



DESCRIPCIÓN DEL NIDO Y BIOLOGÍA DEL ANIDAMIENTO DEL TIJERAL LEONADO *SYLVIORTHORHYNCHUS YANACENSIS* EN BOSQUES DE *POLYLEPIS BESSERI*

Noemi E. Huanca¹ · Lenny Terceros¹ · Jennifer R. A. Cahill^{1*}

¹ Universidad Mayor de San Simón, Centro de Biodiversidad y Genética, Facultad de Ciencias y Tecnología, Casilla 538, Cochabamba – Bolivia.

E-mail: Jennifer R. A. Cahill · jcahill@fcyt.umss.edu.bo

Resumen · *Sylviorthorhynchus yanacensis* es un residente especialista restringido a bosques de *Polylepis* de los Andes de Perú, Bolivia y Argentina. Aunque son necesarios los datos sobre su reproducción, aún hay escasos reportes sobre las características del nido y la biología del anidamiento. En el presente estudio, en un periodo de cuatro años (2002–2005) se registraron 54 nidos construidos sobre *P. besseri* en la Cordillera de Cochabamba, Bolivia. El nido se construye en cinco fases en forma de domo, con cuatro capas donde el material principal de las primeras tres capas son gramíneas altoandinas. El tamaño promedio de la puesta fue de 1,8 huevos, con un periodo de incubación de 21 a 24 días. Los polluelos permanecieron 21 días en el nido, con un cuidado parental que se extendió hasta ocho meses después que abandonaron el nido. El éxito de los nidos fue de 59%. El periodo reproductivo, tiempo de construcción del nido, anidamiento prolongado y la arquitectura del nido parecen estar influenciados por la época de lluvia y su frecuente descenso de la temperatura.

Abstract · Nest description and nesting biology of Tawny Tit-Spinetail *Sylviorthorhynchus yanacensis* in *Polylepis besseri* forests

The Tawny Tit-Spinetail *Sylviorthorhynchus yanacensis* is a resident specialist restricted to *Polylepis* forests in the high Andes of Peru, Bolivia, and Argentina. Although data on its reproduction is needed, reports on nests and nesting biology are still scarce. In this study, over a period of four years (2002–2005) 54 nests built on *Polylepis besseri* in the Cordillera de Cochabamba, Bolivia, were registered. The dome-shaped nest is built in five phases, with four layers, with high Andean grasses as the main material of the first three layers and feathers present in the nest chamber. The clutch size was 1.8 eggs, with an incubation period of 21–24 days. Nestlings remained in the nest for 21 days, with parental care that extended up to eight months after fledging. Nest success was 59%. The reproductive period, duration of nest construction, long nesting period, and nest architecture appear to be influenced by the rainy season and the frequent drop in temperature.

Key words: Andes · Bolivia · Furnariidae · nest architecture · nest ontology · parental care

INTRODUCCIÓN

La familia Furnariidae presenta gran variación ecomorfológica con cerca de 300 especies, distribuidas principalmente en Suramérica desde los 5000 m en los Andes hasta el nivel del mar en la Amazonía (Derryberry et al. 2011). La diversidad arquitectónica y de estructura de sus nidos (Collias 1997, Remsen 2003, Irestedt et al. 2006) junto con la variación en los sitios de anidamiento puede explicar la gran colonización de esta amplia variedad de hábitats, desde la selva tropical, los bosques y puna de la alta montaña a los desiertos en el neotrópico (Fjeldsø et al. 2005, Irestedt et al. 2006). Sin embargo, todas las especies de furnáridos comparten características uniformes, son monógamas, sin dimorfismo sexual (Fjeldsø & Krabbe 1990, Remsen 2003), con nidos cerrados o cubiertos y construidos de tres formas básicas: un hueco o galería debajo del suelo, una cavidad en un árbol, o un nido elevado desde pocos centímetros hasta varios metros (Vaurie 1980, Zyskowski & Prum 1999). Los nidos elevados (fuera del piso) son siempre abovedados, construidos con material vegetal como ramas delgadas, palitos o variedad de pastos o musgos (Vaurie 1980, Fjeldsø & Krabbe 1990). Usualmente, ambos padres construyen el nido y atienden a los polluelos (Fjeldsø & Krabbe 1990). Pese a que los nidos son una extensión del fenotipo de aves nidícolas (Zyskowski & Prum 1999) y son importantes para la reproducción (Briggs & Deeming 2021), la biología de la reproducción de la mayoría de furnáridos ha sido escasamente reportada (Remsen 2003, Irestedt et al. 2006, Auer et al. 2007, Port & Greeney 2015).

Sylviorthorhynchus yanacensis (Furnariidae) es un pequeño (9.78 gr, ala de 58 mm) especialista de invertebrados (Tobias et al. 2022) de bosques de *Polylepis* (Fjeldsø & Krabbe 1990, Fjeldsø & Kessler 1996, Cahill et al. 2020) que habita los Andes de Perú (oeste, sureste y pendiente oriental), Bolivia (oeste, puna xerofítica, mesofítica, tucumano-boliviano y yungas) y norte de Argentina (zona altoandina oriental), entre los 3100 y 4600 m s.n.m. (Fjeldsø & Krabbe 1990, Pearman 2001, Navarro et al. 2010). Al igual que su única especie hermana, *S. desmursii* (Derryberry et al. 2011, Dickinson & Christidis 2014) construyen nidos elevados



(por encima de 0.5 m) muy similares, de forma redondeada, abovedada con una entrada lateral (Radboone 1935, Vuilleumier 1969, Remsen 2003, Díaz et al. 2006, Irestedt et al. 2006). Existe muy poca información sobre la biología reproductiva, y la composición de materiales, arquitectura interna y ontogenia del nido (Vuilleumier 1969, Fjeldsø & Krabbe 1990, Pearman 2001). En el presente estudio, se describe la biología reproductiva con resultados nuevos sobre las características arquitectónicas y de materiales de construcción del nido, el comportamiento de cortejo, de construcción del nido y la biología del anidamiento de este especialista de bosques de *Polylepis*.

MÉTODOS

El área de estudio se encuentra en las localidades de Sacha Loma (17°44'22.85" S, 65°34'3.99" W) y Cuturi (17°43'6.55" S, 65°33'23.72" W), separadas por una distancia de 2.3 km, ubicadas en la Cordillera de Cochabamba, provincia Mizque, a 112 kilómetros al sureste de la ciudad de Cochabamba, con una altitud de 3710 a 3880 m s.n.m. y una pendiente entre 10° y 30° (Figura 1). Con base a la información de dos estaciones meteorológicas en la región de estudio (Alalay y Toralapa), la temperatura promedio anual es de 8,7°C, la mínima promedio anual es de 1,7°C y la máxima promedio anual es de 19,3°C. En el mes más frío (julio) la temperatura mensual mínima promedio es de -5,2°C. La precipitación positiva anual es de 721 mm (Fernández et al. 2001).

