

**Aspectos poblacionales y rol ecológico del monito del monte  
(*Dromiciops gliroides*), un marsupial clave para el bosque  
templado de Patagonia**



Tesis presentada para optar al título de Doctora en Biología

Licenciada M. Soledad Vazquez

Director: Dr. Guillermo C. Amico

Codirector: Dr. Mariano A. Rodriguez Cabal



Universidad Nacional del Comahue  
Centro Regional Universitario Bariloche

2022

## **Agradecimientos**

Esta tesis no hubiera sido posible sin la presencia, ayuda y contención de un montón de personas tanto del ambiente laboral como por fuera de él. Así que en primera instancia agradezco a la vida por haberme puesto en ese lugar maravilloso llamado Bariloche. Cada bosque, cada lago, cada lugar de muestreo fue mágico y queda grabado en mí para siempre. También me llevo algo de cada persona que encontré en el camino y que hizo de ese lugar un lugar mejor. ¡Más que afortunada por todo lo vivido!

Y ahora sí agradecimientos especiales:

A mis directores, Guille Amico y Mariano Rodriguez Cabal, por confiar en mí y darme esta oportunidad increíble cuando creí que las puertas de la ciencia estaban cerradas para mí. También por darme libertad durante todo el trayecto y por haberme hecho sentir muy contenida desde lo personal.

A mi familia por ser mi pilar y mi apoyo a cada momento y por bancarme y acompañarme siempre en lo que sea que decida.

A mis amigos y colegas: Ivon Pelliza, Giselle "Chichi" Chichizola, Lucía Zamora, Belén Yossen, Ramiro Ripa y Agustín Vitali por haberse cruzado en mi carrera y en mi vida y hacer que este camino haya estado plagado de buenas experiencias. Gracias por haberme dejado disfrutar de la biología, las salidas, el lago, el bosque y muchas cosas más.

A Gabi Pacheco, Dani Gonzalez y todos los voluntarios (¡fueron muchos por suerte!) que participaron en las tareas de campo y compartimos experiencias increíbles.

A mis colegas chilenos Roberto Nespolo, Julián Quintero Galvis, Francisco Fonturbel, Tomas Ibarra y Tomas Altamirano, que confiaron en mí y de alguna u otra forma me ayudaron o colaboraron en alguna parte de mi formación.

A Yami Sasal por las eternas discusiones estadísticas que hicieron que R se vuelva un poquito menos tedioso.

A mis amigos y coautores Luca Schenone, Ramiro Ripa y Lucía Zamora por ayudarme con el análisis de datos.

Agradezco también a la Administración de Parques Nacionales, Arelauquen Golf & Country Club, Secretaría de Medioambiente de Rio Negro, Dirección Provincial de Áreas Naturales Protegidas y Secretaria de Desarrollo Territorial y Ambiental de la Provincia del Neuquén por otorgarme los permisos para trabajar en el área de estudio.

Al CONICET por darme una beca para poder realizar este doctorado.

A la fundación Idea Wild y a la Universidad Nacional del Comahue por financiar con materiales o económicamente parte de esta tesis.

## Resumen

En los sistemas naturales coexisten numerosas especies, pero solo algunas son fundamentales para el mantenimiento de la estructura de toda la comunidad. El monito del monte (*Dromiciops gliroides*, Microbiotheriidae) es un pequeño marsupial de hábitos nocturnos y arbóreos, endémico de la porción norte del bosque templado de Patagonia, donde juega un rol clave en la dispersión de semillas de plantas con frutos carnosos. *Dromiciops gliroides* es altamente susceptible a la fragmentación y degradación del hábitat, con abundancias poblacionales extremadamente bajas en ambientes degradados. Además de su importante rol ecológico posee características filogenéticas únicas. El género *Dromiciops* es el único representante vivo del orden Microbiotheria, uno de los primeros linajes en diferenciarse entre los marsupiales; y que está más relacionado filogenéticamente con los marsupiales actuales australianos que con los sudamericanos. Estudios moleculares recientes revelaron altos niveles de diferenciación intracitado dentro del género, por lo que el género *Dromiciops* se considera hoy representado por dos especies (*D. gliroides* y *D. bozinovici*) cuyas poblaciones se distribuyen a lo largo de 950 km a ambos lados de los Andes. En esta tesis expandimos el conocimiento del género *Dromiciops* estudiando diferentes poblaciones en un contexto espacialmente heterogéneo, y analizamos diferentes aspectos de la ecología comportamental y de interacciones de *D. gliroides* en el bosque templado de Patagonia al este de los Andes. En particular: i) estimamos el área de distribución del género *Dromiciops* en Argentina, ii) identificamos los factores que determinan los patrones de actividad de *D. gliroides*, relacionando esos parámetros con los componentes del hábitat y la ubicación geográfica, y iii) caracterizamos el rol ecológico de *D. gliroides*, distinguiendo entre sus principales relaciones positivas (dispersión de semillas) y negativas (depredación de nidos de aves) en diferentes ambientes del bosque templado de Patagonia.

A partir de registros con cámaras trampa encontramos que *Dromiciops* estuvo presente en todos los tipos de bosque estudiados (coihue, ñire, lenga y selva valdiviana). Además, ampliamos la distribución conocida del género en Argentina casi 300 kilómetros al norte del límite previamente conocido. Las localidades norteñas corresponderían a *D. bozinovici*, lo cual implica la presencia de una nueva especie en Argentina. Respecto a la ecología comportamental de *D. gliroides*, encontramos variaciones a nivel temporal y espacial en sus patrones de actividad. *Dromiciops gliroides* se encuentra más activo hacia el final del verano y comienzo del otoño. Durante esta época, los individuos de *D.*

*gliroides* aumentan su consumo de alimentos con el fin de obtener reservas para soportar el periodo de hibernación. A escala espacial de microhábitat, la cobertura de arbustos se asoció positivamente con la actividad de *D. gliroides*. Estas variaciones comportamentales pueden deberse a diferencias en la disponibilidad de recursos entre microhábitats o a comportamientos de escape de los depredadores. Considerando la estructura del hábitat, nuestros resultados apoyan la importancia de la conservación del sotobosque para la supervivencia de esta especie y alertan sobre las consecuencias negativas de la degradación del hábitat. Respecto a la ecología de interacciones de *D. gliroides*, encontramos que la tasa de germinación en cuatro de los cinco grupos de plantas evaluadas aumentó con el paso por el tracto digestivo del marsupial. Además, agregando los datos de esta tesis a los obtenidos a partir de una revisión bibliográfica, encontramos que *D. gliroides* podría dispersar todas las especies de epífitas, casi una cuarta parte de las enredaderas y parásitas y cerca de la mitad de las especies de árboles y arbustos presentes en el bosque templado de Patagonia. En cuanto a sus interacciones negativas, desarrollamos dos estudios con nidos artificiales para evaluar su impacto en las comunidades de aves como posible depredador de nidos. Primero realizamos un estudio local con huevos de diferentes tamaños (codorniz y canario) y luego un estudio regional comparando el consumo de huevos en tres tipos de bosques (coihue, ñire y lenga). *Dromiciops gliroides* resultó incapaz de manipular huevos de grandes dimensiones, como el de codorniz, y romper su cáscara. Utilizando huevos pequeños (canario), encontramos que este marsupial depredó nidos en todos los tipos de bosques, pero la probabilidad de depredación fue afectada por las características estructurales de los ambientes. Al igual que lo detectado mediante los patrones de actividad, este marsupial prefirió depredar nidos ubicados en sitios con alta cobertura arbustiva, lo cual sugiere que *D. gliroides* utiliza microhábitats más densos y por eso observamos una mayor depredación en esos microsítios, además de tratarse de lugares seguros, donde se encuentra protegido contra sus propios depredadores (principalmente aéreos). Estos resultados le otorgan a *D. gliroides* un rol ecológico que era desconocido dentro del bosque templado de Patagonia en Argentina. En conclusión, esta tesis aporta datos novedosos sobre la distribución geográfica del género *Dromiciops* y actualiza el conocimiento de los patrones de actividad y roles ecológicos de *D. gliroides*. En conjunto, nuestros resultados demuestran el rol clave que desempeña *D. gliroides* como dispersor de semillas dentro del bosque, revelan su impacto potencial como predador de nidos de aves, y destacan su estrecha asociación con la vegetación del sotobosque y la importancia de su conservación para la protección de la flora

altamente endémica de este bioma. Esta información constituye un valioso aporte para el conocimiento y la planificación de estrategias de conservación de esta especie emblemática del bosque templado de Patagonia.

## Abstract

Numerous species coexist in natural systems, but only a few are essential for the maintenance of the structure of the entire community. The Monito del monte (*Dromiciops gliroides*, Microbiotheriidae) is a small marsupial of nocturnal and arboreal habits, endemic to the northern portion of the temperate forest of Patagonia, where it plays a key role in the dispersal of seeds of plants with fleshy fruits. *Dromiciops gliroides* is highly susceptible to habitat fragmentation and degradation, with extremely low population abundances in degraded environments. In addition to its important ecological role, it has unique phylogenetic characteristics. The genus *Dromiciops* is the only living representative of the order Microbiotheria, one of the first lineages to differentiate among marsupials, and which is more phylogenetically related to the current Australian marsupials than to the other South Americans. Recent molecular studies revealed high levels of intra-clade differentiation within the genus, so that the genus *Dromiciops* is now considered to be represented by two species (*D. gliroides* and *D. bozinovici*) whose populations are distributed along 950 km on both sides of the Andes. In this thesis we expand the knowledge of the genus *Dromiciops* by studying different populations in a spatially heterogeneous context, and analyze different aspects of the behavioral ecology and interactions of *D. gliroides* in the temperate forest of Patagonia east of the Andes. In particular, we: i) estimate the distribution area of the genus *Dromiciops* in Argentina, ii) identify the factors that determine the activity patterns of *D. gliroides*, relating these parameters to habitat components and geographic location, and iii) characterize the ecological role of *D. gliroides*, distinguishing between its main positive (seed dispersal) and negative (bird nest predation) relations in different environments of the temperate forest of Patagonia.

