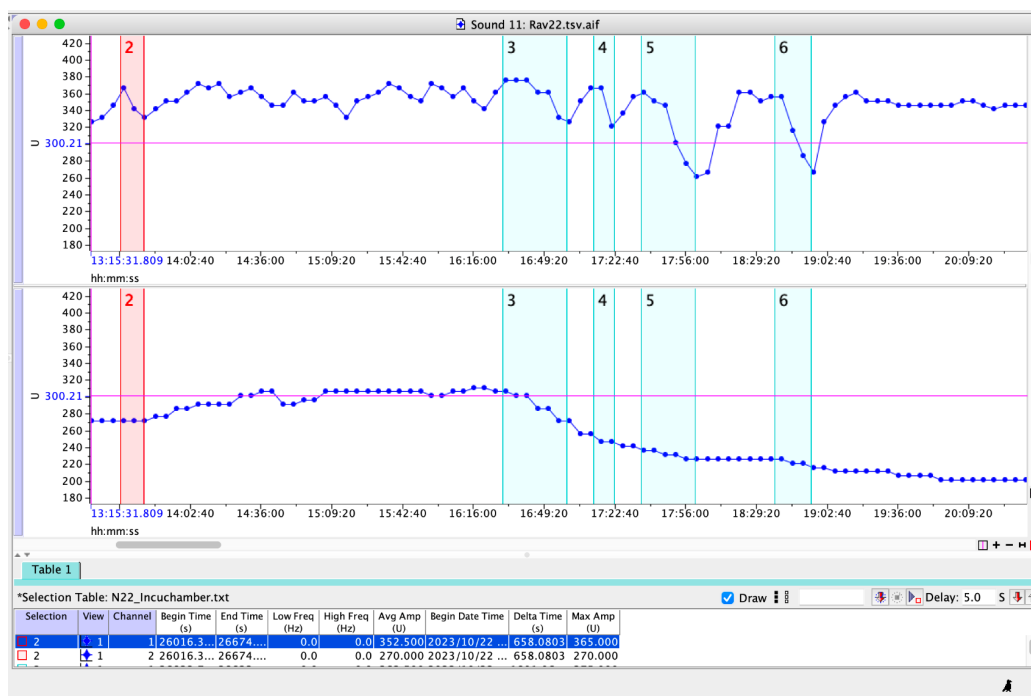


Figura 3. Análisis de turnos (Off-bouts) en Software Raven. En el panel superior se muestran las temperaturas del modelo de temperatura operativa y en el inferior las temperaturas del nido. En el eje vertical de cada panel se muestra la temperatura como valor de amplitud de sonido, respetando la siguiente equivalencia $300 \text{ U} = 30^\circ\text{C}$. Las barras verticales 3, 4, 5 y 6 (azules), identifican off-bouts generados automáticamente por Rhythm, mientras que la barra 2 (roja), un Off-bout ingresado manualmente.

Éxito de eclosión

Para analizar los efectos de la temperatura del nido sobre el éxito de eclosión, se ajustaron GLMs de la familia binomial para el éxito (1) o fracaso (0) de la incubación. Se incluyeron como variables predictoras la cantidad de horas que el huevo estuvo sobre 25 °C (i.e., cero fisiológico) (H_{25}), si el huevo era un parásito (P), el tamaño de la puesta (C), el mes en el que comenzó la incubación, y la temperatura máxima dentro del nido (T_{max}). La selección de modelos se realizó siguiendo el criterio de información de Akaike (AIC) y el log ratio test (Zuur et al., 2009).

Sincronía

Con fines comparativos entre las condiciones ambientales del inicio y final de temporada, se eligió el 6 de noviembre como punto de corte, dado que es el punto intermedio entre el comienzo de la primavera y el verano. Se estimó el porcentaje de nidos sincrónicos y asincrónicos para ambos períodos (inicio y final).

7. Resultados

Se monitorearon un total de 23 nidos, en todos ellos se colocó data-loggers en las cámaras de incubación, generando al menos una semana de observaciones en cada nido. Se colocaron modelos de temperatura operativa de incubación en 22 nidos, en 11 se logró registrar al menos un día de incubación. El tamaño de puesta efectivo promedio (i.e. solo hornero) fue de $3,1 \pm 0,57$ huevos. Cuando el nido fue parasitado, el tamaño de puesta promedio fue $4 \pm 1,15$ y alcanzó un máximo de 7,0 huevos. Se observó un 58% de parasitismo de cría de *Molothrus bonariensis*, con un

máximo de 3 huevos de tordo en una sola puesta. El promedio de temperatura de incubación fue $34,39 \pm 3,58$ °C, el máximo y mínimo registrado fue 39,5 y 7,50 °C respectivamente (Tabla 1).

Tabla 1. Valores promedio y rango para la temperatura ambiental, cámara de incubación y temperatura de incubación operativa.

	Temperatura Ambiental	Temperatura dentro del nido	Temperatura de modelo operativo
Promedio	$17,210 \pm 5,580$	$18,420 \pm 7,660$	$34,390 \pm 3,580$
Rango	2,460 - 33,740	0,500 - 42,500	7,500 - 39,500

Temperatura ambiental y temperatura del nido

La temperatura del nido se tuvo en una fuerte correlación con la temperatura ambiental según el coeficiente de Pearson ($r = 0,90$). En promedio la temperatura dentro del nido fue 2,840 °C sobre la temperatura ambiental. En todos los nidos se registró al menos 1 hora por día donde el nido se encontraba a temperaturas por encima de 25 °C, y como máximo 11,70 horas. La temperatura máxima y mínima registrada en los nidos fue 42,500 y 2,580 °C respectivamente.

El modelo con el mejor ajuste para la temperatura de los nidos incluyó las variables de Temperatura ambiental (Ta), día juliano (D), momento del día (N), y la interacción entre D y N (Tabla 2). El mejor modelo explicó un 84% de la variación de los datos ($R^2 = 0,850$). La temperatura del nido bajó significativamente durante la noche (N), y la temperatura ambiental (Ta) tuvo un efecto positivo, mientras que el efecto de la fecha (D) fue insignificante (Tabla 3).