El paisaje presenta fragmentos de bosque de *Polylepis besseri*, una especie arbórea endémica de los Andes de Bolivia. La vegetación arbustiva presente al interior de los fragmentos, con mayor densidad en las partes más abiertas,

está conformada principalmente por *Berberis conmutata*, *Gynoxis psilophylla*, *Baccharis dracunculifolia*, *Festuca boliviana*, *Tristerix penduliflorus*, *Mutisia boliviana* y *Rives brachybotrys* (Fernández et al. 2001). Para el estudio se seleccionaron los tres fragmentos (de cuatro) con mayor tamaño (rango 30,4–65 ha) y cuatro fragmentos pequeños (rango 2–6,1 ha) de un total de diez en el área de estudio (Figura 1). Todos los fragmentos seleccionados eran accesibles para caminar a través de ellos, ya que el resto presentaban pendientes mayores a 45° con algunas quebradas de agua.

Realizamos el estudio en la época lluviosa, entre los meses de septiembre a marzo durante los años 2002 a 2005. Para la evaluación de nidos, realizamos la búsqueda intensiva de nidos recientemente activos entre los años 2003 a 2005 (periodo septiembre a noviembre: diez días por mes, periodo diciembre a marzo: seis días por mes), cubriendo el área de los fragmentos de estudio en su totalidad.

Comportamiento de cortejo y de construcción del nido.

En los fragmentos de *P. besseri* seleccionados buscamos parejas que se encontraban iniciando la etapa reproductiva (construcción del nido). El comportamiento de cortejo junto con sucesiones de comportamiento en la construcción inicial del nido de 12 parejas encontradas fue estudiado *ad libitum* (Vaz-Ferreira 1984) por un solo observador (NH) para minimizar la perturbación.

Registro y evaluación de nidos. Encontramos 54 nidos, y registramos sus coordenadas y su estado (construcción o con huevos) para su seguimiento. No consideramos nidos ya con polluelos para lograr mayor precisión en la determinación del periodo de incubación y el éxito de los nidos (eclosión y post eclosión).

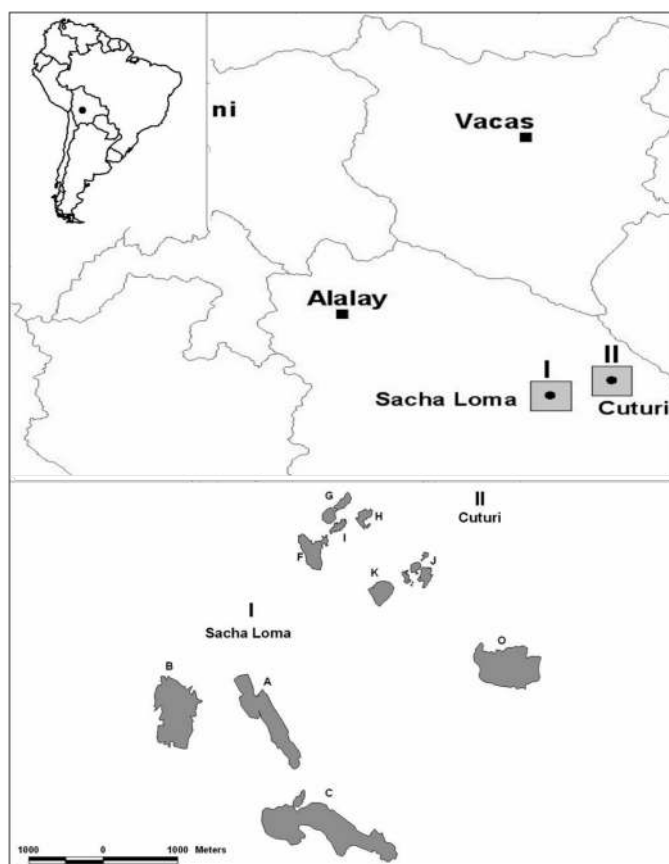


Figura 1. Mapa del sitio de estudio, indicando la ubicación de los fragmentos de *Polylepis besseri* en la localidad de Sacha Loma (fragmentos A, B y C) y Cuturi (fragmentos G, H, I y J), Bolivia, donde se encontraron los nidos de *S. yanacensis*.

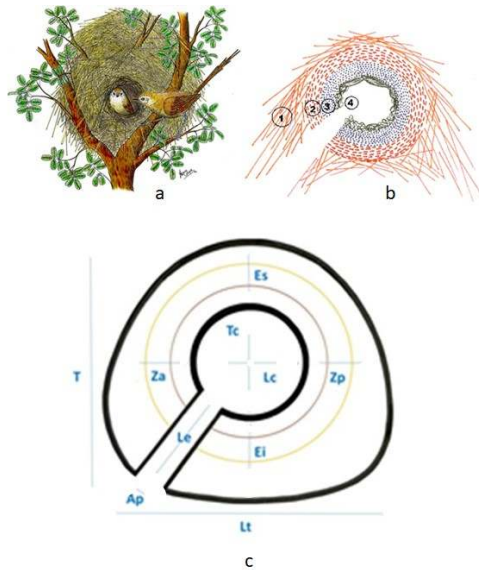


Figura 2. Nido de *S. yanacensis*. 2a) Nido construido alrededor de ramas de *P. bessi*. 2b) Capas del nido, capa externa (1), capa aislante (2), capa estructural (3) y capa de acolchamiento (4). 2c) medidas de los atributos del nido. Longitud total en la base (Lt), ancho (At), altura (T), ancho (Ap) y alto (Tp) de la puerta, largo de la entrada (Le), espesor superior (Es), espesor inferior (Ei), zona anterior (Za), zona posterior (Zp), alto (Tc) y largo (Lc) de la cámara.

Describimos las características de cada nido con base a los criterios propuestos por Hansell (2000) y Simon & Pacheco (2005) para nidos de especies neotropicales. Registramos el soporte del nido, el tipo de nido, el material que se utilizó en la construcción, la estructura (capas) y el acolchamiento de la cámara de nidificación. Para efectos de medición, extrajimos dos nidos de cada fragmento grande ($N = 6$) a los tres o cuatro días de finalizado el periodo de cría. Pesamos los nidos en el laboratorio de Zoología del Centro de Biodiversidad y Genética (Universidad Mayor de San Simón). Posteriormente, seccionamos los nidos para registrar las principales medidas (Figura 2c), longitud total en la base (Lt), ancho total (At), altura (T), ancho de la puerta (Ap), largo de la entrada o acceso a la cámara de nidificación (Le), espesor superior encima de la cámara de nidificación (Es), espesor inferior debajo de la cámara de nidificación (Ei), espesor anterior hasta la cámara de nidificación (Za), espesor posterior a la cámara de nidificación (Zp), alto de la cámara (Tc) y ancho de la cámara (Ac). Para el registro de material de construcción y material de acolchamiento, tomamos muestras de las especies vegetales utilizadas. Estas fueron identificadas en el Herbario Nacional Martín Cárdenas (Universidad Mayor de San Simón, Cochabamba). También determinamos qué elementos abióticos como plástico y papel fueron utilizados en cada nido.

Biología del anidamiento y cuidado parental. Encontramos 54 nidos desde su construcción hasta la postura del primer huevo, a los cuales registramos el número total de huevos puestos. En ausencia de los padres, realizamos la evaluación (i.e., coloración o presencia de manchas, registrados por simple observación) de seis huevos (de los tres nidos más accesibles) y el peso con una balanza electrónica KERN (0,1 g). También medimos el diámetro en la parte media y el largo total con un vernier TAJIMA (0,1 mm).