From camera trap records we found that *Dromiciops* was present in every forest type studied (coigue, Antarctic beech, lenga beech and valdivian). Besides, we extended the known distribution of the genus in Argentina almost 300 km to the north of the previously known limit. These northern localities presumably correspond to *D. bozinovici*, which implies the presence of a new species for Argentina. Regarding to the behavioral ecology of *D. gliroides*, we found temporal and spatial variations in its activity patterns. *Dromiciops gliroides* is most active in late summer and early autumn. During this period, *D. gliroides* individuals increase their food consumption in order to obtain reserves to support the hibernation period. At the microhabitat spatial scale, shrub cover was positively associated with *D. gliroides* activity. These behavioral variations may be due to differences in resource availability between

microhabitats and/or predator-avoidance behavior. Considering habitat structure, our results support the importance of understory conservation for the survival of this species and warn about the negative consequences of habitat degradation. Regarding the interactions ecology of *D. gliroides*, we found that the germination rate in four of the five plant groups evaluated increased with passage through the digestive tract of the marsupial. Furthermore, adding the data from this thesis to those obtained from a literature review, we found that *D. gliroides* could disperse all epiphyte species, almost a quarter of the vines and parasites, and about half of the tree and shrub species present in the temperate forest of Patagonia. Regarding their negative interactions, we developed two studies with artificial nests to evaluate their impact on bird communities as a potential nest predator. First we conducted a local study with eggs of different sizes (quail and canary) and then a regional study comparing egg consumption in three types of forests (coigue, Antarctic beech and lenga beech). *Dromiciops gliroides* was unable to manipulate large eggs, such as quail eggs, and break their shells. Using small eggs (canary), we found that this marsupial preyed on nests in all forest types, but the probability of predation was affected by the structural characteristics of the environments. As detected by activity patterns, this marsupial preferred to prey on nests located in sites with high shrub cover, suggesting that *D. gliroides* uses denser microhabitats and therefore we observed greater predation in these microsites, in addition to being safe places, protected against its own predators (mainly aerial). These results give *D. gliroides* an ecological role that was unknown within the temperate forest of Patagonia in Argentina. In conclusion, this thesis provides novel data on the geographic distribution of the genus *Dromiciops* and updates the knowledge of the activity patterns and ecological roles of *D. gliroides*. Overall, our results demonstrate the key role played by *D. gliroides* as a seed disperser within the forest, reveal its potential impact as a predator of bird nests, and highlight its close association with understory vegetation and the importance of its conservation for the protection of the highly endemic flora of this biome. This information constitutes a valuable contribution to the knowledge and planning of conservation strategies for this emblematic species of the Patagonian temperate forest.

## Indice

CAPÍTULO 1 Introducción general e historia natural de <i>Dromiciops</i> .....	1
Introducción general .....	1
Historia natural de <i>Dromiciops</i> .....	2
Uso y selección de hábitat.....	4
Reproducción, hibernación y nidificación .....	5
Dieta y rol ecológico .....	9
Estatus e importancia de conservación .....	10
Objetivos .....	11
Área de estudio.....	12
Estructura de la tesis .....	15
CAPÍTULO 2 Rango geográfico y límites de distribución de <i>Dromiciops</i> .....	16
Introducción .....	16
Materiales y métodos .....	17
Sitios de estudio .....	17
Diseño de muestreo .....	22
Análisis de datos .....	22
Resultados .....	23
Discusión.....	25
CAPÍTULO 3 Dinámica espacio-temporal de los patrones de actividad de <i>Dromiciops gliroides</i> .....	28
Introducción .....	28
Materiales y métodos .....	30
Sitios de estudio .....	30
Diseño de muestreo .....	30
Análisis estadísticos .....	32
Resultados .....	35
Discusión.....	39
CAPÍTULO 4.....	42
Interacciones ecológicas parte I: el rol de <i>Dromiciops gliroides</i> como dispersor de semillas .....	42
Introducción .....	42
Materiales y métodos .....	43
Área de estudio.....	43
Recolección de frutos y ensayos de alimentación en cautiverio .....	43
<i>Dromiciops gliroides</i> como dispersor clave de semillas.....	45
Análisis de datos .....	46
Resultados .....	47
Recolección de frutos y ensayos de alimentación en cautiverio .....	47
Discusión.....	59
CAPÍTULO 5.....	62
Interacciones ecológicas parte II: el rol de <i>Dromiciops gliroides</i> como depredador de nidos de aves .....	62

Sección A: Influencia del tamaño de huevo sobre la posibilidad de depredación de <i>Dromiciops gliroides</i> .....	63
Introducción .....	63
Materiales y métodos .....	64
Sitio de estudio.....	64
Diseño de muestreo.....	65
Análisis estadísticos .....	66
Resultados .....	66
Discusión.....	68
Conclusiones principales.....	70
Sección B: Efectos interactivos del hábitat y la identidad del depredador sobre los patrones de depredación de nidos de aves.....	71
Introducción .....	71
Materiales y métodos .....	73
Sitios de estudio .....	73
Diseño de muestreo.....	74
Análisis estadísticos .....	76
Resultados .....	77
Discusión.....	82
Conclusiones principales.....	85
CAPÍTULO 6.....	86
Discusión y conclusiones finales .....	86
APÉNDICE 1: Material suplementario capítulo 3. Detalles de muestreo .....	91
APÉNDICE 2: Material suplementario capítulo 5b. Detalle sitios de muestreo y variables medidas .....	98
BIBLIOGRAFÍA .....	101

# CAPÍTULO 1

## Introducción general e historia natural de *Dromiciops*

### Introducción general

La Ecología es una ciencia que indaga las múltiples relaciones que establecen los seres vivos entre sí y con el medio ambiente en el que se desarrollan. Uno de los objetivos principales de esta ciencia es entender la distribución y abundancia de los seres vivos en el ambiente físico, estudiando cómo esos patrones son afectados por las interacciones entre los organismos y entre éstos y su entorno. Varios estudios demuestran que las interacciones ecológicas influyen tanto en el número de individuos que una población posee como en el ensamble de especies de una comunidad ecológica (e.g. Holt 1977; Kneitel & Chase 2004; Suweis et al. 2013). Algunas especies son esenciales por sí solas para el mantenimiento de la estructura de las comunidades ecológicas de las que forman parte (Mills et al. 1993; Ellison et al. 2005). Estas especies clave (*keystone species*) afectan de forma desproporcionada a la aparición, distribución y densidad de muchas otras especies, y su remoción conduce a una rápida pérdida de otros organismos pertenecientes a la comunidad (Paine 1969; Tanner et al. 1994).

De este modo, una sola especie (la especie clave) posee un potencial para mantener la integridad de toda una comunidad. Por ejemplo, en el intermareal rocoso, cuando el depredador (una estrella de mar, *Pisaster ochraceus*) está ausente, su presa principal (un mejillón) se convierte en dominante y excluye a otras especies sésiles al reducir el espacio disponible; mientras que, cuando está presente, impide que las especies de niveles tróficos inferiores acaparen los recursos (Paine 1966). Algunos estudios han descripto a los depredadores superiores como especies clave, entre ellos las nutrias marinas (*Enhydra lutris*) cerca de la costa de las Islas Aleutianas (Estes & Palmisano 1974) y el lobo gris (*Canis lupus*) en el Parque Nacional Yellowstone (Ripple et al. 2001). Una interacción mutualista clave se da entre las plantas de higos (*Ficus* sp.) y sus avispa polinizadoras en los bosques tropicales. Cuando las avispa ponen huevos dentro de la inflorescencia del higo, también polinizan sus flores. Los higos sirven como una importante fuente de alimento durante todo el año para los vertebrados frugívoros, sosteniendo a las poblaciones durante los períodos de escasez de fruta (Diaz-Martin et al. 2014). En el suroeste de la Amazonia, el manakin negro (*Xenopipo atronitens*) es considerado una especie clave debido a sus desproporcionadas interacciones mutualistas como dispersor de semillas respecto a otras aves frugívoras (Santos et al. 2022).

30 Tanto si se trata de mutualismos como de relaciones depredador-presa, las interacciones clave  
31 son esenciales para el mantenimiento de comunidades estables. El bosque templado de la Patagonia  
32 andina cuenta con un alto grado de endemismos y una notable proporción de su flora que depende de  
33 la presencia de animales mutualistas para su polinización y la dispersión de sus semillas (Aizen &  
34 Ezcurra 1998; Aizen et al. 2002). Un mutualismo clave es el que ocurre entre un colibrí (*Sephanoides*  
35 *sephaniodes*), un muérdago (*Tristerix corymbosus*) y un marsupial dispersor de semillas (*Dromiciops*  
36 *gliroides*). Cuando este mutualismo se desmonta, se produce un efecto cascada sobre otros niveles  
37 tróficos, afectando a la abundancia y riqueza de artrópodos foliares (Rodríguez-Cabal et al. 2013;  
38 Rodríguez-Cabal et al. 2019) y a la complejidad de las redes de polinización y dispersión de semillas  
39 (Vitali et al. 2022). El bosque templado de la Patagonia andina constituye un tipo florístico único y  
40 aislado de otras formaciones boscosas, por lo que se comporta como una isla biogeográfica (Armesto  
41 et al. 1996). La porción norte de este bioma (aproximadamente entre 36°S y 43°S) es la de mayor  
42 diversidad y concentración de endemismos, y es la que tiene menor proporción de áreas protegidas  
43 (Armesto et al. 1998; Rodríguez-Cabal et al. 2008). Precisamente en esta zona es donde habita el  
44 género *Dromiciops* (Microbiotheriidae) (Martin 2010; Quintero-Galvis et al. 2021), considerado  
45 clave para este bosque templado.