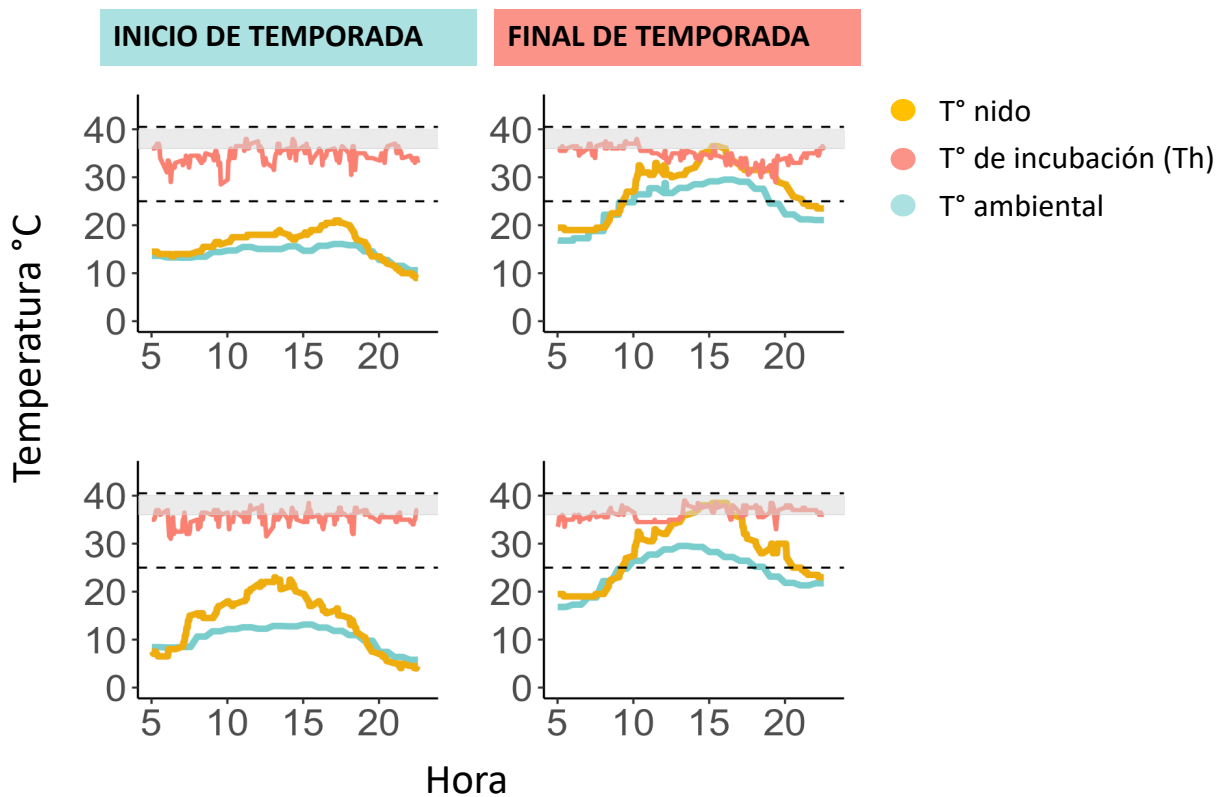


Figura 4. Temperaturas del nido y temperatura de incubación operativa (Th) en 2 nidos de cada estación de la temporada reproductiva (i.e. Inicio y final). Las líneas punteadas representan los límites de temperatura donde el desarrollo de los embriones se ve comprometido (25 y 40,5 °C). La barra horizontal representa el rango de temperaturas donde el desarrollo es óptimo (36 - 40 °C).

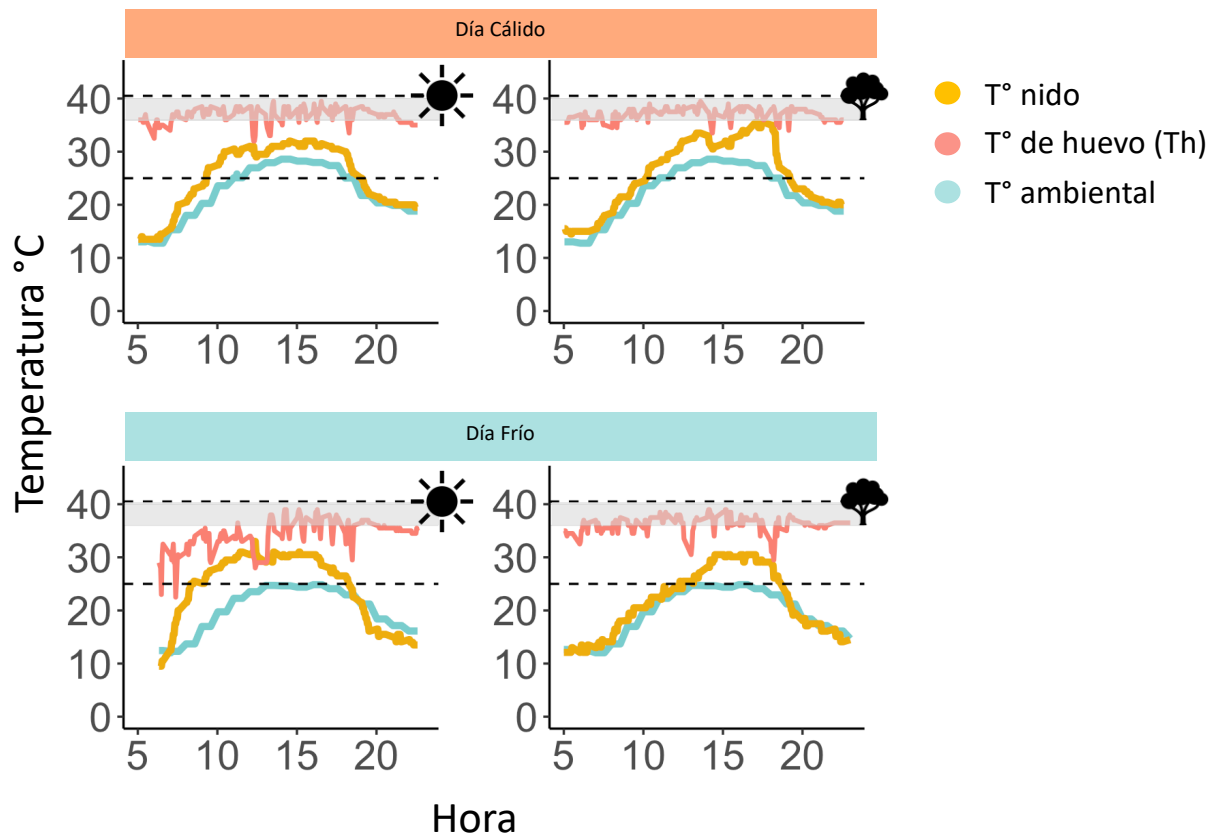


Figura 5. Temperaturas del nido y modelo operativo en nidos **con y sin** sombra en días con mayor y menor temperatura ambiental, día cálido y frío respectivamente. Las líneas punteadas representan los límites de temperatura donde el desarrollo de los embriones se ve comprometido (25 y 40,5 °C), mientras que la barra horizontal representa el rango de temperaturas donde el desarrollo es óptimo (36 - 40 °C).