A partir del día de puesta del primer huevo, registramos el periodo completo de anidamiento en nueve nidos. De 6:00 h a 18:00 h, frente o cerca del nido, tres observadores realizaron el seguimiento diario (cuatro horas cada uno) de las tasas de visita al nido por hora (Conway & Martin 2000), monitoreando a los padres en las horas del día en las que estaban en el nido y los periodos en los que abandonaban el mismo de manera

individual o conjunta.

En 54 nidos registrados desde la etapa de construcción del nido e incubación, evaluamos los polluelos vivos y muertos a intervalos de siete días desde la etapa de eclosión de huevos hasta la partida de volantones. De esta manera el éxito de eclosión y sobrevivencia de polluelos fue calculado con base a los nidos con puesta de huevos verificada y el número de polluelos vivos cada siete días. Para establecer el estado de volantón, visitamos cada nido diariamente a partir del día 17 hasta la verificación de que alcanzaron ese estado. Adicionalmente, evaluamos el éxito de los nidos siguiendo a Mayfield (1975) a partir de nidos con registro preciso de la fecha de eclosión y los intervalos de siete días de visitas al nido para calcular días nido. La evaluación del número de huevos puestos y de polluelos en el nido se realizó con mucho cuidado, introduciendo los dedos de la mano hasta la cámara.

A lo largo del periodo de cría, observando a cuatro nidos y ocho padres, registramos el cuidado parental, y el tiempo entre visitas al nido desde la eclosión de primer huevo hasta que los polluelos abandonaron el nido (uno o ambos volantones).

RESULTADOS

Encontramos 12 parejas para el seguimiento de comportamiento de cortejo, construcción y sostén del nido durante los meses de septiembre de 2002 a marzo de 2003. Adicionalmente, encontramos 42 nidos entre 2003 y 2005 en diferentes estados de avance en la incubación de huevos.

Al menos 40 nidos (74%), de un total de 54 nidos activos, se construyeron cerca (2–8 m) de uno o hasta tres nidos viejos. Parece que los nidos se destruyen por completo en un lapso de tres a cuatro años. Cada intento reproductivo inició con la construcción de un nido. No se verificó la reutilización de nidos viejos. De los 54 nidos registrados, 39 se encontraban en fragmentos grandes y 15 en fragmentos pequeños. El periodo de puesta de huevos se extendió desde el 16, 18 y 26 de septiembre (tres nidos) hasta el 2 de febrero (un nido) con el mayor porcentaje de nidos en incubación en los meses de octubre (37%, $N = 54$) y noviembre (30%, $N = 54$) (Figura 3). Los primeros huevos eclosionaron entre el 7 y 25 de octubre y en

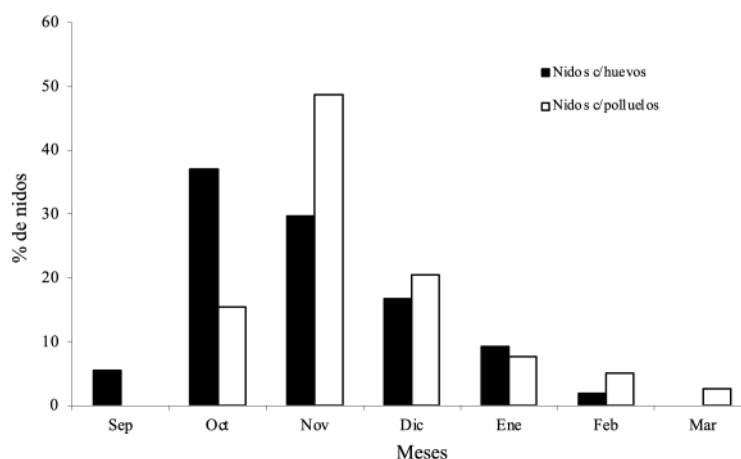


Figura 3. Porcentaje de nidos con huevos y nidos con polluelos en el periodo de puesta (septiembre a marzo) de 54 nidos monitoreados de *S. yanacensis*.

el último nido, el 23 de marzo, con una mayor cantidad de nidos con polluelos (en diferentes etapas de desarrollo) en el mes de noviembre (49%, $N = 39$) (Figura 3). No se encontraron indicios de segunda nidificación en una misma temporada.

Éxito de nidos. Registramos 43 nidos (80%) con dos huevos y 11 nidos (20%) con un huevo, con un nivel de incertidumbre máximo de un día para el día exacto de la puesta. El tamaño de la puesta tuvo un promedio de 1,8 huevos ($\pm 0,41$, $N = 54$). Durante la etapa de anidamiento, un nido cayó del soporte, y se quebraron los dos huevos. Dos nidos (cada uno con un huevo) fueron abandonados al inicio de la puesta. Uno, aparentemente fue depredado (2 huevos), y se desconoce porque fracasaron otros 11 nidos (cada uno con 2 huevos). Por lo anterior, el éxito de los nidos al momento de la eclosión (al menos eclosión de un huevo) fue de 72% (39 nidos, $N = 54$). El éxito de los nidos post eclosión hasta que los polluelos abandonaron el nido (volantones) fue de 59% (32 nidos). En esta etapa, tres nidos (6%) fueron encontrados vacíos con signos de depredación y cuatro nidos (7%) con polluelos muertos (siete individuos). En uno de ellos, el único polluelo presente, estaba congelado. De los 32 nidos exitosos, seis eran de una puesta de un huevo y 26 eran de una puesta de dos huevos. De estos últimos solo 15 lograron dos volantones y 11 lograron un solo volantón. Mientras que el éxito de la eclosión con relación al total de huevos puestos ($N = 97$) fue del 71% (69 polluelos). El éxito total o sobrevivencia de polluelos (a partir del total de huevos) hasta que abandonaron el nido fue de 48% (47 volantones). Basado en un tamaño de muestra de 1978 días nido (1150 días en la etapa de incubación y 828 días en la etapa de cría hasta volantones) calculamos el éxito según Mayfield (1975), el cual fue de 63,6%.

Descripción del nido. Los nidos fueron contruidos sobre árboles maduros (diámetro promedio: $20,4 \pm 5,3$ cm, altura promedio: $4,2 \pm 0,9$ m, $N = 53$) de *P. bessi* (rango de altura 2–6 m) (Espinoza & Kessler 2022), excepto por un nido que fue construido sobre el arbusto *Berberis conmutata* (a una altura de 2,60 m). Todos los nidos contruidos en *P. bessi* estaban ubicados en la copa del árbol, a una altura promedio de $3,02 \pm 0,33$ m. 44 nidos (83%) se encontraron sobre una rama lateral respecto a la posición central de la copa de árbol y del tronco principal. En 39 nidos (72,2%, $N = 54$) el sostén se daba por 5 a 8 ramas delgadas de diámetros de 2 a 4 cm (Figura 2a). 39 nidos (72,2%, $N = 54$) fueron contruidos con la puerta orientada hacia el norte.

Todos los nidos presentaron forma casi redondeada en

domo o globulares (más anchos en la base), con puerta lateral y pasaje estrecho recto (tubo de entrada) hacia la cámara (Figura 2a, 2c). El peso húmedo de los nidos sin huevos fue de $81,3 \pm 3,5$ g ($N = 6$). El material principal encontrado en todos los nidos y en las tres primeras capas fueron gramíneas (principalmente tallos), con una densidad progresiva de la primera hasta la tercera capa.