46

## 47 **Historia natural de *Dromiciops***

### 48 Origen biogeográfico, distribución geográfica y delimitación de especies del género *Dromiciops*

49 Los marsupiales sudamericanos actuales representan aproximadamente el 10% de la riqueza de  
50 mamíferos de la región, con unas 100 especies agrupadas en los órdenes Didelphimorphia,  
51 Paucituberculata y Microbiotheria (Goin et al. 2016). El género *Dromiciops* (Microbiotheriidae) es  
52 muy particular en cuanto a su historia evolutiva dentro de los marsupiales. Este género es considerado  
53 un “fósil viviente” por ser el único representante viviente del orden Microbiotheria, un linaje que  
54 presenta mayor afinidad filogenética con los marsupiales australianos (Australidelphia) que con los  
55 sudamericanos (Ameridelphia) (Nilsson et al. 2010; Goin & Abello 2013; Mitchell et al. 2014). Tanto  
56 la evidencia fósil como la biología actual de *Dromiciops* sugieren que los microbiotéridos estaban  
57 íntimamente asociados con los bosques templados neotropicales, formando el llamado conjunto  
58 Microbiotheria-*Chusquea-Nothofagus* (HersHKovitz 1999).

59 En los últimos años se ha generado controversia sobre el número de especies dentro del género  
60 *Dromiciops*. En base a la distribución geográfica y a ciertos caracteres morfológicos, se propusieron

61 tres especies para el género *Dromiciops*: *D. bozinovici*, *D. mondaca* y *D. gliroides* (D'Elía et al.  
62 2016). Posteriormente esta propuesta fue rechazada por otros autores que sostuvieron la existencia de  
63 una especie única (Valladares-Gómez et al. 2017; Martin 2018; Suárez-Villota et al. 2018; Martin  
64 2019b). Sin embargo, nuevos estudios genéticos recientemente publicados confirmaron la existencia  
65 de *D. gliroides* y *D. bozinovici* (Quintero-Galvis et al. 2021). Estos autores realizaron  
66 reconstrucciones filogenéticas utilizando secuencias de ADN mitocondrial y nuclear en 159  
67 especímenes de 31 sitios de Chile y Argentina. El análisis filogenético resolvió tres clados principales  
68 con distribuciones geográficas discretas. El clado en primero diferenciarse corresponde al de la  
69 distribución norte (35,2°S a 39,3°S), y constituye una especie distinta: *D. bozinovici* (D'Elía et al.  
70 2016; Quintero-Galvis et al. 2021). Según sus estimaciones, *D. bozinovici* compartió un ancestro  
71 común con *D. gliroides*, actualmente más austral (39,6°S a 43,4°S) hace aproximadamente 13  
72 millones de años (Quintero-Galvis et al. 2021). D'Elía et al. (2016) propusieron una tercera especie,  
73 *D. mondaca*, que correspondería a uno de los clados sur (clado B) de *D. gliroides* según Quintero-  
74 Galvis et al. (2021), quienes han recomendado recientemente que sea reconocido taxonómicamente  
75 a nivel de subespecie (*D. gliroides mondaca*) (Quintero Galvis et al. 2022).

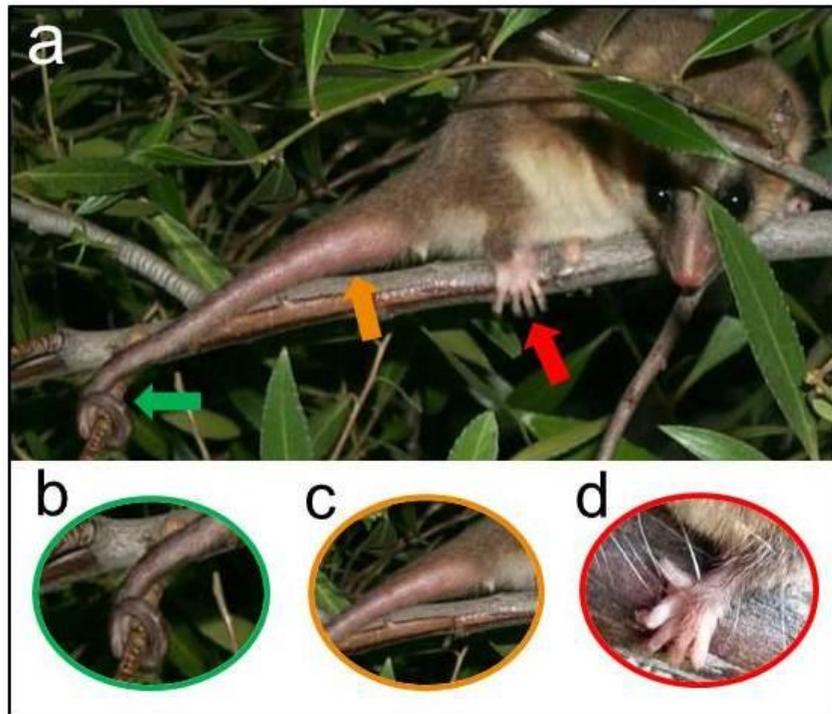
76 Dentro del género *Dromiciops*, la mayor parte del conocimiento actual proviene del estudio  
77 de diferentes poblaciones de *D. gliroides*, y *D. bozinovici*, recientemente reconocida como especie,  
78 aún requiere la examinación exhaustiva de sus poblaciones y ecología. En esta tesis consideraremos  
79 inicialmente al género de manera abarcativa, pero luego nos enfocaremos en *D. gliroides* para el  
80 estudio de sus patrones de actividad y rol ecológico.

81

## 82 Descripción general de *Dromiciops*

83 Los *Dromiciops* se caracterizan por poseer un pelaje denso y corto, de coloración parda en el dorso  
84 y más clara en la zona ventral. Poseen orejas redondeadas y cortas y ojos grandes y de color negro,  
85 adaptados a la vida nocturna (Fig. 1.1a). Su tamaño es de aproximadamente 20 cm de largo  
86 incluyendo la cola, y pesan unos 30 gramos (Rodríguez-Cabal et al. 2008). La cola es prensil (Fig.  
87 1.1b), y como otros marsupiales, la utilizan para acumular reservas de grasa. Así, el diámetro de la  
88 cola varía durante el año, siendo más gruesa a comienzos del otoño como estrategia de reserva para

89 el período de torpor (Fig. 1.1c). Están bien adaptados a la vida arbórea; tienen pulgares oponibles en  
90 las cuatro extremidades (Fig. 1.1d), lo cual junto a su cola prensil les permiten desplazarse con gran  
91 agilidad entre arbustos y árboles, de ahí su nombre común “monito del monte” (Jiménez et al. 2005).  
92 Las dos especies de *Dromiciops* difieren principalmente en la tonalidad del color, siendo *D.*  
93 *bozinovici* más pálido; y con hocico y orejas más cortos (Nespolo et al. 2021). Desde el punto de  
94 vista comportamental, *D. bozinovici* parece tener menores niveles de actividad y reactividad a la  
95 presencia humana, y quizás un menor metabolismo en reposo (Mejías et al. 2021).



96  
97 **Figura 1.1:** Caracterización morfológica de *Dromiciops*. a) Individuo de *D. gliroides* donde puede observarse  
98 la coloración del pelaje y sus ojos grandes y negros. b) Detalle de la cola prensil. c) Base de la cola. Su  
99 diámetro varía a lo largo del tiempo porque allí almacena reservas de grasa para el invierno. d) Pulgar  
100 oponible, el cual junto a su cola prensil le otorgan características de hábil trepador. Foto: Romina Vidal-  
101 Russell

102  
103 Uso y selección de hábitat

104 Aunque se asoció principalmente a los bosques primarios de *Nothofagus* con un denso sotobosque  
105 de bambú (*Chusquea* spp.) (Rodríguez-Cabal & Branch 2011), *D. gliroides* muestra una amplia  
106 tolerancia a diferentes ambientes. Este marsupial también ha sido capturado en bosques de baja  
107 estatura con baja densidad de arbustos (Patterson et al. 1990) y ha sido capaz de dispersarse a través  
108 de corredores ribereños a áreas con escasa cobertura arbórea (Smith-Ramirez et al. 2010). También

109 se han encontrado individuos de *D. gliroides* en pequeños fragmentos de bosques secundario  
110 dominados por mirtáceas (Fontúrbel et al. 2010) e incluso en matrices de plantaciones de árboles  
111 exóticos (Salazar & Fonturbel 2016; Uribe et al. 2017). La exposición solar en estos ambientes  
112 degradados le confiere la posibilidad de un mejor aprovisionamiento de frutos durante el verano  
113 (Fontúrbel et al. 2017a). Sin embargo, este marsupial es incapaz de moverse a través de hábitats  
114 abiertos (Fontúrbel et al. 2010) y es muy susceptible a las presiones antrópicas, como la pérdida y  
115 fragmentación de su hábitat y las alteraciones asociadas a la introducción de especies exóticas  
116 (Rodríguez-Cabal et al. 2007; Rodríguez-Cabal et al. 2013).