Tabla 2. Selección de modelos lineales generalizados (GLMs) para la temperatura dentro del nido. Ta = Temperatura ambiental; D = Día juliano; N = día o noche.

Modelo		df	AIC	Varianza residual	R^2
1	D * Ta + D * N + S	7	8739,500	14497	0,845
2	D + Ta + D * N	6	8737,500	14497	0,845
3	D + Ta + N	5	8759,300	14694	0,843
4	D	3	11353	64033	0,490
5	N	3	11672,300	76715	0,182
6	Ta	3	9082,600	17687	0,811

Tabla 3. El mejor modelo que se ajustó a los datos de temperatura dentro del nido (modelo 2), Ta = Temperatura ambiental; D = Día juliano; N = día o noche.

Parámetro	Estimado	SD	Valor t	p
Intercepto	- 4,017	1,014	-3,959	< 0,0001
D	0,026	0,003	7,320	< 0,0001
Ta	0,985	0,015	62,598	< 0,0001
N: noche	- 9,995	1,526	-6,548	< 0,0001
D * N: noche	0,024	0,004	4,886	< 0,0001

Comportamiento de incubación

Se analizó el comportamiento de 11 nidos, en cinco de ellos registramos más de la mitad de su incubación (>8 días), en otros cuatro se registró más de un cuarto de la incubación (>5) y en los últimos dos se registró al menos un día. El modelo con mejor ajuste para el recuento y duración de los turnos (On y Off bout) en incubación con Rhythm (Tabla 4) incluyó sólo la temperatura

promedio del nido (T_{nido}) y explicó menos del 1% de la variación en los datos. El modelo que mejor se ajustó para los On y Off-bouts en base a la diferencia de temperatura (modelo 1), incluyó todas las variables (Tablas 5 y 6), y explicó un 46% de la variación de los datos ($R^2 = 0,463$)

Tabla 4. Selección de modelos lineares generalizados (GLMs) para el comportamiento de incubación analizado por Rhythm. T_{nido} = Temperatura del nido, H = hora, H^2 = hora cuadrática, D = día juliano

Modelo	df	AIC	Varianza residual	R^2
$T_{\text{nido}} + H + H^2 + D$	5	652,040	642,040	< 0,010
$T_{\text{nido}} + H + H^2$	4	650,080	642,080	< 0,010
T_{nido}	2	646,530	642,530	< 0,010

Tabla 5. Selección de modelos lineares generalizados (GLMs) para el comportamiento de incubación analizado directamente de Th. Ta = Temperatura del nido, H = hora, H² = hora cuadrática, D = día juliano

Modelo	df	AIC	Varianza residual	R ²
1 Ta + H + H² + D	5	15160,990	15151	0,463
2 Ta + H + H ²	4	15246,670	15239	0,460
3 Ta	2	16371,430	16367	0,420

Tabla 6. El mejor modelo que se ajustó a los datos del comportamiento de incubación analizado directamente de Th. Ta = Temperatura del nido, H = hora, H² = hora cuadrática, D = día juliano.

Parámetro	Estimado	SD	Valor z	p
Intercepto	6,631	0,365	18,150	< 0,0001
Ta	-0,395	0,006	-62,908	< 0,0001
H	-0,391	0,017	-22,859	< 0,0001
H ²	0,017	0	26,382	< 0,0001
D	0,011	0,001	9,246	< 0,0001