En su estructura, los nidos presentaban cuatro capas (Figura 2b). La primera “capa externa” presentaba tallos de gramíneas largos y gruesos, dando rigidez al armazón general. La segunda, que denominamos “capa aislante”, tenía tallos más delgados y largos que iban más pegados o entretejidos a la primera capa. La tercera “capa estructural” fue la más consistente, sólida y gruesa; constituida de gramíneas delgadas y muy pegadas unas con otras, con algo de entretejido, de tal forma que no permitía la entrada de luz. La cuarta “capa de acolchamiento” (paredes de la cámara), contenía plumones de perdices (*Nothoprocta ornata*, Tinamidae) y otras aves. Particularmente en la parte superior de la cámara se encontraban plumas remeras y timoneras incluso de la misma especie, como material más rígido y aislante en el 100% de los nidos. En la parte inferior, esta capa era delgada pero extremadamente suave porque se encontraban plumones, plumas, vilanos de *Gynoxis* spp., corteza de *Polylepis* y en algunos nidos, lana de oveja, plástico y papel. Los materiales de construcción y los promedios de las medidas de la arquitectura del nido (Figura 2c) se encuentran descritos en las Tablas 1 y 2 respectivamente.

Comportamiento de cortejo y construcción del nido. Se identificaron dos despliegues de comportamiento de cortejo en las parejas de *S. yanacensis* ($N = 12$). Un miembro efectuaba el galanteo y el otro lo recibía. El que ofrecía el galanteo emitía cantos sonoros muy largos (más de un minuto), moviendo la cola espinosa de arriba hacia abajo, repetidas veces y luego abriéndola como un abanico. Forrajeaba saltando de rama en rama y moviéndose de árbol en árbol entre el tronco y las ramas. Por su parte, el otro miembro seguía al que realizaba el galanteo, observando sus movimientos, saltando detrás de él y comiendo del lugar donde el otro había comido.

Las 12 parejas monitoreadas presentaban mayor actividad de construcción del nido a tempranas horas de la mañana (6:00 a 8:00 h) y la interrumpían entre las 10:00 y las 15:00 h. La construcción fue totalmente equitativa por ambos miembros de la pareja. El periodo de construcción del nido tuvo una duración de 9 y 10 días en 2 parejas (16,7%) con actividad con-

Tabla 1. Medidas características de seis nidos de *S. yanacensis*. Se detallan las medidas promedio ($\pm$ desviación estándar) de peso y estructura (cm). Las zonas, anterior (Za) y posterior (Zp) fueron medidas a la altura media de la cámara del nido, mientras que la longitud del nido (Lt) fue medida en la base del nido. El largo de la entrada (Le) comprende el túnel de acceso a la cámara del nido.

Atributos del nido	X	ds
Peso (g)	81,3	$\pm 3,5$
Longitud total en la base (Lt)	20,2	$\pm 3,8$
Ancho (At)	18,6	$\pm 2,5$
Altura del nido (T)	16,5	$\pm 0,6$
Ancho de la puerta del nido (Ap)	3,2	$\pm 0,2$
Alto de la puerta del Nido (Tp)	2,5	$\pm 0,4$
Largo de la entrada (Le)	6,1	$\pm 0,3$
Espesor superior (Es)	4,0	$\pm 0,9$
Espesor inferior (Ei)	5,5	$\pm 0,8$
Zona anterior (Za)	3,5	$\pm 1,4$
Zona posterior (Zp)	3,5	$\pm 0,9$
Alto de la cámara (Tc)	7,0	$\pm 0,2$
Ancho de la cámara (Ac)	8,2	$\pm 0,6$
Largo de la cámara (Lc)	7,5	$\pm 0,5$

stante cada día. Siete parejas (58,3%) construyeron en 11 a 15 días y 3 parejas (25%) construyeron el nido entre 20 a 30 días aproximadamente. Dos nidos (con un huevo cada uno) de las parejas que construyeron el nido en el mayor tiempo registrado fueron abandonados luego de una tormenta de granizo.

Durante este periodo en todas las parejas se observó mucha comunicación de cantos (un repertorio amplio de ambos miembros, a veces emitidos en conjunto); particularmente, cuando un individuo llegaba al nido y se encontraba con la pareja emitían un tipo de vocalización (dueto) no muy sonoro (*schzzz – schzzz – schzzz – schzzz*) que denominamos el canto del “encuentro”.

Determinamos cinco fases de la construcción del nido. La *Fase 1*, inicia con el acomodo de las primeras pajas (plataforma del nido) en el lugar de nidificación (ramas delgadas de *P. bessi*). La pareja trae tres a cuatro pajas largas y gruesas por viaje, las acomodan muy cuidadosamente; paralelamente emiten cantos largos, en especial uno de los miembros. Esta fase concluye con un avance del 20 % del total de la construcción (Figura 4a). *Fase 2*, en esta fase se ven más pajas derramadas en el suelo, que la pareja elimina y luego vuelve a recoger algunas para seguir construyendo. En esta fase la pareja define muy bien la entrada del nido, construyendo detalladamente lo que llegará a ser la puerta que es circular. Esta fase concluye con el entretejido de las paredes laterales del nido e inicios del futuro techo, alcanzando el 40% de la construcción (Figura 4b). *Fase 3*, en esta fase se utilizan bastantes pajas largas, con las que construyen el techo. El nido presenta sus dimensiones finales, alcanzando su forma real. Esta fase termina con un avance del 60% de la construcción y la configuración de un nido con muchas salientes de pajas pequeñas en

todos lados y alrededor, sin embargo, todavía se ven zonas claras (dejan permitir el paso de luz) en las paredes del nido (Figura 4c). *Fase 4*, se realiza el relleno con pajas pequeñas, delgadas alrededor y dentro de todo el nido, la fase finaliza con el nido completo en la parte externa, alcanzando el 80% de la construcción, a trasluz se ve completamente oscuro, lo que significa que el nido está bien relleno (Figura 4d). *Fase 5*, se realiza el revestimiento interior (cuarta capa) y acolchamiento de la cámara del nido con materiales suaves, culminando la construcción del nido.

Incubación y cuidado parental. Los seis huevos colectados para medición y devueltos a los nidos, eran blancos de forma ovoide. Presentaron 18,8 mm ($\pm 0,55$) de largo y 15,03 mm ($\pm 0,64$) de diámetro máximo y un peso promedio de 2,16 g ($\pm 0,23$).

El tiempo de incubación de los huevos fue de 21 a 24 días (N = 9 nidos). Durante este periodo, en cuatro nidos, en el día, la pareja realizaba un relevamiento en la incubación de los huevos, dejando el nido al medio día (aproximadamente de 12:00 a 15:00 h) para forrajear en conjunto (cerca del nido), permaneciendo en el nido durante la noche. A partir del momento de la eclosión, los padres alimentaron a sus polluelos principalmente con larvas y gusanos cada $10 \pm 2,7$ min. A medida que los polluelos crecían (a partir del 8vo – 9no día), el periodo de relevamiento en la pareja se hacía más largo, hasta media hora (± 8 min) y una hora (± 10 min) a la finalización del periodo de cría (a partir del día 15). Regularmente variaban las rutas de llegada al nido.