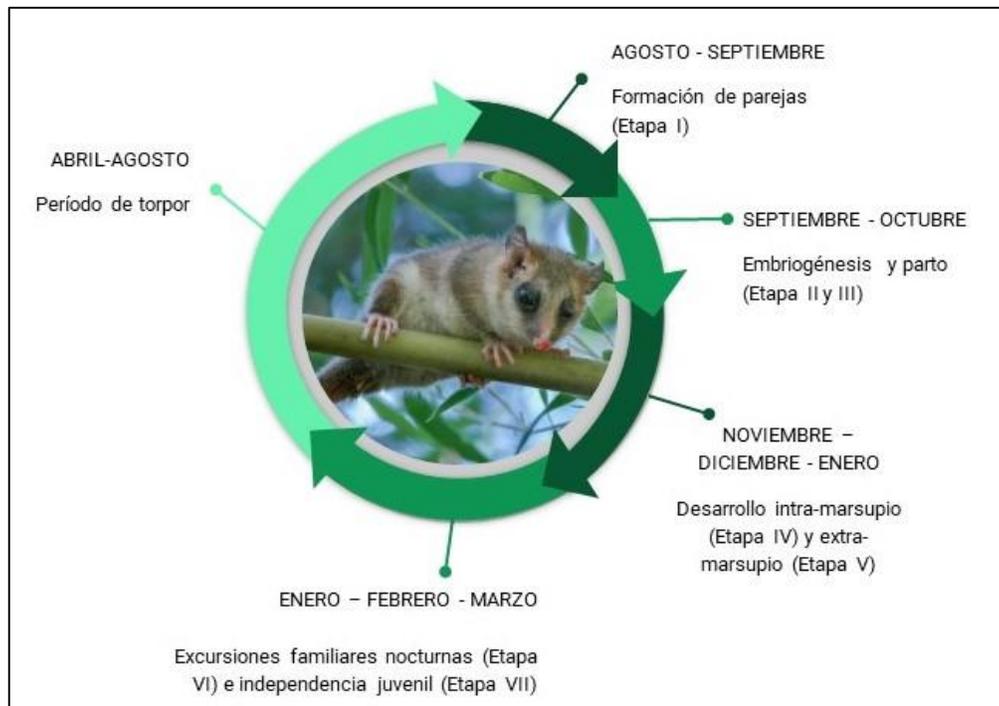
117 Dentro del bosque, los individuos de *D. gliroides* ocupan superficies relativamente grandes (área  
118 de acción:  $1.6 \pm 0.6$  ha; Fontúrbel et al., 2012), usando árboles y arbustos para su movilidad. En el  
119 sotobosque usa principalmente ramas horizontales o con poca inclinación, con ángulos menores a  
120  $30^\circ$ , y un diámetro promedio de 3 cm. El sustrato seleccionado por este animal es el maqui  
121 (*Aristotelia chilensis*) y los otros más usados son la caña colihue (*Chusquea culeou*) y las ramas  
122 muertas (Balazote Oliver 2018). La actividad de *D. gliroides* varía durante la noche (llegando a durar  
123 hasta 14 h, de 19:00 h a 09:00 h) y a lo largo del periodo de actividad. En promedio, los picos de  
124 actividad se producen unas horas después del anochecer (aproximadamente a las 23:00 h) y unas  
125 horas antes del amanecer (aproximadamente a las 03:00 h). Los patrones de actividad mensual son  
126 más amplios (en términos de tiempo) al final del verano austral, aumentando de enero a febrero, y de  
127 nuevo en marzo, hasta que disminuyen a principios de mayo y se hacen nulos a fines de ese mes (Di  
128 Virgilio et al. 2014; Fontúrbel et al. 2014; Rodríguez-Gómez & Fontúrbel 2020). Esto refleja  
129 probablemente un comportamiento de *D. gliroides* como respuesta a una mayor disponibilidad de  
130 frutos carnosos hacia el final del verano (Fontúrbel et al. 2017b).

131

### 132 Reproducción, hibernación y nidificación

133 Según Muñoz-Pedrerros et al. (2005), el ciclo reproductivo de *D. gliroides* se divide en siete etapas.  
134 Los individuos alcanzan la madurez sexual al segundo año de edad (es un animal relativamente  
135 longevo, con individuos de 5-6 años capturados en el campo: Balazote-Oliver, 2018). Comienzan a  
136 reproducirse en agosto-septiembre (etapa I; Fig. 1.2). Luego producen de 1 a 4 crías (las hembras  
137 tienen cuatro mamás) que se desarrollan en el útero durante aproximadamente un mes (etapa II; Fig.  
138 1.2). Alrededor de principios de noviembre migran al marsupio (etapa III; Fig. 1.2) e inician la  
139 lactancia (etapa IV; Fig. 1.2). En diciembre-enero, los individuos jóvenes en la bolsa abandonan el  
140 marsupio para hacer excursiones de exploración cortas (etapa V; Fig. 1.2). Por último, los juveniles

141 realizan excursiones familiares durante los meses de enero y febrero (etapa VI; Fig. 1.2). Luego, los  
 142 juveniles se independizan en marzo (etapa VII; Fig. 1.2) y comienzan a prepararse para la hibernación  
 143 que suele extenderse hasta agosto.



144

145

146 **Figura 1.2:** Etapas del ciclo anual de *Dromiciops*. Modificado a partir de Muñoz-Pedreros et al. (2005).

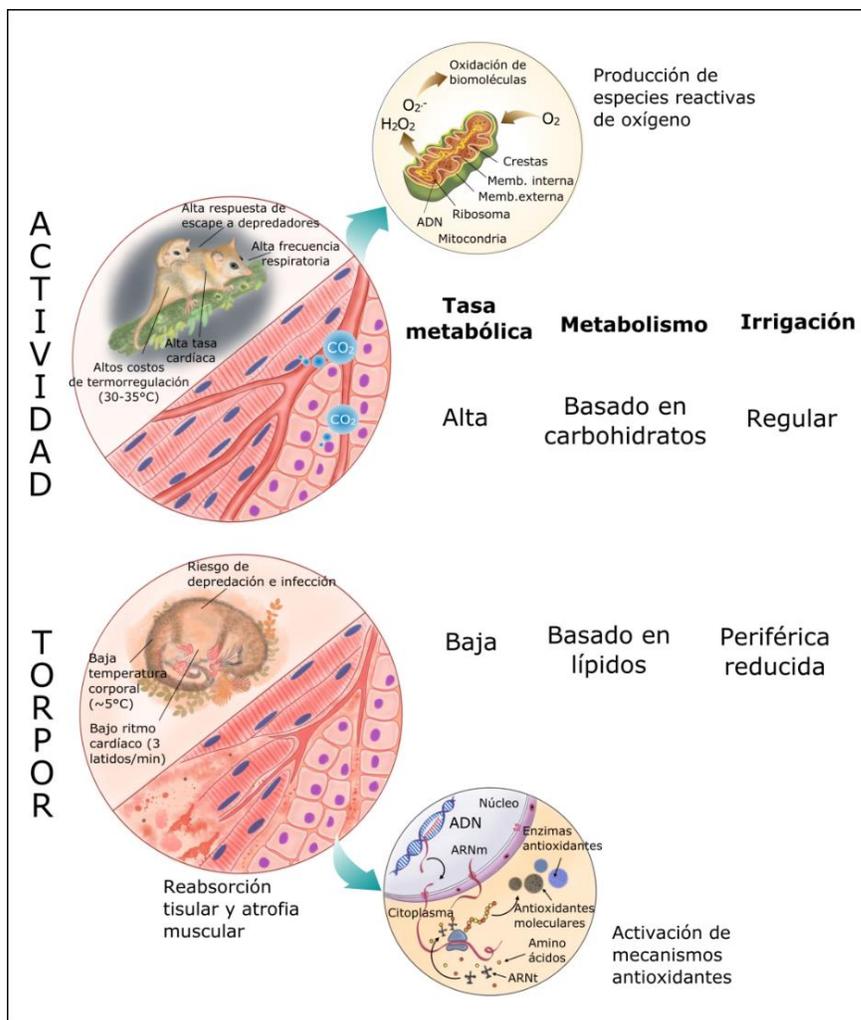
147

148 A *D. gliroides* se lo conoce como "hibernador oportunista" en referencia a los animales que  
 149 caen en una depresión metabólica durante el invierno (hibernación), pero también exhibe un estado  
 150 de letargo diario (torpor) (Bozinovic et al. 2004; Nespolo et al. 2010; Cortés et al. 2011). La  
 151 profundidad y duración de su estado tórpido dependen de los efectos conjuntos de la temperatura  
 152 ambiental y la disponibilidad de comida. Esta transición se caracteriza por una reducción progresiva  
 153 de la tasa metabólica y de la temperatura corporal, hasta un límite de unos 1-2°C (*D. gliroides* no  
 154 tolera las temperaturas de congelación). En promedio, los individuos en torpor reducen su tasa  
 155 metabólica hasta el 92% de sus valores activos (Nespolo et al. 2010); la frecuencia cardíaca puede  
 156 llegar a solo 3 latidos por minuto y la frecuencia respiratoria puede ser inferior a 1 por minuto  
 157 (Nespolo et al. 2020).

158

159 Durante los períodos de letargo, los animales utilizan sus reservas de grasa cambiando su  
 160 fisiología de un metabolismo basado en carbohidratos a un metabolismo basado en lípidos (Fig. 1.3;  
 Nespolo et al. 2018). En el caso de *D. gliroides*, los individuos pueden pasar de una hibernación

161 profunda a una condición completamente activa en menos de una hora, sin ningún signo de estrés.  
 162 Esto se explica por una serie de cambios moleculares coordinados, regidos por la expresión  
 163 diferencial de genes en diferentes tejidos que protegen a las células de las especies reactivas de  
 164 oxígeno y de la muerte celular (Fig. 1.3; Nespolo et al. 2018). Estos mecanismos fisiológicos de  
 165 adaptación para hacer frente a las consecuencias del hipometabolismo y el frío durante el torpor le  
 166 permiten a *D. gliroides* ahorrar suficiente energía para su reproducción y supervivencia.