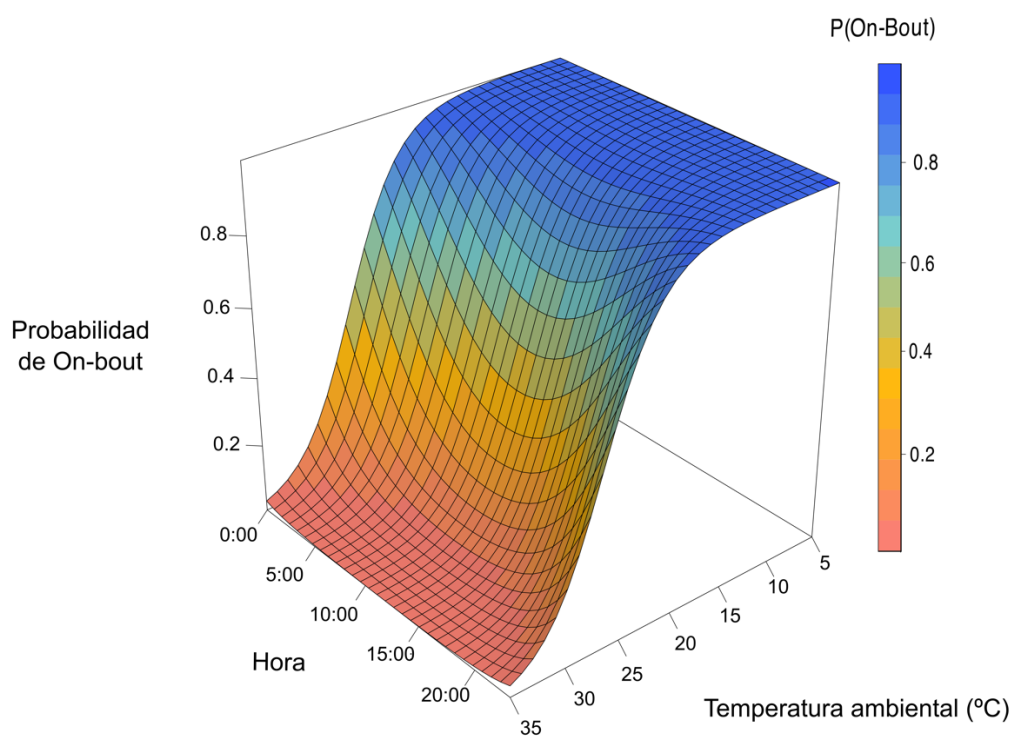


Figura 6. Efectos de la temperatura ambiental y hora del día sobre la probabilidad de que el adulto se encuentre activamente incubando ($P(\text{On-bout})$). Entre 15 y 25 °C la probabilidad de un On-bout se mantiene cercano al 50% durante el día, aumentando al amanecer y atardecer. A temperaturas mayores de 25 °C, la probabilidad de On-bout se acerca a 0 independiente de la hora del día. Temperaturas menores a 15°C implica una probabilidad de On-bout cercana al 100%.

Éxito de eclosión

De los 23 nidos monitoreados, sólo 7 tuvieron éxito en la eclosión de al menos uno de sus huevos. De los nidos que no tuvieron éxito en la eclosión, 11 fueron parasitados, y 3 se derrumbaron luego de fuertes lluvias. El mejor modelo para predecir el éxito de incubación incluyó el tamaño de puesta (C), temperatura máxima del nido ($T_{\max}$) y mes (M) (modelo 3) (Tabla 7). El tamaño de puesta (C) y la temperatura máxima alcanzada por el nido ($T_{\max}$) tuvieron un efecto negativo en el éxito de eclosión, mientras que el mes en el que ocurrió la incubación (M) tuvo un efecto positivo (Tabla y Figura 8). Este modelo explicó un 47% de la variación de los datos ($R^2 = 0,470$).

Tabla 7. Selección de modelos lineares generalizados (GLMs) para el éxito de eclosión. H_{25} = Cantidad de horas que el nido estuvo sobre 25 °C; P = Huevo parásito (Si o no); C = Tamaño de la puesta; M = Mes en el que comenzó la incubación; $T_{\max}$ = Temperatura máxima dentro del nido.

Modelo		df	AIC	Varianza residual	R^2
1	$H_{25} + P + C + M + T_{\max}$	7	49,700	35,700	0,470
2	$P + C + M + T_{\max}$	6	47,700	35,700	0,470
3	$C + M + T_{\max}$	4	43,800	35,800	0,470
4	M	2	71,700	67,700	0,002
5	C	2	56,700	52,700	0,220
6	$T_{\max}$	2	70,700	66,780	0,016

Tabla 8. El mejor modelo que se ajustó a los datos de éxito de eclosión (modelo 3), C = Tamaño de puesta; M = Mes en el que comenzó la incubación; T_{max} = Temperatura máxima dentro del nido.

Parámetro	Estimado	SD	Varianza residual	<i>p</i>
Intercepto	17,932	9,590	1,870	0,061
C	-5,350	1,868	-2,799	< 0,001
T _{max}	-0,867	0,309	-2,863	< 0,001
M	3,232	1,477	2,187	< 0,01

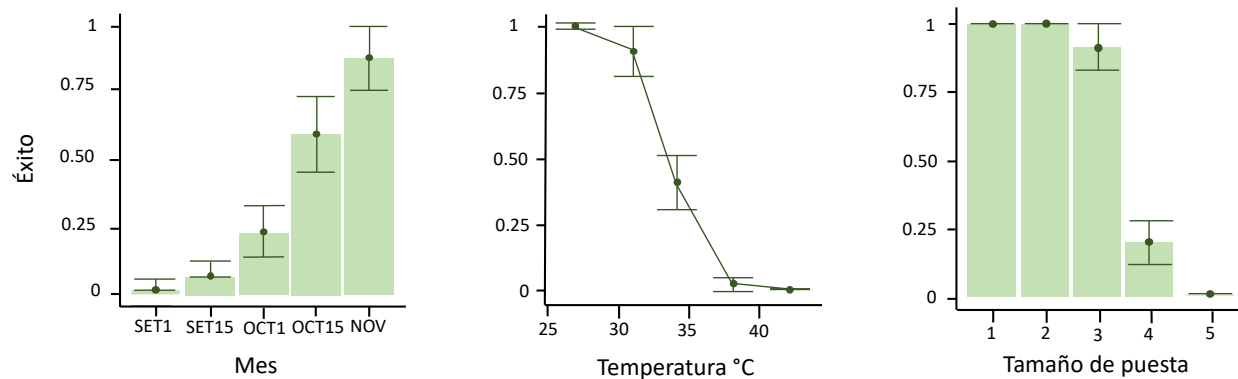


Figura 7. Efectos del mes en el que comenzó la incubación (A), tamaño de puesta (B) y temperatura dentro del nido (C), sobre el éxito de la incubación. Las líneas punteadas indican el rango de temperaturas, el cual sería letal para los embriones de hornero (38 - 42).

Sincronía

Se determinó la sincronía en 17 nidos de los 23 observados a lo largo de la temporada (Tabla 9). De estos 17 nidos, sólo en 10 se pudo registrar la temperatura dentro de la cámara de incubación, lo que no permitió ajustar modelos estadísticos de ningún tipo. Se muestra el porcentaje de puestas sincrónicas y asincrónicas a lo largo de la temporada (Tabla 9).

Tabla 9. Sincronía de eclosión en nidos que comenzaron la incubación antes y después del 6 de noviembre, tempranos y tardíos respectivamente. S = puesta sincrónica, A = puesta asincrónica.

Temporada de incubación	Cantidad de nidos	Proporción de puestas A y S	
		A %	S %
Temprano	11	27,500	72,500
Tardío	6	100	0

8. Discusión

Este es el primer trabajo que estima la temperatura de incubación de *Furnarius rufus* y la compara con la temperatura del nido. Los resultados encontrados apoyan mi hipótesis, la temperatura dentro del nido afecta la reproducción de los horneros en al menos tres aspectos, 1. Disminuyendo o aumentando el éxito de la eclosión, 2. Disminuyendo la sincronía en la eclosión de los huevos, y 3. Afectando el comportamiento de incubación de los padres.