Los polluelos, altriciales, nacieron sin plumas y con los ojos cerrados. Cuarenta y un individuos abandonaron el nido en estado de volantones a los 21 días y otros seis individuos en 22

Tabla 2. Materiales utilizados para la construcción del nido de *S. yanacensis*. Se describen los materiales para las cuatro capas del nido. La capa más externa es la primera.

Capas del nido	Material utilizado
Primera a tercera capa	<i>Festuca</i> sp. (Poaceae) <i>Stipa</i> sp. (Poaceae) <i>Calamagrostis violaceae</i> (Poaceae) <i>Muhlenbergia peruviana</i> (Poaceae)
Cuarta capa (acolchamiento)	Líquenes como decoración externa en algunos Vilanos de <i>Gynoxys psilophylla</i> (Asteraceae) Plumones de perdices u otras aves Remeras y timoneras de aves Retazos pequeños de ritidoma de <i>Polylepis</i> Lana de oveja en algunos Entre 4 a 11 cerdas de caballo Fragmentos de papel Fragmentos de plástico

hasta 23 días. Luego de que los volantones abandonaron el nido, los padres seguían cuidando de ellos, alimentándolos y durmiendo cerca. En el caso de siete parejas que lograron dos volantones, se observó que cada padre (anillado) realizaba el cuidado parental de un volánton (anillado). Al parecer, los padres eran seguidos por sus hijos durante el forrajeo de artrópodos en ramas de árboles de *P. besseri*. Estas bandadas y duplas familiares fueron registradas hasta aproximadamente ocho meses posteriores al abandono del nido parental.

DISCUSIÓN

En este estudio se reportan atributos de la reproducción de *S. yanacensis* (algunos descritos por primera vez) que muestran una adaptación y especialización a bosques de *Polylepis* y las condiciones extremas de frío que se producen en los altos Andes.

La etapa reproductiva desde la construcción del nido hasta la finalización del periodo de cría de *S. yanacensis* fue bastante prolongada (ocho meses), abarcando la totalidad de la época lluviosa de la región, seguramente por la mayor abundancia de artrópodos (Collias 1964, Wolda 1980, Cahill et al. 2008) y para evitar los meses más fríos del año (junio y julio) (Herzog et al. 2003). La mayoría de los polluelos eclosionaron principalmente entre octubre y noviembre, cuando la temperatura mínima del área de estudio estaba por encima de los 0°C (Herzog et al. 2003). Entre los escasos reportes de la reproducción de Furnáridos, se encontró que *S. desmursii* (Chile) presenta un periodo reproductivo levemente menor de septiembre a febrero (Díaz et al. 2006).

El tiempo de construcción del nido varió con parejas que construyeron el nido desde nueve hasta 30 días, aunque la mayoría lo construyeron entre nueve a 15 días. Este tiempo de construcción del nido es uno de los más largos reportados en Paseriformes, aunque los reportes son escasos (Deeming & Mainwaring 2015). Otros furnáridos construyen en periodos más cortos entre cinco hasta ocho días (*Cranioleuca pyrrophia*, *Asthenes baeri* y *Synallaxis albescens*; Mezquida 2001) y entre seis a diez días (*Aphrastura spinicauda*; Moreno et al. 2005). La evidencia empírica muestra que el costo de construcción del nido es bastante grande (Mainwaring & Hartley 2013) y que las especies pequeñas como *S. yanacensis*, ejercen mucho esfuerzo construyendo nidos más elaborados y disimulados que las grandes (Collias 1964). Más aún, la especificidad del tipo y característica del material junto con las diferencias en la experiencia de los padres (Moreno et al. 2005) y las lluvias (a veces heladas) de la época (interrumpiendo la construcción) serían condicionantes para el tiempo de construcción. Por otra parte, el canto de la pareja (dueto) princi-

palmente en esta etapa, parece reforzar el lazo y la motivación a continuar con el proceso largo de construcción del nido. Los duetos se han registrado para la defensa territorial por la pareja en *Furnarius rufus* (Diniz et al. 2019) y en *S. desmursii* se reportaron cantos específicos en la etapa de anidamiento (Díaz et al. 2006).

La puesta de huevos también se produjo a lo largo de un periodo extenso (septiembre a enero aproximadamente) y el tiempo de incubación fue más largo comparado con la mayoría de furnáridos (Remsen 2003), excepto en *Premnoplex brunnescens* con 27 – 31 días (Greeney 2009). Las temperaturas más bajas de huevos como resultado de un cuidado parental bajo (menor atención del nido) de muchas aves tropicales (33°C promedio en Furnáridos) (Martin & Schwabel 2008) y del hemisferio sur se correlacionan con periodos largos de incubación (Martin et al. 2007). El tiempo largo fuera del nido de tres a cuatro horas (similar a *P. brunnescens*) (Greeney 2009) bajo condiciones ambientales de baja temperatura, con fuertes vientos (meses de agosto y septiembre) y lluvia (noviembre a enero), pueden llevar a un rápido enfriamiento de los huevos, haciendo más largo el periodo de incubación.

En *S. yanacensis*, el presente estudio confirma nidos cerrados, redondeados en domo (o globulares) construidos y disimulados sobre ramas de árboles de *Polylepis*, reportados anteriormente (Vuilleumier 1969, Zyskowski & Prum 1999, Pearman 2001, Remsen 2003). Sin embargo, el nido presenta un tubo de entrada largo (6.1 cm), lo que no coincide con el nido previamente descrito (Vuilleumier 1969, Remsen 2003). Este túnel, con una puerta torcida y estrecha evitaría el ingreso de serpientes y otros depredadores (Collias 1964). También impide un flujo intenso y directo del aire a la cámara para contener el calor, solo el movimiento de los padres ingresando y saliendo del nido (Mersten-Katz et al. 2012) seguramente genera la corriente de aire necesaria para evitar hipoxia (Deeming & Mainwaring 2015). Aunque, el nido cerrado puede estar condicionado filogenéticamente (Zyskowski & Prum 1999), de seguro confiere un resguardo térmico contra las condiciones extremas de temperaturas frías en el rango de distribución de *S. yanacensis* (2850 hasta 4600 m s.n.m.) (Fjeldsø & Krabbe 1990, Herzog et al. 2016). Un 60% del nido corresponde a la estructura, soporte y aislamiento, mientras que la cámara completa el 40%. El abundante acolchamiento de la cámara es importante para evitar el quiebre de los huevos con el movimiento que debe producirse en el nido por el viento. Por otra parte, especies pequeñas, como *S. yanacensis*, dependen de las propiedades de aislamiento del nido (número de capas, dimensión de las paredes y material) para el éxito de la incubación, más allá del calor corporal que transfieren a los



Figura 4. Etapas de la construcción del nido de *S. yanacensis*. 4a) Fase 1, inicio de la construcción. 4b) Fase 2, construcción de la puerta. 4c) Fase 3, construcción del techo. 4d) Fase 4, finalización de la construcción externa.

huevos, completan la unidad de incubación con el nido (Deeming 2013, Mainwaring et al. 2014). Adicionalmente, la fijación del nido a 5 u 8 ramas del árbol permite camuflaje y un soporte firme, seguramente necesario por los fuertes vientos que suceden en estos bosques andinos (Cahill et al. 2021).