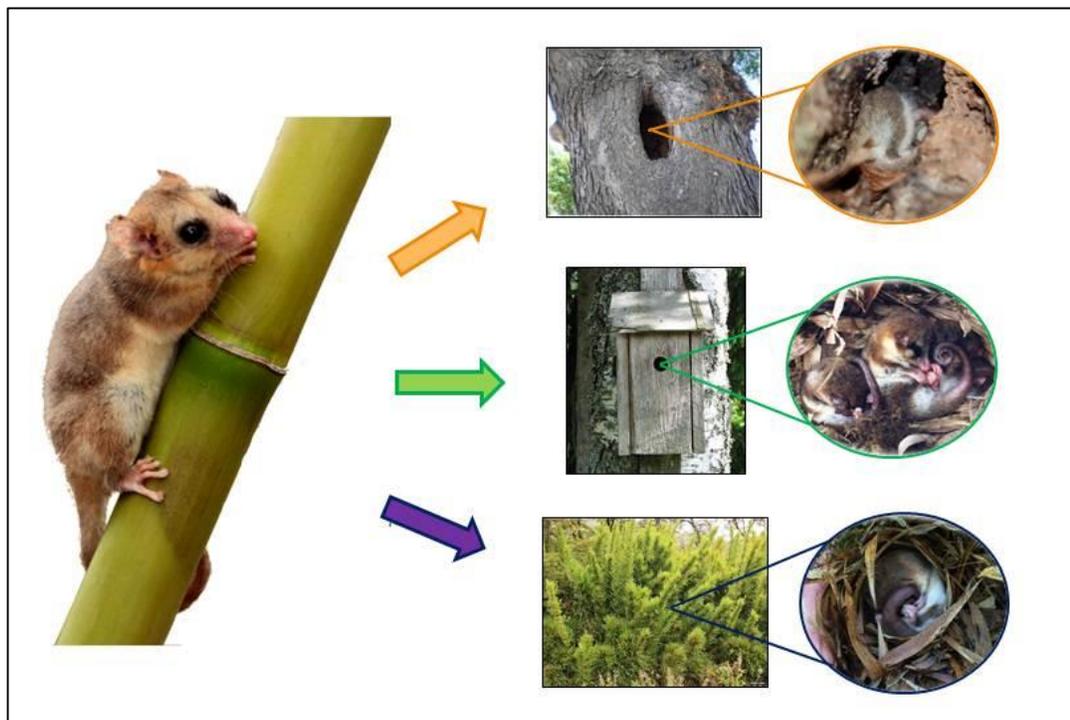


167  
 168 **Figura 1.3:** Comparación de los mecanismos fisiológicos y moleculares que ocurren en individuos de  
 169 *Dromiciops* que se encuentran en estado activo y de torpor. Modificado de Fontúrbel et al. (2022).

170  
 171 Los individuos de *D. gliroides* hibernan dentro de sus nidos y la nidificación comunal es  
 172 habitual (Franco et al. 2011; Celis-Diez et al. 2012), aunque en algunos casos también ocurre  
 173 nidificación solitaria con animales arrollados individualmente dentro del nido. La edad tiene  
 174 importantes efectos sobre la anidación de estos animales, ya que los juveniles suelen encontrarse

175 agrupados la mayoría de las veces, mientras que los adultos lo hacen de manera solitaria. En cambio,  
176 el sexo y la masa corporal parecen no influir en la anidación comunal de *D. gliroides* (Celis-Diez et  
177 al. 2012). Este animal construye nidos con materiales bien aislantes para afrontar el invierno  
178 (Honorato et al. 2016) y modifica el número de materiales utilizados según la altitud (Altamirano et  
179 al. 2019). En estudios realizados con cajas-nido se ha encontrado que los nidos de *D. gliroides* son  
180 esféricos, con una sola entrada, contruidos con hojas de árboles y arbustos (principalmente hojas de  
181 *Chusquea* spp.) y briófitas, revestidos con helechos o musgos (Celis-Diez et al. 2012; Honorato et  
182 al. 2016). La altura a la que *D. gliroides* ubica sus nidos en el árbol es variable, entre 1 y 14 m  
183 (Jimenez & Rageot 1979; Godoy-Güinao et al. 2018; Vazquez et al. 2020). Por último, *D. gliroides*  
184 también muestra flexibilidad comportamental en cuanto a la colocación de nidos (Fig. 1.4), ya que  
185 los construye tanto dentro de cavidades como fuera de ellas (Fig. 1.5) (Vazquez et al. 2020). Esta  
186 amplitud comportamental puede ser un aspecto central de su capacidad para sobrevivir y explotar  
187 recursos en hábitats heterogéneos.

188



189

190 **Figura 1.4:** Flexibilidad exhibida por *D. gliroides* en su comportamiento de nidificación. Pueden observarse  
191 nidos contruidos en una cavidad natural (círculo naranja), una cavidad artificial o caja-nido (círculo verde)  
192 y fuera de cavidades (círculo violeta), sobre cañas de bambú. Modificado de Vazquez et al. (2020).

193



194  
195 **Figura 1.5:** Nido fuera de cavidad construido por *D. gliroides* hallado en la zona de Puerto Blest. a) El  
196 nido estaba entrelazado a unas pequeñas ramas por fuera de un tronco de *Saxegothaea* conspicua, a 1,8 m  
197 desde el suelo. b) Detalle del nido, construido principalmente por musgos ( $\approx 90\%$ ) y algunas hojas y  
198 ramas secas.  
199

#### 200 Dieta y rol ecológico

201 Si bien la información cuantitativa sobre la diversidad trófica de la dieta de *Dromiciops* es escasa,  
202 datos provenientes de campo y ensayos en laboratorio señalan a *D. gliroides* como omnívoro  
203 (Quijano 2008; Amico et al. 2009; Cortés et al. 2011; Celis-Diez et al. 2012). Además de consumir  
204 frutos de varias especies, *D. gliroides* presenta una dieta con una marcada ingesta de insectos,  
205 hallándose en sus heces coleópteros, ortópteros y lepidópteros (Celis-Diez et al. 2012). Se ha  
206 demostrado que *D. gliroides* no parece ser selectivo sino más bien oportunista, variando el uso de  
207 recursos según la estación del año y la disponibilidad de alimentos (Quijano 2008). El consumo de  
208 invertebrados es mayor en primavera, disminuyendo hacia el verano y otoño, donde aumenta el  
209 consumo de frutos (Quijano 2008). La disponibilidad de frutos representa un importante  
210 condicionante de los hábitos alimentarios de este marsupial. *Dromiciops gliroides* podría ser el  
211 dispersor principal de al menos 16 especies de plantas que poseen frutos de tamaño mayor a los 11  
212 mm, que las aves no pueden consumir (Amico et al. 2009; Mora & Soto-Gamboa 2011), e incluso  
213 dispersar semillas de la mayoría de las especies de plantas que producen frutos carnosos en el bosque

214 templado de Patagonia (Amico et al. 2009). En bosques de Chile también ha sido reportado como  
215 depredador de huevos y juveniles de rayadito (*Aphrastura spinicauda*) (Cornelius 2007 en Celis-  
216 Diez et al. 2012) y de algunas aves que nidifican en cavidades (Altamirano et al. 2013).

217 En el bosque templado de Patagonia ocurre una relación mutualista única compuesta por un  
218 muérdago (quintral: *Tristerix corymbosus*), un ave polinizadora (colibrí rubí: *Sephanoides*  
219 *sephaniodes*) y el marsupial dispensor (monito del monte: *D. gliroides*) (Amico & Aizen 2000; Aizen  
220 2003, 2005). El colibrí es responsable de la polinización de casi el 20% de los géneros endémicos de  
221 la flora leñosa de este bioma, incluyendo al quintral (Aizen et al. 2002), el cual florece en invierno y  
222 el néctar producido por sus flores constituye el único recurso alimenticio para el colibrí durante ese  
223 período (Smith-Ramírez 1993; Aizen & Ezcurra 1998; Aizen et al. 2002). El colibrí es un importante  
224 (casi exclusivo) polinizador del muérdago (Aizen 2003, 2005), lo que hace que sea un mutualismo  
225 de polinización obligatorio para ambas especies en los meses de invierno. Dentro del bosque  
226 templado, el muérdago produce frutos maduros de color verde, que no son detectables por las aves,  
227 que dependen del contraste cromático, pero no resultan un impedimento para *D. gliroides*, que es  
228 nocturno y localiza su alimento usando el olfato (Amico et al. 2011). El marsupial es el único  
229 dispensor conocido del muérdago en este bosque y el paso de las semillas a través de su intestino es  
230 crucial para lograr la germinación (Amico & Aizen 2000). Además, el comportamiento trepador de  
231 *D. gliroides* favorece el establecimiento de las plantas ya que, luego de pasar por el intestino del  
232 animal, las semillas suelen ser defecadas en ramas de tamaños y hospedadores adecuados (Amico et  
233 al. 2017). Como consecuencia, la abundancia y distribución del quintral y la presencia del marsupial  
234 están espacialmente correlacionadas tanto a pequeña como a gran escala (García et al. 2009;  
235 Rodríguez-Cabal & Branch 2011; Sasal et al. 2021). Por eso es muy importante la conservación de  
236 *D. gliroides* en estos bosques donde, además de dispersar otras especies, es el único dispensor del  
237 quintral, que a su vez es un recurso clave para la supervivencia invernal del colibrí.