La **temperatura ambiental fue el principal determinante de la temperatura del nido** en *Furnarius rufus*, en conjunto con la fase del día (día o noche) (Tabla 3). El nido no actuó de buffer

frente a las temperaturas ambientales, ya que fueron las mismas durante la noche (Figura 4 y 5) y aumentaron con respecto a la ambiental durante el día. Es así que la temperatura dentro del nido presentó un mayor rango de variación que la temperatura ambiental (Tabla 1). Nuestros resultados difieren de lo encontrado por Shibuya 2015, donde reporta valores de temperatura dentro del nido más constantes que la temperatura ambiental. Dichas propiedades térmicas del nido no fueron registradas en nuestra población, poniendo en duda la hipótesis del origen del nido de barro basado en sus propiedades térmicas (Shibuya, 2015). Sin embargo, la especie de *Furnarius rufus* y su distintivo nido tuvieron origen en las sabanas de Centroamérica (i.e. Chaco y Pantanal), un bioma diferente al de este estudio, es posible que en esas condiciones el nido ofrezca refugio a variaciones extremas de temperatura.

El lugar donde el nido fue construido, no afectó significativamente su temperatura (Tabla 2, Figura 5). Es decir, si el nido fue construido a la sombra o expuesto a la radiación solar, no cambió de manera significativa su temperatura promedio. Dado que la temperatura ambiental fue el mayor determinante de la temperatura en la cámara de incubación, sería esperable que la radiación solar tuviera un efecto significativo en ella. Podría estar ocurriendo un efecto opuesto generado por el viento o que la clasificación de cobertura (nido con sombra) deba ser refinado. Si bien no se observó diferencias significativas entre los nidos con y sin sombra, si se observa un patrón diario de mayor amplitud térmica en los nidos expuestos a la radiación solar (Figura 5). En este sentido, se podría profundizar sobre los análisis de los registros de temperatura para finalmente dilucidar si existe o no un efecto de la radiación, ya que podría afectar el éxito reproductivo. Por ejemplo, *Parus gambeli*, especie que habita en climas fríos (-8,9 a 22,8 °C), selecciona aquellas cavidades con mejor exposición solar y aquellos individuos que consiguen nidificar en un sitio más cálido tienen mayor éxito reproductivo (Wachob, 1996).

Además, se debería tener en cuenta la velocidad del viento, grosor y porosidad de las paredes del nido, y una clasificación de cobertura menos categórica. Por ejemplo, en *Dendoi capetechia*, se ha demostrado que las poblaciones que habitan en lugares más cálidos construyen nidos más porosos con menor retención de calor (Rohwer & Law, 2010). Es posible que nidos con mayor exposición solar tengan una construcción diferente, por ejemplo, paredes más finas que permitan una mejor disipación de calor.

Comportamiento de incubación

Los análisis del comportamiento de incubación con Rhythm en conjunto con Raven no mostraron ninguna relación entre temperatura ambiental, fecha u hora del día. El modelo con mejor ajuste sólo explicó el 1 % de la variación de los datos (Tabla 4). Este método es ampliamente utilizado en especies donde sólo un sexo (generalmente la hembra) incuba los huevos (Flórez-V & Londoño, 2014; Basso & Richner, 2015; Bueno-Enciso, Ferrer, Barrientos, & Sanz, 2016; Sánchez-Martínez & Londoño, 2016; Capp, Liebl, Cones, & Russell, 2017). Cuando ésta se va del nido la temperatura cae de forma abrupta y entonces Rhythm detecta un Off-bout. Existen al menos dos factores sobre nuestro modelo que dificultan la detección de Off y On-bouts por parte de Rhythm. El primero, es la colaboración entre machos y hembras en mayor o menor medida. En Ospina & Cooper (2015), el macho de la golondrina chilena (*Tachycineta meyeni*), a pesar de no presentar un parche de incubación real, fue capaz de detener la caída de temperatura de los huevos cuando entraba al nido, dificultando así la clasificación de On y Off-bouts por parte de Rhythm. En el hornero, la incubación es bi-parental, ambos padres presentan parches de incubación y se ha reportado que poseen una alta coordinación entre sexos en los turnos de incubación (Massoni, 2012). Una alta coordinación en los cambios de turno no permite una disminución de la temperatura que posibilite

la detección de este comportamiento. El segundo factor también asociado con el cuidado biparental, es la frecuencia en la que ocurren los turnos comparados con la frecuencia que el data-logger registró temperatura. La duración mínima de un Off-bout reportada para el hornero es de 4 minutos (Massoni 2012), mientras que nuestro data-logger registraba temperatura cada 5 minutos. En general, la mayoría de los investigadores que utilizan Rhythm registran temperaturas cada un minuto o menos (Flórez-V & Londoño, 2014; Basso & Richner, 2015; Bueno-Enciso, Ferrer, Barrientos, & Sanz, 2016; Sánchez-Martínez & Londoño, 2016; Capp, Liebl, Cones, & Russell, 2017). Ambos factores propios de nuestro modelo de estudio, influyen en la capacidad de Rhythm para detectar el comportamiento de incubación resultando en una subestimación de los turnos reales.

Por otro lado, cuando se toma directamente la diferencia de temperatura ambiental e incubación para estimar On y Off-bouts, los análisis estadísticos muestran efectos significativos de la temperatura ambiental, hora del día y fecha (Tabla y Figura 6). Cuando la temperatura ambiental se encontró entre 15 y 25 °C la probabilidad de estar dentro del nido se distribuyó como campana invertida, teniendo su mínimo entre las 14 y 15 horas (Figura 6). Es decir, en este horario la probabilidad de que estuvieran dentro del nido fue menor al 50%. Sin embargo, a temperaturas mayores a 25 °C, la probabilidad de On-bouts se mantuvo invariable durante el día y cercana a 0. A temperaturas menores a 15 °C, la probabilidad fue invariable durante el día y cercano a 100% (Figura 6). Estos resultados coinciden con lo reportado para otras especies, donde se observa una relación lineal para ciertos rangos de temperaturas, pero no para otros (Conway & Martin, 2000). Sin embargo, es importante considerar una posible sobrestimación de Off-bouts a finales de temporada, cuando la temperatura de la cámara de incubación alcanza valores cercanos a los de incubación (Figura 4). Dada las condiciones de nuestro modelo de estudio es necesario la utilización de una metodología complementaria, que no dependa de los cambios de temperatura.