Tanto en la arquitectura como en los materiales empleados, los nidos de *S. yanacensis* no presentaron variación entre ellos, demostrando poca plasticidad fenotípica como en otros furnáridos (Zyskowski & Prum 1999). La estructura del nido en cuatro capas, similar a otras aves (Hansell 2000), con tres capas estructurales externas para conformar el armazón, plataforma y aislante del nido presenta abundante *Festuca* spp. (3000 – 4000 m s.n.m.), material abundante en estos bosques con la ventaja del peso liviano y de ser material impermeable por la presencia de cutina. Para el anidamiento en época lluviosa resulta un excelente material impermeable por lo que parece una adaptación importante a los altos Andes, una respuesta innata a las condiciones climáticas extremas (Deeming & Mainwaring 2015). De manera similar a *Hellmayrea gularis* y *S. desmursii* que utilizan hojas de *Chusquea* (Poacea) para impermeabilizar el nido (Díaz et al. 2006, Greeney & Zyskowski 2008). Más aún, los tallos (culmos) de diferentes tamaños y diámetros, junto con dos técnicas de construcción (primera y segunda capa: tallos largos y gruesos, tercera capa: tallos cortos y delgados) indicarían que *S. yanacensis* al igual que algunos Paseriformes (Biddle et al. 2015, 2017) puede discernir los materiales para construir el nido con los atributos de soporte y aislamiento adecuados, además de colocar las ramas progresivamente más ceñidas y entretejidas desde la primera hasta la tercera capa. El comportamiento de traer tallos de diferentes tamaños y grosores al inicio de la construcción dejándolos caer para luego recogerlos del suelo a medida que se construye el nido también indica selección de material específico para cada capa. Al parecer la construcción de nidos en aves no es del todo instintiva, pudiendo regirse por genes y experiencia (Reynolds & Deeming 2015) pero aún hay pocos estudios (Healy et al. 2015).

El árbol de *Polylepis berterii* como soporte para la construcción del 98% de los nidos de *S. yanacensis* junto con el uso de poáceas, como material principal del nido, indica una vez más, la especialización y dependencia de bosques de *Polylepis* de esta especie (Fjeldså & Kessler 1996, Herzog et al. 2003, Cahill & Matthysen 2007, Cahill et al. 2020). Sin embargo, las quemadas (cada vez más frecuentes) de estos bosques, con la pérdida del estrato herbáceo (Kessler 2006), aún en las quemadas más leves, comprometería la construcción de nidos por la falta de material.

Éxito de los nidos. El éxito total de los nidos 59% junto con el éxito de la sobrevivencia de polluelos con relación al número total de huevos puestos de 48% es similar (57%–58%) al encontrado por Vargas-Rodríguez (2010) en el mismo sitio de estudio y mucho mayor comparado con otras especies en el neotrópico (<20%, Mezquida & Marone 2001). En la mayoría de los estudios, la depredación es la causa principal de pérdida y el fracaso de los nidos (Ricklefs 1969, Skutch 1985), como registró Vargas-Rodríguez (2010) para *S. yanacensis* (13 nidos depredados de 20 fracasados). Sin embargo, en nuestro estudio, solo cuatro de 22 nidos fracasados fueron depredados, sumándose más bien otras aparentes causas como las bajas temperaturas (heladas) y la infertilidad, ya que en 11 nidos (dos huevos) no hubo eclosión de ningún huevo. El estrés ambiental (Järvinen & Väisänen 1984) y la condición subóptima

de los padres (Wiggins et al. 1994) también fueron registrados como causas del fracaso y abandono de nidos en la etapa de puesta.

Incubación y cuidado parental. Para furnáridos se ha reportado una puesta con un promedio de 3.099 huevos (N = 27 especies) (Yom-Tov 1994), un promedio mayor al promedio de puesta de *S. yanacensis* (1.8). La especie hermana, *S. desmursii* y especies cercanas como *Leptasthenura platensis*, *L. aegithaloides*, *L. fuliginiceps* y *L. andicola* tienen una puesta de dos a cuatro huevos (Bencke et al. 2001, Remsen 2003, Díaz et al. 2006). Al parecer el pequeño tamaño de puesta de *S. yanacensis* se compensaría con un cuidado parental eficiente y prolongado que conlleva a una alta sobrevivencia de juveniles, como se ha observado en especies tropicales del hemisferio sur (Martin 1996, Russell et al. 2004).

Generalmente se acepta que la contribución de ambos padres es equitativa en especies con cuidado biparental (Cockburn 2006), característica también reportada en especies de furnáridos (Greeney et al. 2011). En el estudio, ambos padres permanecieron en el nido durante la noche y realizaron el relevamiento en la incubación de los huevos durante las mañanas y tardes, excepto por un periodo de aproximadamente tres horas (mediodía) cuando ambos padres salieron del nido y forrajearon en conjunto. De manera similar, pero con un periodo más largo (seis horas) de ausencia de los padres en el nido alrededor del mediodía, se observó a *Premnoplex brunescens*, pero no así en otras dos especies de furnáridos, con ausencias y permanencias más cortas y consecutivas entre las 6:00 y 18:00 h (Greeney 2009).

En algunos furnáridos, los dos padres proveen para la progenie durante el periodo de cría (Díaz et al. 2006, Greeney et al. 2011, Massoni et al. 2012), de manera similar a *S. yanacensis*. Sin embargo, en la etapa posterior a cuando los volantones dejan el nido, encontramos a ambos padres y sus hijos volando y forrajeando en grupos familiares o duplas (padre o madre e hijo) hasta que los hijos alcanzaron aproximadamente un año. En Paseriformes en el hemisferio sur gran parte de las especies estudiadas presentan cuidado parental prolongado de tres meses (Russell et al. 2004) y en furnáridos se ha reportado que volantones se quedan en los territorios parentales más de tres meses (Russell 2000), entre cuatro a nueve meses en *Furnarius rufus* (Fraga 1980). Díaz et al. (2006) mencionan que los padres siguen alimentando a volantones de *S. desmursii*, posterior al abandono del nido, pero no precisan el tiempo, mientras que Moreno et al. (2005) reportaron hasta 30 días de cuidado a volantones en bandadas familiares en *Aphrastura spinicauda*. Aunque esta característica podría evitar una segunda anidación en el año, serviría para compensar tamaños de nidada pequeños, al incrementar la sobrevivencia de la progenie (Martin 1996, Russell 2000), permitiendo su presencia en el territorio natal por periodos extensos. De manera similar a otras especies (Tarwater & Brawn 2010), al parecer, el territorio natal de *S. yanacensis* puede soportar la presencia de los padres y sus hijos (nutricionalmente independientes) a lo largo del año. Adicionalmente, es importante mencionar que el cuidado parental post etapa de cría en el nido, era dividido entre los padres (cada uno con un volantón) aparentemente enseñando a forrajear de manera eficiente, ya que a medida que transcurría el tiempo las observaciones de estas duplas o grupos familiares se hicieron menos frecuentes. Una ventaja adicional de esta segregación espacial de duplas (padre o madre e hijo) llevaría a una mayor probabilidad de

sobrevivencia de la progenie, al evitar la detección del segundo hijo por un predador (Russell 2000, Tarwater & Brawn 2010).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los pobladores de Sacha Loma y Cuturi por el acceso a sus bosques y tierras. El estudio fue financiado por la Cooperación VLIR IUC de Bélgica al Centro de Biodiversidad y Genética de la Universidad Mayor de San Simón. Nuestro agradecimiento a los revisores Carlos Bosque, Kazuya Naoki y Fernando Angulo, así como a la Editora Asociada, Flavia Montañón – Centellas por constructivas sugerencias que mejoraron significativamente la calidad del manuscrito.