238  
239 Estatus e importancia de conservación

240 *Dromiciops gliroides* ha sido clasificado como casi amenazado según la IUCN (Martin et al. 2015)  
241 y como vulnerable en Argentina (Martin 2019a). Las principales amenazas que sufre esta especie  
242 están directamente relacionadas con las modificaciones antrópicas que producen pérdida y  
243 fragmentación de su hábitat natural. El bosque templado de Patagonia es un ecosistema fuertemente  
244 amenazado por actividades antrópicas como deforestación, ganadería, agricultura, plantaciones  
245 forestales y urbanización. La degradación del hábitat de *Dromiciops* se produce principalmente como

246 consecuencia del uso ganadero de los bosques patagónicos y de los incendios forestales (Martin  
247 2019a). Rodríguez-Cabal et al. (2007) encontraron que en sitios de bosque continuo hubo en  
248 promedio 27 individuos de *D. gliroides* por hectárea, mientras que en zonas fragmentadas solo 1  
249 ind./ha. En otro estudio se encontró que en sitios invadidos por especies exóticas (ungulados) *D.*  
250 *gliroides* se extinguía ecológicamente (Rodríguez-Cabal et al. 2013). Si bien *D. gliroides* ha  
251 demostrado ser tolerante a una gran diversidad de ambientes (ver sección “Uso y selección de  
252 hábitat”), la continuidad de hábitat es clave en su conservación ya que los individuos no se mueven  
253 a través de ambientes no forestados (Fontúrbel et al. 2012).

254 Conservar a *Dromiciops* debería ser una prioridad. Por un lado, se trata de un marsupial  
255 endémico del bosque templado de Patagonia y taxonómicamente particular debido a su unicidad  
256 filogenética (con lo cual si se pierde este género se pierde toda una línea evolutiva). Por otro lado,  
257 desempeñan un rol clave como dispersores de semillas (Amico et al. 2009) y como agente indirecto  
258 de la preservación de biodiversidad a través de sus interacciones ecológicas. La conservación de  
259 *Dromiciops* como especie focal implica también la preservación de las interacciones biológicas de  
260 las que dependen muchas otras especies, manteniendo así indirectamente toda la biodiversidad del  
261 bosque templado patagónico, que se ve crecientemente amenazada por la destrucción, degradación y  
262 fragmentación del hábitat.

263

## 264 **Objetivos**

265 El objetivo principal de esta tesis es ampliar el conocimiento del género *Dromiciops* y su distribución  
266 geográfica en Argentina y analizar diferentes aspectos de la ecología del monito del monte (*D.*  
267 *gliroides*) en diferentes ambientes del bosque templado de Patagonia. En Argentina, la mayoría de  
268 los estudios sobre esta especie han sido confinados casi exclusivamente a bosques de coihue  
269 (*Nothofagus dombeyi*) con presencia de quintral (*Tristerix corymbosus*) (Amico et al. 2009; García  
270 et al. 2009; Rodríguez-Cabal & Branch 2011; Di Virgilio et al. 2014; Amico et al. 2017; Balazote  
271 Oliver et al. 2017), y poco se sabe sobre su ocurrencia, actividad y rol ecológico en otros tipos de  
272 bosque dentro de los bosques templados de la Patagonia andina. Esta tesis propone expandir el  
273 conocimiento del género, y en particular de la especie *D. gliroides*, estudiando diferentes poblaciones  
274 en un contexto espacialmente heterogéneo y a lo largo de todo el periodo de actividad de la especie.  
275 Para ello se pretende:

- 276     ▪ Estimar el área de distribución geográfica del género *Dromiciops* en Argentina (Cap. 2)

- 277       ▪ Identificar los factores que determinan los patrones de actividad de *D. gliroides*, relacionando  
278       esos parámetros con características del hábitat (tipo de bosque, estructura de la vegetación)  
279       en diferentes ambientes del bosque templado de Patagonia (Cap. 3).
- 280       ▪ Caracterizar y cuantificar el rol ecológico de *D. gliroides*, distinguiendo entre relaciones  
281       positivas (dispersión de semillas) (Cap. 4) y negativas (depredación de nidos de aves) (Cap.  
282       5) en diferentes ambientes del bosque templado de Patagonia.

283

#### 284 **Área de estudio**

285 Trabajamos en diferentes ambientes dentro del bosque templado de la Patagonia andina,  
286 perteneciente a la subregión biogeográfica subantártica (Morrone 2015). El clima de la región es  
287 templado-frío, con una estación seca en primavera-verano (noviembre–marzo) y una estación  
288 húmeda en otoño-invierno (abril–septiembre). La temperatura media en las zonas boscosas es de 15  
289 °C en verano y de 3 °C en invierno (Mermoz & Martin 1987). La presencia de la Cordillera de los  
290 Andes actúa como una barrera topográfica a los vientos húmedos del Pacífico, provocando  
291 precipitaciones abundantes en la ladera occidental (Chile) y un descenso pronunciado de las  
292 precipitaciones de oeste a este en la ladera oriental, en Argentina (Barros et al. 1983; Jobbágy et al.  
293 1995). En el oeste de nuestra área de estudio, cerca del límite con Chile, la precipitación media anual  
294 alcanza los 3000 mm, mientras que en el este es inferior a 1000 mm. El clima, el suelo y la topografía  
295 a lo largo de esta transición biogeográfica generan diferentes estructuras y tipos de bosques, todos  
296 dominados por las falsas hayas o hayas australes del género *Nothofagus* (Aizen & Ezcurra 1998;  
297 Kitzberger 2012; Arana et al. 2021).

298       Los sitios seleccionados para desarrollar esta tesis fueron representativos de los principales  
299 tipos de bosques presentes dentro del bosque templado de Patagonia en Argentina: bosques  
300 dominados por coihue (*Nothofagus dombeyi*), por ñire (*N. antarctica*), por lenga (*N. pumilio*) y selva  
301 valdiviana (Veblen et al. 1996; Lara et al. 2000; Kitzberger 2012). Estos bosques tienen diferentes  
302 atributos característicos (e.g. follaje, cobertura arbórea, vegetación del sotobosque) que definen su  
303 complejidad estructural (Veblen et al. 1996; Kitzberger 2012) y en muchos casos se encuentran  
304 próximos unos a otros asociados al tipo de suelo, la exposición de la ladera o la altitud.  
305 Seleccionamos los sitios contemplando el uso histórico de la tierra, la presencia de ganado y el grado  
306 de conservación del sotobosque, de modo que resulten todos ellos semejantes. En la tabla 2.1 en

307 capítulo 2 se puede ver el detalle de la ubicación de cada uno sitio en relación a las áreas protegidas.  
308 A continuación, describimos los cuatro tipos de bosques donde desarrollamos esta tesis:

309 *Bosque de coihue* (*Nothofagus dombeyi*) – un bosque perenne que ocurre en valles y laderas  
310 (debajo de 1100 m.s.n.m.) asociado a lagos y arroyos, en sectores con precipitaciones que varían  
311 entre 1500 mm y 2500 mm al año. Los árboles del dosel superan los 30 m de altura (Lara et al. 2000).  
312 El sotobosque está dominado por el bambú *Chusquea culeou*, que forma densos matorrales de hasta  
313 casi 5 m de altura (Veblen et al. 1996). Otras especies comunes en este estrato son *Aristotelia*  
314 *chilensis*, *Schinus patagonicus*, *Berberis* spp., *Azara microphylla*, *Ribes magellanicum*, y *Maytenus*  
315 spp. (Lara et al. 2000).

316 *Bosque de ñire* (*N. antarctica*) – un bosque deciduo con una especie principal que ocurre tanto  
317 en forma de árbol como arbusto y forma densos matorrales en laderas xéricas empinadas con suelos  
318 poco profundos (Veblen et al. 1996). Otras especies que conforman el estrato arbustivo son *Schinus*  
319 *patagonicus*, *Aristotelia chilensis*, *Maytenus boaria*, *Diostea juncea*, *Berberis* spp. y *Maytenus*  
320 *chubutensis* (Lara et al. 2000).

321 *Bosque de lenga* (*N. pumilio*) – un bosque deciduo que ocurre en sitios más fríos y altas  
322 elevaciones (más de 1000 m.s.n.m.), donde mucha de la precipitación cae como nieve (1500–2500  
323 mm). En general, el sotobosque es abierto y está compuesto de arbustos perennes bajos entre los que  
324 predominan *Maytenus boaria*, *Schinus patagonicus*, *Aristotelia chilensis*, *Berberis* spp. y *M.*  
325 *chubutensis* (*Chusquea tenuiflora* y *C. culeou*) (Veblen et al. 1996; Lara et al. 2000).

326 *Selva valdiviana* – se caracteriza por la existencia de más de un estrato arbóreo, la presencia  
327 de lianas y enredaderas, y la alta complejidad del sotobosque. El estrato arbóreo superior está  
328 dominado por coihue (*N. dombeyi*) y el segundo estrato está formado por varias especies, entre ellas  
329 mañío hembra (*Saxegothea conspicua*), palo santo (*Dasyphyllum diacanthoides*) y huahuán  
330 (*Laureliopsis phillipiana*). Sobre los árboles crecen también hemiparasitas y epífitas y la flora  
331 líquénica alcanza gran desarrollo (Brion et al. 1988). Si bien es un tipo de ambiente originalmente  
332 muy extendido del lado chileno, en Argentina está restringido exclusivamente a dos zonas: Puerto  
333 Blest (Provincia de Río Negro) y Lago Puelo (Chubut).