Como alternativa se podría implementar un sistema de detección por radiofrecuencia, registrando cuando los adultos entran y salen del nido.

Éxito de eclosión

El **éxito de eclosión fue significativamente** menor en aquellos nidos que experimentaron temperaturas máximas más elevadas. Sin embargo, el huevo de yeso no registró temperaturas superiores al umbral crítico superior ($<39,5\pm 1$), propuesto para otras especies passeriformes (Webb 1987). Es posible que las temperaturas letales para el desarrollo de los embriones de hornero sean más bajas que para otras especies. Además, el tamaño de la puesta fue significativamente menor en aquellos nidos donde se reportó mayor éxito de eclosión (Figura 7B). Este resultado evidencia que los horneros no son capaces de incubar de forma óptima a todos los huevos cuando las puestas son más grandes que el promedio (3 huevos). En este sentido, el parasitismo de cría por parte del tordo juega un rol fundamental, debido a que aumenta el número de puesta (Tosi, 2015). En este trabajo el parasitismo de tordo implicó que en ocasiones la puesta superara el doble del tamaño original. Por último, el mes en el que comenzaron la incubación tuvo un efecto significativo sobre el éxito de incubación, donde cuanto más avanzada la temporada mayor el éxito de incubación (Figura 7A). En ambientes templados el inicio de incubación determina la temperatura a la que los huevos están expuestos cuando los adultos no están activamente incubando (Bentzen *et al.*, 2010; Hepp & Kennamer 2011). Aquellas puestas que comenzaron a incubarse en setiembre experimentan una caída más importante de temperatura cuando los padres dejan el nido que aquellos incubados en noviembre, con temperaturas por debajo del cero fisiológico (Figura 5), con perjuicio para el desarrollo de los embriones (DuRant 2013), y con impacto en su éxito de eclosión.

Sincronía

La **sincronía** de eclosión mostró un patrón a lo largo de la temporada, donde aquellas puestas incubadas hacia final de la temporada fueron más asincrónicas (Tabla 8), al igual que en latitudes cercanas a la nuestra en Argentina ($35^{\circ}15'S$ y $35^{\circ}34'S$), donde se observó distinto grado de sincronía a lo largo de la temporada reproductiva (Fraga 1980; Massoni 2012). La existencia de este patrón en la sincronía de eclosión podría deberse a la temperatura ambiental ya que, a finales de la temporada, el nido mantiene valores de temperaturas dentro del rango de incubación por tiempos más prolongados (Figura 4). En este escenario los huevos son incubados por la temperatura ambiental desde su puesta generando una asincronía involuntaria por parte de los padres, fenómeno ya observado en otras especies (Magrath, 1990; Royle, 2002; Griffith, 2016). Sin embargo, la temperatura no es el único factor que cambia a lo largo de la temporada, también la disponibilidad de alimento. Un aumento en los costos de aprovisionamiento hacia el final de la temporada podría desencadenar una eclosión asincrónica como estrategia parental (Magrath, 1990). Para poder evaluar exclusivamente el efecto de la temperatura ambiental sobre el grado de sincronía de eclosión, se podría monitorear la temperatura del nido en los días de puesta, a lo largo de la temporada. Si la temperatura ambiental tiene un efecto sobre la sincronía de eclosión entonces, aquellos huevos que hayan sido expuestos a temperaturas de incubación ($25-40,5^{\circ}C$) en esta ventana de tiempo deberían eclosionar de forma asincrónica, independientemente del momento de la temporada en el que se encuentren.

9. Limitaciones

1. El número de territorios utilizados en este trabajo (23) es considerablemente menor al observado para la población (>100 , obs. pers). Este número disminuye a 11 para los análisis de

comportamiento. Las posibles diferencias entre nidos no fueron consideradas en los modelos estadísticos.

2. No se cuenta con información sobre la edad de los individuos en esta población ni sobre la variación en la disponibilidad de alimento entre territorios y a lo largo de la temporada reproductiva.

10. Conclusiones

1. El nido de *Furnarius rufus* no actúa como un buffer térmico frente a la variación ambiental, siendo incapaz de actuar como una incubadora natural de forma continua. En ciertos intervalos de tiempo, cada vez más frecuentes y largos hacia final de temporada, la temperatura del nido alcanza e incluso supera los valores de incubación reportados para la especie en este trabajo. Sin embargo, no se encontró que la cantidad de horas en que el nido se encontraba a temperaturas de incubación tuviera un efecto significativo en el éxito de eclosión.
2. Los adultos cambian su comportamiento de incubación (i.e. la frecuencia de sus visitas), según la temperatura ambiental. Los adultos dejan el nido desatendido por más tiempo cuando la temperatura ambiental es superior al cero fisiológico, mientras que aumentan estas visitas cuando las temperaturas son menores a 15 °C. En temperaturas intermedias (entre 15 y 25 °C), los adultos muestran un patrón diario en sus visitas donde existe un mayor número de visitas en el amanecer y atardecer.
3. El éxito de eclosión fue afectado por la temperatura dentro del nido y el número de puesta. Las puestas más grandes llegaron a doblar su número debido al parasitismo de cría y fueron

menos exitosas que puestas más pequeñas. Los adultos no son capaces de incubar a todos los huevos de forma eficiente en puestas mayores al promedio (3) y las propiedades térmicas del nido no los benefician en este sentido. Por otro lado, las temperaturas elevadas alcanzadas por el nido tuvieron un efecto negativo. Temperaturas mayores a 38 °C dentro del nido disminuyeron el éxito de eclosión, proponiendo un límite de temperaturas letales menor al observado en otros passeriformes.