REFERENCIAS

- Auer, S, R Bassar, J Fontaine & T Martin (2007) Breeding biology of passerines in a subtropical montane forest in northwestern Argentina. *Condor* 109: 321–333. <https://doi.org/10.1093/condor/109.2.321>
- Bencke, GA, CS Fontana, JKF Mähler-Jr. & CM Joenck (2001) First description of the nest of the Brown-breasted Pygmy Tyrant (*Hemitriccus obsoletus*) and additional information on the nesting of the Striolated Tit-Spinetail (*Leptasthenura striolata*). *Ornitología Neotropical* 12: 1–9.
- Biddle, LE, DC Deeming & AW Goodman (2015) Morphology and biomechanics of the nests of the Common Blackbird *Turdus merula*. *Bird Study* 62: 87–95. <https://doi.org/10.1080/00063657.2014.988119>
- Biddle, LE, AM Goodman & DC Deeming (2017) Construction patterns of birds' nests provide insight into nest-building behaviours. *Peer J* 5: e3010. <https://doi.org/10.7717/peerj.3010>
- Briggs, KV & DC Deeming (2021) Localized habitat affects size and materials used in the construction of Common Redstart *Phoenicurus phoenicurus* nests. *Bird Study* 68: 9–20. <https://doi.org/10.1080/00063657.2021.1958197>
- Cahill, JRA & E Matthysen (2007) Habitat use by two specialist birds in high-Andean *Polylepis* forests. *Biological conservation* 140: 62–69. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.07.022>
- Cahill, JRA, E Matthysen & NE Huanca (2008) Nesting biology of the giant conebill (*Oreomanes fraseri*) in the High Andes of Bolivia. *The Wilson Journal of Ornithology* 120: 545–549. <https://doi.org/10.1676/07-06.6.1>
- Cahill, JRA, M Sotéz-Gómez & E Zeballos (2020) Tijeral rufo (*Sylviothorhynchus yanacensis*, Furnariidae) con leucismo en el Parque Nacional Tunari, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 55: 231–234.
- Cahill, JRA, T Merckx, H Van Dyck, M Fernández & E Matthysen (2021) Lower density of arthropod biomass in small high-Andes *Polylepis* fragments affects habitat use in insectivorous birds. *Ecosphere* 12: e03401. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3401>
- Cockburn A (2006) Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proceedings. Biological sciences* 273: 1375–1383. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3458>
- Collias, NE (1964) The Evolution of Nests and Nest-Building in Birds. *American Zoologist* 4: 175–190. <https://doi.org/10.1093/icb/4.2.175>
- Collias, NE (1997) On the origin and evolution of nest building by passerine birds. *Condor* 99: 253–270. <https://doi.org/10.2307/1369932>
- Conway, C J & TE Martin (2000) Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution* 54: 670–685. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb00068.x>
- Deeming, DC (2013) Effects of female body size and phylogeny on avian nest dimensions. *Avian Biology Research* 6: 1–11. <https://doi.org/10.3184/175815512X13528955707337>
- Deeming, DC & MC Mainwaring (2015) Functional properties of nests. Pp 29–49 in Deeming, DC & SJ Reynolds (eds). *Nests, eggs, and incubation: new ideas about avian reproduction*, Oxford University Press, Oxford, UK. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198718666.003.0004>
- Derryberry, E, S Claramount, G Derryberry, RT Chesser, J Cracraft, A Aleixo, J Pérez-Éman, JV Jr Remsen & RT Brumfield (2011) Lineage diversification and morphological evolution in a large-scale continental radiation the Neotropical ovenbirds and woodcreepers (Aves: Furnariidae). *Evolution* 65: 2973–2986. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01374.x>
- Díaz, IA, MF Willson, SMC Gehee & JJ Armesto (2006) Observaciones sobre la biología y conservación del Colilarga (*Sylviothorhynchus desmursii*, Furnariidae) en la isla de Chiloé, Chile. *Boletín Chileno de Ornitología* 12: 44–49.
- Dickinson, EC & L Christidis (2014) The Howard and Moore complete checklist of the birds of the World. Volume 2: Passerines. Aves Press, Eastbourne, UK.
- Diniz, P, RH Macedo & MS Webster (2019) Duetting correlates with territory quality and reproductive success in a suboscine bird with low extra-pair paternity. *The Auk: Ornithological Advances*, 136: 1–13. <https://doi.org/10.1093/auk/uky004>
- Espinoza, TEB & M Kessler (2022) A monograph of the genus *Polylepis* (Rosaceae). *PhytoKeys* 203: 1–274. <https://doi.org/10.3897/phytokey.s.203.83529>
- Fernández, M, M Mercado, S Arrázola & E Martínez (2001) Estructura y Composición florística de un fragmento boscoso de *Polylepis bessi* hieron subsp. *bessi* en Sacha Loma (Cochabamba - Bolivia). *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 9: 15–27.
- Fjeldså, J & N Krabbe (1990) Birds of the High Andes. Zoological Museum, University of Copenhagen, Copenhagen, Denmark.
- Fjeldså, J & M Kessler (1996) Conserving the biological diversity of *Polylepis* woodlands of the highlands of Perú and Bolivia. A Contribution to Sustainable Natural Resource Management in the Andes. NORDECO, Copenhagen, Denmark.
- Fjeldså, J, M Irestedt & PG Ericson (2005) Molecular data reveal some major adaptational shifts in the early evolution of the most diverse avian family, the Furnariidae. *Journal of Ornithology* 146: 1–13. <https://doi.org/10.1007/s10336-004-0054-5>
- Fraga, RM (1980) The breeding of rufous horneros (*Furnarius rufus*). *Condor* 82: 58–68. <https://doi.org/10.2307/1366785>
- Greeney, HF & K Zyskowski (2008) A novel nest architecture within the Furnariidae: first nests of the White-browed Spinetail. *Condor* 110: 584–88. <https://doi.org/10.1525/cond.2008.8569>
- Greeney, HF (2009) Unusual incubation rhythms of the spotted barbtail, *Premnoplex brunnescens*. *Journal of Ornithology* 150: 529–535. <https://doi.org/10.1007/s10336-009-0372-8>
- Greeney, HF, PR Martin, RA Gelis, A SolanoUgalde, F Bonier, B Freeman & ET Miller (2011) Notes on the breeding of high-Andean birds in northern Ecuador. *Bulletin of the British Ornithologists Club* 131: 24–31.
- Hansell, M (2000) Bird Nests and Construction Behaviour. Cambridge University Press, Cambridge, UK. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139106788>
- Healy, SD, KV Morgan & IE Bailey (2015) Nest construction behaviour. Pp 16–28 in Deeming, DC & SJ Reynolds (eds). *Nests, eggs, and incubation: new ideas about avian reproduction*, Oxford University Press, Oxford, UK. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198718666.003.0003>
- Herzog, SK, R Soria & E Matthysen (2003) Seasonal variation in avian community composition in a high-Andean *Polylepis* (Rosaceae) forest fragment. *Wilson Bulletin* 115: 438–447. <https://doi.org/10.166/03-048>