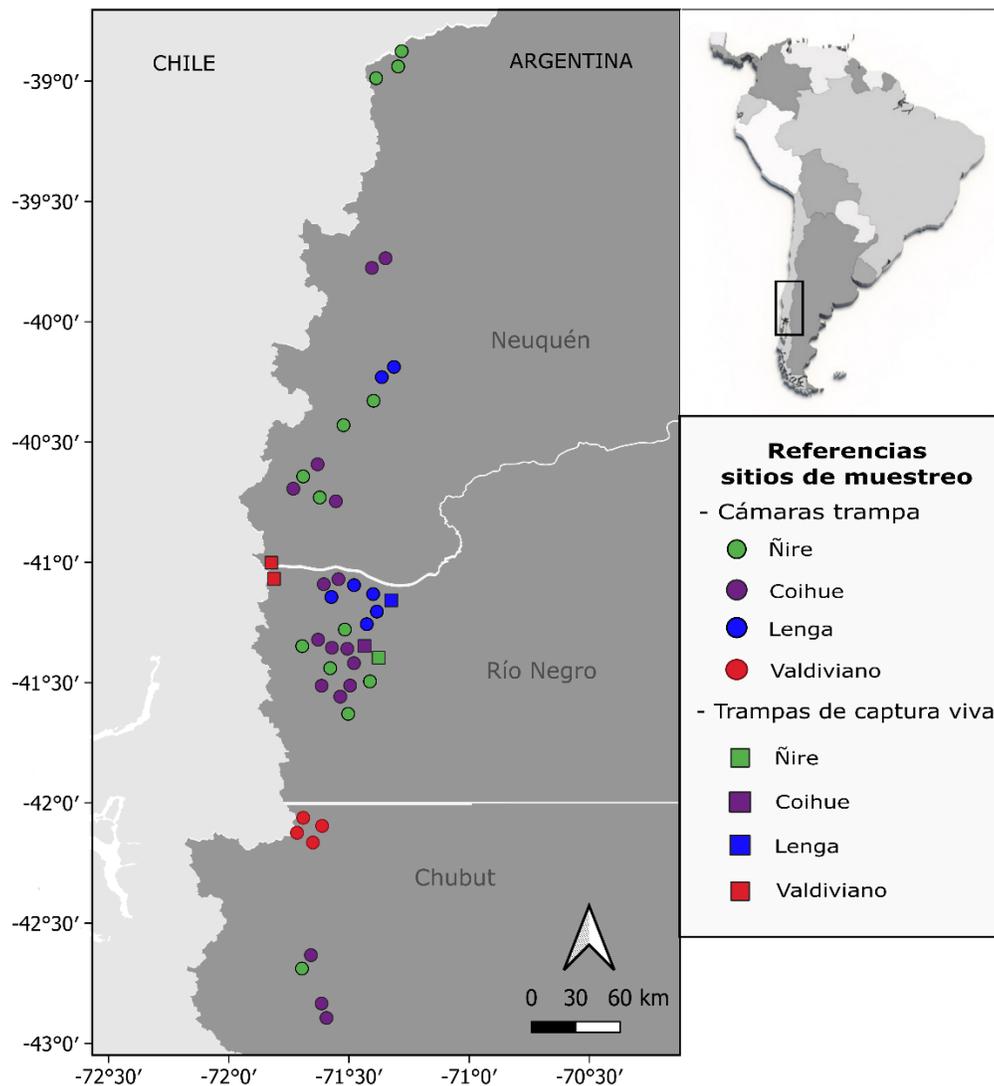
334 Los datos que presentamos en cada capítulo de esta tesis provienen de distintos números de  
335 sitios ubicados en cada uno de esos tipos de bosque (Tabla 1.1) a lo largo de tres provincias  
336 argentinas: Neuquén, Río Negro y Chubut (Fig. 1.6).

337

338 **Tabla 1.1:** Cantidad de sitios dentro de cada uno de los cuatro tipos de bosques utilizados para realizar los  
 339 estudios que se presentan en los capítulos 2–5 de esta tesis  
 340

	Coihue	Ñire	Lenga	S. valdiviana
Distribución género <i>Dromiciops</i> (cap. 2)	17	14	7	6
Patrones de actividad <i>D. gliroides</i> (cap. 3)	18	12	8	8
Dispersión de semillas (cap. 4)	1	1	-	1
Depredación de nidos (cap. 5)	25	24	20	-

341



342 **Figura 1.6:** Ubicación de los sitios de estudio en cada uno de los cuatro tipos de bosque muestreados a lo  
 343 largo de esta tesis. Los datos provenientes de cámaras trampa se utilizaron en los capítulos 2, 3 y 5  
 344 mientras que los datos de las trampas de captura se utilizaron en los capítulos 2 y 4.  
 345  
 346

347 **Estructura de la tesis**

348 Esta tesis está organizada en seis secciones principales: una introducción general, cuatro capítulos  
349 centrales, y la discusión y conclusiones finales. En la introducción general (capítulo 1) se destacaron  
350 los principales aspectos morfológicos, ecológicos y de historia natural de *Dromiciops* y se ofreció un  
351 panorama general de la región (bosques templados de la Patagonia andina) y de los tipos de bosque  
352 en los que se ubicaron los sitios de estudio. Los tres capítulos siguientes (capítulos 2–5) están  
353 ordenados desde los aspectos más generales (distribución y patrones de actividad) a los particulares  
354 (rol ecológico). Primero abordamos el estudio de la distribución del género *Dromiciops*,  
355 estableciendo los puntos geográficos de su presencia mediante el uso de cámaras-trampa (capítulo  
356 2). En los capítulos siguientes nos enfocamos específicamente en la especie *D. gliroides*:  
357 relacionamos su presencia y actividad con variables ambientales (capítulo 3) y estudiamos su rol  
358 ecológico, evaluando tanto las relaciones positivas (dispersión de semillas, capítulo 4) como  
359 negativas (depredación de nidos de aves, capítulo 5). Por último, en el capítulo 6 realizamos un  
360 resumen de los resultados y discusiones de cada capítulo y presentamos las conclusiones finales.

361

## CAPÍTULO 2

362

### Rango geográfico y límites de distribución de *Dromiciops*

363 Parte de este capítulo está incluido en el siguiente artículo:

364 Vazquez, Soledad; Viviani, Debora; Mora, Wenceslao; Aubone, Mariana & Amico, Guillermo (2021). Nuevos registros  
365 de ocurrencia extienden la distribución norte de *Dromiciops* en Argentina. Notas sobre Mamíferos Sudamericanos, 3,  
366 e21.11.2.

367

#### 368 **Introducción**

369 El área de distribución geográfica de una especie define los límites biológicos de su presencia y es la  
370 unidad básica de la Biogeografía (Brown et al. 1996). Comprender las causas y consecuencias de esos  
371 límites geográficos es una cuestión clave para el desarrollo de la Ecología y de la Biología evolutiva.  
372 La definición del área de distribución de una especie inevitablemente depende de los registros de su  
373 ocurrencia, y éstos de los métodos usados y las zonas exploradas para la detección del organismo  
374 focal. Este hecho podría dar lugar a subestimaciones de las áreas de distribución debido a la falta de  
375 suficiente esfuerzo de muestreo o a conceptos e ideas erróneas sobre los hábitos, capacidades y  
376 tolerancias de la especie en cuestión. Este pudo haber sido el caso para el género *Dromiciops*, cuyas  
377 especies fueron inicialmente consideradas raras debido a las bajas abundancias reportadas. Pero en  
378 realidad eso ocurría cuando se utilizaban métodos tradicionales para el estudio de micromamíferos,  
379 como trampas Sherman colocadas en el suelo (Fontúrbel & Jiménez 2009). Expediciones posteriores  
380 en sitios inexplorados utilizando cámaras trampa revelaron numerosos registros de ocurrencia de las  
381 especies de *Dromiciops* en distintas localizaciones geográficas (e.g. Oda et al. 2019; Mejías et al.  
382 2021; Parra & Torres-Fuentes 2021).

383 Las poblaciones de *Dromiciops* se extienden desde la región del Maule a Los Lagos en Chile  
384 y la isla Chiloé, y desde la provincia de Neuquén a Chubut en Argentina (Martin et al. 2015). En  
385 Argentina, *Dromiciops* ocupa ambientes restringidos dentro del bosque andino-patagónico (Martin  
386 2010) y se categoriza como vulnerable por su extensión de presencia (EOO) menor a 20.000 km<sup>2</sup>  
387 (EOO = 14.470 km<sup>2</sup>) y la degradación de su hábitat (Martin 2019a). Recientemente, en Chile se  
388 describieron poblaciones de *Dromiciops* en Altos del Lircay, Chaitén y Futaleufú (Oda et al. 2019;  
389 Mejías et al. 2021), constituyendo los límites norte y sur de su distribución. En Argentina, hasta el  
390 momento de comenzar esta tesis, la localización reportada para el extremo norte estaba ubicada en el  
391 lago Quillén, provincia de Neuquén (39,4°S; 71,3°O) (Martin 2010) y el límite sur estaba ubicado en

392 el Parque Nacional Los Alerces, provincia de Chubut (42,7°S; 71,7°O) (Gurovich et al. 2015). Si  
393 bien, durante el transcurso de esta tesis, se publicaron algunas actualizaciones en Chile (Uribe et al.  
394 2017; Oda et al. 2019; Mejías et al. 2021), la mayor parte del conocimiento actual sobre el rango  
395 geográfico ocupado por *Dromiciops* en Argentina proviene de un área estimada en el centro-sur de  
396 su distribución (Martin 2010). Aún son escasos los datos de ocurrencia de las poblaciones de  
397 *Dromiciops*, principalmente aquellas localizadas en la distribución norte de Argentina.