11. Bibliografia

- Abbasnezhad, B., Hamdami, N., Shahedi, M., & Vatankhah, H. (2014). Thermophysical and rheological properties of liquid egg white and yolk during thermal pasteurization of intact eggs. *Journal of Food Measurement and Characterization*, 8(4), 259–269.
<https://doi.org/10.1007/s11694-014-9183-6>
- Arnold, T. W., Rohwer, F. C., & Armstrong, T. (1987). Egg viability, nest predation, and the adaptive significance of clutch size in prairie ducks. *The American Naturalist*, 130(5), 643–653. <https://doi.org/10.1086/284736>
- Basso, A., & Richner, H. (2015). Effects of nest predation risk on female incubation behavior and offspring growth in great tits. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69(6), 977–989.
<https://doi.org/10.1007/s00265-015-1910-4>
- Bentzen, R. L., Powell, A. N., Phillips, L. M., & Suydam, R. S. (2010). Incubation behavior of king eiders on the coastal plain of northern Alaska. *Polar Biology*, 33(8), 1075–1082.
<https://doi.org/10.1007/s00300-010-0787-y>
- Bueno-Enciso, J., Ferrer, E. S., Barrientos, R., & Sanz, J. J. (2016). Effect of nestbox type on the breeding performance of two secondary hole-nesting passerines. *Journal of Ornithology*, 157(3), 759–772. <https://doi.org/10.1007/s10336-016-1339-1>
- Caldwell, P. J., & Cornwell, G. W. (1975). Incubation behavior and temperatures of the mallard duck. *The Auk*, 92(4), 706–731. <https://doi.org/10.2307/4084783>
- Capp, E., Liebl, A. L., Cones, A. G., & Russell, A. F. (2017). Advancing breeding phenology does not affect incubation schedules in chestnut-crowned babblers: Opposing effects of

- temperature and wind. *Ecology and Evolution*, 8(1), 696–705.
<https://doi.org/10.1002/ece3.3524>
- Cooper, C. B., Hochachka, W. M., Butcher, G., & Dhondt, A. A. (2005). Seasonal and latitudinal trends in clutch size: Thermal constraints during laying and incubation. *Ecology*, 86(8), 2018–2031. <https://doi.org/10.1890/03-8028>
- Cooper, C. B., & Mills, H. (2005). New software for quantifying incubation behavior from time-series recordings. *Journal of Field Ornithology*, 76(4), 352–356.
<https://doi.org/10.1648/0273-8570-76.4.352>
- Corregidor-Castro, A., Morinay, J., McKinlay, S. E., Ramellini, S., Assandri, G., Bazzi, G., Rubolini, D. (2023). Experimental nest cooling reveals dramatic effects of heatwaves on reproduction in a Mediterranean bird of prey. *Global Change Biology*, 29(19), 5552–5567. <https://doi.org/10.1111/gcb.16888>
- de Heij, M. E., van den Hout, P. J., & Tinbergen, J. M. (2006). Fitness cost of incubation in great tits (*Parus major*) is related to clutch size. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1599), 2353–2361. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3584>
- DuRant, S. E., Hopkins, W. A., Hepp, G. R., & Walters, J. R. (2013). Ecological, evolutionary, and conservation implications of incubation temperature-dependent phenotypes in birds. *Biological Reviews*, 88(2), 499–509. <https://doi.org/10.1111/brv.12015>
- Flórez-V, C., & Londoño, G. A. (2014). Nesting biology of the Black Antbird (*Cercomacroides serva*). *The Wilson Journal of Ornithology*, 126(3), 463–473. <https://doi.org/10.1676/13-166.1>
- Fraga, R. M. (1980). The Breeding of Rufous Horneros (*Furnarius rufus*). *The Condor*, 82(1), 58–68. <https://doi.org/10.2307/1366785>
- Gorman, H. E., Orr, K. J., Adam, A., & Nager, R. G. (2005). Effects of incubation and offspring

- development and survival in the Zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *The Auk*, 122(4), 1239. [https://doi.org/10.1642/0004-8038\(2005\)122\[1239:eoicao\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1642/0004-8038(2005)122[1239:eoicao]2.0.co;2)
- Griffith, S. C., Mainwaring, M. C., Sorato, E., & Beckmann, C. (2016). High atmospheric temperatures and ‘ambient incubation’ drive embryonic development and lead to earlier hatching in a passerine bird. *Royal Society Open Science*, 3(2), 150371. <https://doi.org/10.1098/rsos.150371>
- Hanssen, S. A., Hasselquist, D., Folstad, I., & Erikstad, K. E. (2005). Cost of reproduction in a long-lived bird: Incubation effort reduces immune function and future reproduction. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1567), 1039–1046. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3057>
- Hays, & Lecroy. (1971). Field criteria for determining incubation stage in eggs of the Common Tern. *The Wilson Bulletin*, 83(4), 425–429.
- Hepp, G. R., & Kennamer, R. A. (2011). Date of nest initiation mediates incubation costs of wood ducks (*Aix Sponsa*). *The Auk*, 128(2), 258–264. <https://doi.org/10.1525/auk.2011.10189>
- Hulet, R., Gladys, G., Hill, D., Meijerhof, R., & El-Shiekh, T. (2007). Influence of egg shell embryonic incubation temperature and broiler breeder flock age on posthatch growth performance and carcass characteristics. *Poultry Science*, 86(2), 408–412. <https://doi.org/10.1093/ps/86.2.408>
- INUMET, Instituto Uruguayo de Meteorología. (2024). Boletín Climático Verano (Dic-Ene Feb) 2023-2024. Retrieved from https://www.inumet.gub.uy/sites/default/files/2024-03/Informe_estacional_VERANO_2023-2024.pdf
- Larsen, V. A., Lislevand, T., & Byrkjedal, I. (2003). Is clutch size limited by incubation ability in northern lapwings? *Journal of Animal Ecology*, 72(5), 784–792.

<https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00751.x>

Lessells, C. M. (1991). The evolution of life histories. *Behavioural Ecology*, In: Krebs, J.R., Davis, N.B.(Eds.), 32–68.