- Herzog, SK, RS Terrill, AE Jahn, JV Remsen Jr, O Maillard, VH García-Solíz, R Macleod, A Maccormick & JQ Vidoz (2016) Birds of Bolivia. Field Guide. Asociación Armonía, Santa Cruz, Bolivia.
- Järvinen, A & RA Väisänen (1984) Reproduction of Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) in good and bad breeding seasons in a northern marginal area. *The Auk* 101: 439-450. <https://doi.org/10.1093/auk/101.3.439>
- Kessler, M (2006) Bosques de *Polylepis*. Pp 110-120 in: Moraes M, B Øllgaard, LP Kvist, et al. (eds). Botánica Económica de los Andes Centrales. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia.
- Mainwaring, MC & IR Hartley (2013) The energetic costs of nest building in birds. *Avian Biology Research* 6: 12-17. <https://doi.org/10.3184/15185512X13528994072997>
- Mainwaring, MC, IR Hartley, MM Lambrechts & DC Deeming (2014) The design and function of birds' nests. *Ecology and Evolution* 4: 3909-3928. <https://doi.org/10.1002/ece3.1054>
- Martin, TE (1996) Life history evolution in tropical and south temperate birds: What do we really know. *Journal of Avian Biology* 27: 263-272. <https://doi.org/10.2307/3677257>
- Martin, TE, SK Auer, RD Bassar, AM Niklison & P Lloyd (2007) Geographic variation in avian incubation periods and parental influences on embryonic temperature. *Evolution* 61: 2558-2569. <https://doi.org/10.1111/j.1558-566.2007.00204.x>
- Martin, TE & H Schwabl (2008) Variation in maternal effects and embryonic development rates among passerine species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363: 1663-1674. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.0009>
- Massoni, V, JC Rebores, GC López & MF Aldatz (2012) High coordination and equitable parental effort in the rufous horned. *Condor* 114: 564-570. <https://doi.org/10.1525/cond.2012.110135>
- Mayfield H (1975) Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bulletin* 87: 456-466.
- Mersten-Katz, C, A Barnea, Y Yom-Tov & A Ar (2012) The woodpecker's cavity microenvironment: advantageous or restricting? *Avian Biology Research* 5: 227-237. <https://doi.org/10.3184/174751912X13530894822224>
- Mezquida, ET (2001) La reproducción de algunas especies de Dendrocopidae y Furnariidae en el desierto del Monte central. Argentina. *Hornero* 16: 37-44. <https://doi.org/10.56178/eh.v16i1.911>
- Mezquida, ET & L Marone (2001) Factors affecting nesting success of a bird assembly in the central Monte Desert, Argentina. *Journal of Avian Biology* 32: 287-296. <https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2001.320401.x>
- Moreno J, S Merino, RA Vásquez & JJ Armesto (2005) Breeding biology of the thorn-tailed rayadito (Furnariidae) in south-temperate rainforests of Chile. *Condor* 107: 69-77. <https://doi.org/10.1093/condor/107.1.69>
- Navarro, G, S Arrázola, JA Balderrama, W Ferreira, N De la Barra, C Antezana, I Gómez & M Mercado (2010) Diagnóstico del estado de conservación y caracterización de los bosques de *Polylepis* en Bolivia y su avifauna. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 28: 1-35.
- Pearman, M (2001) Notes and range extensions of some poorly known birds of northern Argentina. *Cotinga* 16: 72-76.
- Port, J & HF Greeney (2015) The Spotted Barbtail (*Premnoplex brunescens*): male and female parental effort during the nestling period. *The Wilson Journal of Ornithology* 127: 87-91. <https://doi.org/10.1676/14-054.1>
- Radboone, S (1935) Notas sobre algunas aves del Lago San Martín (Santa Cruz). *Hornero* 6: 99-101. <https://doi.org/10.56178/eh.v6i1.298>
- Remsen, JV Jr (2003) Family Furnariidae (ovenbirds). Pp 162-357 in del Hoyo, J, A Elliott & DA Christie (eds). Handbook of the birds of the world. Volume 8. Lynx Edicions, Barcelona, España.
- Reynolds, SJ & DC Deeming (2015) Incubation new ideas about avian reproduction. Pp 1-7 in Deeming, DC & SJ Reynolds (eds). Nests, eggs, and incubation: new ideas about avian reproduction, Oxford University Press, Oxford, UK. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198718666.003.0001>
- Ricklefs, RE (1969) An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology* 9: 1-48. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.9>
- Russell, EM (2000) Avian life histories: Is extended parental care the southern secret? *Emu* 100: 377-399. <https://doi.org/10.1071/MU00055>
- Russell, EM, Y Yom-Tov & E Geffen (2004) Extended parental care and delayed dispersal: northern, tropical, and southern passerines compared. *Behavioral Ecology* 15: 831-838. <https://doi.org/10.1093/beheco/arh088>
- Simon, JE & F Pacheco (2005) On the standardization of nest descriptions of Neotropical birds. *Revista Brasileira de Ornithologia* 13: 143-154.
- Skutch, AF (1985) Clutch size, nesting success, and predation on nests of Neotropical birds, reviewed. *Ornithological monographs* 36: 575-594. <https://doi.org/10.2307/40168306>
- Tarwater, CE & JD Brawn (2010) The postfledging period in a tropical bird: patterns of parental care and survival. *Journal of Avian Biology* 41: 479-487. <https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2010.05006.x>
- Tobias, JA, C Sheard, AL Pigot, AJM Devenish, J Yang, F Sayol et al. (2022) AVONET: morphological, ecological and geographical data for all birds. *Ecology Letters* 25: 581-597. <https://doi.org/10.1111/ele.13898>
- Vargas-Rodríguez R (2010) Riesgo de depredación y síndromes de historia de vida en aves de ambientes fragmentados. Tesis Doctoral, Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- Vaurie, C (1980) Taxonomy and Geographical distribution of the Furnariidae (Aves, Passeriformes). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 166: 1-357.
- Vaz-Ferreira, R (1984) Etología: el estudio biológico del comportamiento animal. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Washington D. C., USA.
- Vuilleumier, F (1969) Field notes on some birds from the Bolivian Andes. *Ibis* 111: 599-608. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1969.tb02569.x>
- Wiggins, DA, T Pärt & L Gustafsson (1994) Correlates of clutch desertion by female collared flycatchers *Ficedula albicollis*. *Journal of Avian Biology* 93-97. <https://doi.org/10.2307/3677025>
- Wolda, H (1980) Seasonality of tropical insects. *The Journal of Animal Ecology* 277-290. <https://doi.org/10.2307/4289>
- Yom-Tov, Y, MI Christie & GJ Iglesias (1994) Clutch size in passerines of southern South America. *Condor* 96: 170-177. <https://doi.org/10.2307/1369074>
- Zyskowski, K & R Prum (1999) Phylogenetic Analysis of the nest architecture of neotropical ovenbirds (Furnariidae). *The Auk* 116: 891-911. <https://doi.org/10.2307/4089670>