Lourens, A. (2004). Embryo development and chick temperature. *Avian and Poultry Biology Reviews*, 15(3), 226–227. <https://doi.org/10.3184/147020604783637912>

Magrath, R. D. (1990). Hatching asynchrony in altricial birds. *Biological Reviews*, 65(4), 587–622. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.1990.tb01239.x>

Martin, T. E., Auer, S. K., Bassar, R. D., Niklison, A. M., & Lloyd, P. (2007). Geographic variation in avian incubation periods and parental influences on embryonic temperature. *Evolution*, 61(11), 2558–2569. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00204.x>

Mason, P., & Rothstein, S. I. (1986). Coevolution and avian brood parasitism: Cowbird eggs show evolutionary response to host discrimination. *Evolution*, 40(6), 1207. <https://doi.org/10.2307/2408948>

Massoni. (2012). High coordination and equitable parental effort in the rufous hornero. *The Condor*, 114(3), 564–570. <https://doi.org/10.1525/cond.2012.110135>

McCarty, J. P. (2001). Variation in growth of nestling tree swallows across multiple temporal and spatial scales. *The Auk*, 118(1), 176. [https://doi.org/10.1642/0004-8038\(2001\)118\[0176:vigont\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1642/0004-8038(2001)118[0176:vigont]2.0.co;2)

Naef-Daenzer, B., Widmer, F., & Nuber, M. (2001). Differential post-fledging survival of great and coal tits in relation to their condition and fledging date. *Journal of Animal Ecology*, 70(5), 730–738. <https://doi.org/10.1046/j.0021-8790.2001.00533.x>

Naguib, M., & Gil, D. (2005). Transgenerational body size effects caused by early developmental stress in zebra finches. *Biology Letters*, 1(1), 95–97. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2004.0277>

- Nuechterlein, G. L., & Buitron, D. (2002). Nocturnal egg neglect and prolonged incubation in the red-necked grebe. *Waterbirds*, 25(4), 485–491. [https://doi.org/10.1675/1524-4695\(2002\)025\[0485:nenapi\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1675/1524-4695(2002)025[0485:nenapi]2.0.co;2)
- Ospina, E. A., Cooper, C. B., Liljesthröm, M., Ardia, D. R., & Winkler, D. W. (2015). Biparental nest-attendance in Chilean Swallows (*Tachycineta meyeri*) breeding in Ushuaia, Argentina. *Emu - Austral Ornithology*, 115(1), 76–79. <https://doi.org/10.1071/mu14036>
- Portal INIA Las brujas. Retrieved July 3, 2024, from <http://inia.uy/estaciones-experimentales/direcciones-regionales/inia-las-brujas>
- Reid, J. M., Monaghan, P., & Nager, R. G. (2001). Incubation and the costs of reproduction. In *Avian Incubation* (pp. 314–325). Oxford University Press, Oxford. Retrieved from <http://dx.doi.org/10.1093/oso/9780198508106.003.0021>
- Ricklefs, R. E. (2002). Avian incubation: Behaviour, environment, and evolution D. Charles Deeming. *The Auk*, 119(4), 1210–1211. <https://doi.org/10.2307/4090257>
- Rodriguez, M. N., & Roper, J. J. (2014). An experimental test of the benefits of hatching asynchrony in the Rufous Hornero (*Furnarius rufus*). *Revista Brasileira de Ornitologia*, 19(1), 17–21.
- Roff, D. A. (1992). The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis. *Chapman & Hall, London*.
- Rohwer, V. G. & Law, J. S. Y. (2010). Geographic variation in nests of yellow warblers breeding in Churchill, Manitoba and Elgin, Ontario. *The Condor* **112**, 596 – 604.
- Royle, N. J., Smiseth, P. T., & Kölliker, M. (2012). *The evolution of parental care*. Oxford University Press.
- Sánchez-Martínez, M. A., & Londoño, G. A. (2016). Nesting Behavior of Three Species of Chlorospingus (*C. flavigularis*, *C. flavopectus*, and *C. parvirostris*) In Southeastern Peru.

- The Wilson Journal of Ornithology*, 128(4), 784–793. <https://doi.org/10.1676/15-144.1>
- Schaaf, A. A. (2020). The effect of climate on nest orientation in the Rufous Hornero *Furnarius rufus*. *Bird Study*, 67(2), 168–172. <https://doi.org/10.1080/00063657.2020.1784091>
- Schwagmeyer, P. L., & Mock, D. W. (2008). Parental provisioning and offspring fitness: Size matters. *Animal Behaviour*, 75(1), 291–298.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.05.023>
- Shibuya, F. L. S., Braga, T. V., & Roper, J. J. (2015). The Rufous Hornero (*Furnarius rufus*) nest as an incubation chamber. *Journal of Thermal Biology*, 47, 7–12.
<https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2014.10.010>
- Stearns, S. C. (1992). The Evolution of Life Histories. *University Press, Oxford*.
- Stoleson, S. H., & Beissinger, S. R. (1999). Egg viability as a constraint on hatching synchrony at high ambient temperatures. *Journal of Animal Ecology*, 68(5), 951–962.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00342.x>
- Tinbergen, J. M., & Williams, J. B. (2001). Energetics of incubation. In *Avian Incubation* (pp. 299–313). Oxford University Press, Oxford. Retrieved from
<http://dx.doi.org/10.1093/oso/9780198508106.003.0020>
- Tombre, I. M., & Erikstad, K. E. (1996). An experimental study of incubation effort in high-arctic barnacle geese. *The Journal of Animal Ecology*, 65(3), 325.
<https://doi.org/10.2307/5878>
- Tosi, G. R., GR. (2015). Coevolución entre un parásito de cría, el tordo común (*Molothrus bonariensis*), y uno de sus hospedadores, el hornero (*Furnarius rufus*): defensas antiparasitarias y contradefensas del parásito. *Disertación de Maestría*.
- Tosi-Germán, R. A., Tassino, B., & Reboreda, J. C. (2020). Female and male rufous horneros eject shiny cowbird eggs using a mental template of the size of their own eggs.

Behavioural Processes, 178, 104152. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2020.104152>

Wachob, D. G. (1996). A microclimate analysis of nest-site selection by Mountain Chickadees.

Journal of Field Ornithology **67**, 525–533.

Webb, D. R. (1987). Thermal tolerance of avian embryos: A review. *The Condor*, 89(4), 874.

<https://doi.org/10.2307/1368537>

Yerkes, T. (1998). The influence of female age, body mass, and ambient conditions on redhead

incubation constancy. *The Condor*, 100(1), 62–68. <https://doi.org/10.2307/1369897>

Zicus, M. C., Hennes, S. K., & Riggs, M. R. (1995). Common goldeneye nest attendance

patterns. *The Condor*, 97(2), 461–472. <https://doi.org/10.2307/1369032>

Zuur, A., Ieno, E. N., & Meesters, E. (2009). *A beginner's guide to R*. Springer Science &

Business Media.