398 Hace poco tiempo, D'Elía et al. (2016) propusieron tres especies para el género *Dromiciops*:  
399 *D. bozinovici*, *D. mondaca* y *D. gliroides*, aunque esta hipótesis fue luego rechazada por otros autores  
400 que sostuvieron la existencia de una especie única (Valladares-Gómez et al. 2017; Martin 2018;  
401 Suárez-Villota et al. 2018; Martin 2019b). Recientemente, en base a datos moleculares combinados  
402 de genes nucleares y mitocondriales, se postuló la existencia de dos especies: *D. bozinovici*, que  
403 corresponde al clado norte (latitud 35,2°S a 39,3°S) y *D. gliroides*, el clado sur (latitud 39,6°S a  
404 43,4°S) (Oda et al. 2019; Quintero-Galvis et al. 2021). Este cambio en el estatus taxonómico de  
405 *Dromiciops* podría impactar en los esfuerzos de conservación, ya que el taxón recientemente  
406 descrito, *D. bozinovici*, es considerablemente menos conocido.

407 En este capítulo nuestro objetivo es detectar la ocurrencia de las dos especies de *Dromiciops*  
408 en diferentes tipos de bosques a lo largo de toda su distribución potencial en Argentina. Para ello,  
409 enfocamos nuestro esfuerzo de muestreo teniendo en cuenta tanto en las características de historia  
410 natural de las especies como en las predicciones establecidas por modelos previos basados en  
411 localidades de presencia y variables climáticas (Martin 2010). Planteamos la exploración de nuevas  
412 áreas para detectar la presencia-ausencia de *Dromiciops* y así generar información nueva y  
413 complementaria sobre las localidades de ocurrencia de las especies en toda el área de distribución en  
414 Argentina. Proponemos, además, encontrar los límites de distribución muestreando en zonas en las  
415 que los modelos predicen la existencia de hábitats adecuados para estos animales. De esta manera,  
416 intentaremos corroborar no solo la utilidad de los modelos predictivos sino también la importancia  
417 de enfocar los esfuerzos para cubrir las brechas existentes en la ocurrencia y distribución de especies  
418 del género *Dromiciops*.

419

## 420 **Materiales y métodos**

### 421 Sitios de estudio

422 Colocamos cámaras trampa en 46 sitios a lo largo de un gradiente latitudinal en Argentina, desde  
 423 36°S hasta 43°S, abarcando unos 750 km lineales (Fig. 2.1). Además, incorporamos a nuestra base  
 424 de datos los registros de *Dromiciops* obtenidos en dos localidades (Caviahue y Chañy) dentro de áreas  
 425 protegidas mediante la colaboración con personal de la Dirección Provincial de Áreas Naturales  
 426 Protegidas del Neuquén (Tabla 2.1). El área de trabajo corresponde al rango de máxima probabilidad  
 427 de ocurrencia de *Dromiciops* en Argentina (Martin 2010). Los sitios representaron los principales  
 428 tipos de bosque dentro del bosque templado de Patagonia: los dominados por coihue (*Nothofagus*  
 429 *dombeyi*, n = 17), por ñire (*N. antarctica*, n = 14), por lenga (*N. pumilio*, n = 7) y la selva valdiviana  
 430 (n = 6). Además, establecimos dos sitios en bosque de roble pellín, *N. obliqua* (Tabla 2.1). Para una  
 431 descripción de los tipos de bosque ver la sección “Área de estudio” en el capítulo 1.

432

433 **Tabla 2.1:** sitios de muestreo donde buscamos evidencia de presencia de *Dromiciops*. Para cada sitio se  
 434 muestran las coordenadas geográficas, el tipo de bosque, la fecha, la ubicación en relación a áreas protegidas,  
 435 la cantidad de días que cada cámara estuvo expuesta y la cantidad de videos o fotos de *Dromiciops*  
 436 registrados. Índice de éxito indica el número de registros (videos) en función del esfuerzo de muestreo. Días  
 437 exp. = días exposición, # registros = número de videos, fotos o ejemplares de *Dromiciops*.

438

Si- tio	Nombre	Lati- tud (°S)	Longi- tud (°O)	Altitud (msnm )	Tipo de bosque	Fecha	Area pro- tegida (AP)	Días exp.	# reg- istros	Índice de éxito
1	Epu Lau- quen 1	36,816	71,084	1493	R. pellín	Feb-mar 2020	AP con re- cursos ma- nejados	3	17	5,7
2	Epu Lau- quen 2	36,817	71,096	1490	R. pellín	Feb-mar 2020	AP con re- cursos ma- nejados	3	27	9
3	Caviahue*	37,855	71,087	1723	Arauca- ria y ñire	Marzo 2008	AP con re- cursos ma- nejados	NA	1	NA
4	Villa Pehuenia	38,875	71,281	1195	Ñire	Mar-abr 2018	No aplica	15	0	0
5	Moquehue	38,904	71,296	1162	Ñire	Mar-abr 2018	No aplica	15	95	6,3
6	Chañy*	38,945	71,196	1466	Arauca- ria y ñire		Monu- mento natural	NA	2	NA

439

Si-tio	Nombre	Lati-tud (°S)	Longi-tud (°O)	Alti-tud (msn m)	Tipo de bosque	Fecha	Area pro-tegida (AP)	Días exp.	# reg-istros	Indice de éxito
7	Pehuena-cam. Ñorquinco	38,988	71,388	1269	Ñire	Mar-abr 2018	No aplica	15	0	0
8	Huechulafquen 1	39,748	71,372	1067	Coihue	Febrero 2018	Parque nacional Lannin	7	0	0
9	Huechulafquen-Coloradas	39,753	71,382	978	Coihue	Febrero 2018	Parque nacional Lannin	7	26	3,7
10	Chapelco arriba	40,2	71,325	1222	Lenga	Febrero 2018	No aplica	10	31	3,1
11	Chapelco abajo	40,207	71,341	1159	Lenga	Febrero 2018	No aplica	10	24	2,4
12	Machonico	40,329	71,398	1010	Ñire	Febrero 2018	Parque nacional Lannin	10	53	5,3
13	San Martín-Vullinanco	40,43	71,523	1001	Ñire	Febrero 2018	Parque nacional N. Huapi	10	0	0
14	Villa-Portezuelo	40,605	71,643	1004	Coihue	Febrero 2017	Parque nacional N. Huapi	14	13	0,9
15	Villa-Lag. Ceferino	40,655	71,703	841	Ñire	Febrero 2017	Parque nacional N. Huapi	14	38	2,7
16	Villa-senda abuelo	40,683	71,72	854	Coihue	Febrero 2017	Parque nacional N. Huapi	14	22	1,6
17	Villa-Cerro la mona	40,731	71,61	822	Ñire	Febrero 2017	Parque nacional N. Huapi	14	0	0
18	Pichi traful	40,747	71,578	858	Coihue	Febrero 2018	Parque nacional N. Huapi	10	0	0
19	Puerto blest 1	41,025	71,815	794	S. valdiviana	Noviembre 2017	Parque nacional N. Huapi	12	0	0

Si- tio	Nombre	Lati- tud (°S)	Longi- tud (°O)	Alti- tud (msn m)	Tipo de bosque	Fecha	Area pro- tegida (AP)	Días exp.	# reg- istros	Indice de éxito
20	Puerto blest 2	41,025	71,82	794	S. val- diviana	Noviem- bre 2017	Parque na- cional N. Huapi	12	1	0,1
21	Llao llao	41,047	71,544	863	Coihue	Octubre 2016	Parque municipal	13	22	1,7
22	López- coihue abajo	41,091	71,547	1073	Coihue	Mar-abr 2017	Parque na- cional N. Huapi	16	18	1,1
23	Lopez lenga bajo	41,095	71,549	1252	Lenga	Mar-abr 2017	Parque na- cional N. Huapi	16	27	1,7
24	López- lenga alto	41,098	71,55	1351	Lenga	Mar-abr 2017	Parque na- cional N. Huapi	16	0	0
25	Arelau- quen-len- gal alto	41,156	71,388	1300	Lenga	Febrero 2017	Reserva privada	21	0	0
26	Arelau- quen-len- gal bajo	41,158	71,384	1100	Lenga	Febrero 2017	Reserva privada	21	15	0,7
27	Flueck	41,246	71,415	1362	Lenga	Diciem- bre 2016	No aplica	9	0	0
28	Tronador- ñire camino	41,349	71,695	803	Ñire	Abril 2017	Parque na- cional N. Huapi	16	0	0
29	Tronador- Lag. Ju- ventus	41,356	71,525	857	Coihue	Abril 2017	Parque na- cional N. Huapi	16	16	1
30	Tronador- Sr. Mas- cardi	41,357	71,536	846	Coihue	Abril 2017	Parque na- cional N. Huapi	16	0	0
31	Laguna Verde 2	41,36	71,507	890	Coihue	Noviem- bre 2016	Parque na- cional N. Huapi	13	0	0
32	Lag. Verde 1	41,362	71,506	865	Ñire	Noviem- bre 2016	Parque na- cional N. Huapi	13	8	0,6

Si-tio	Nombre	Lati-tud (°S)	Longi-tud (°O)	Alti-tud (msn m)	Tipo de bosque	Fecha	Area pro-tegida (AP)	Días exp.	# reg-istros	Indice de éxito
33	Guillermo desp. ar-rojo	41,42	71,48	858	Coihue	Noviem-bre 2016	Parque na-cional N. Huapi	14	1	0,1
34	Guillermo-antes ar-rojo	41,429	71,485	854	Ñire	Noviem-bre 2016	Parque na-cional N. Huapi	13	0	0
35	Steffen-coihue2	41,512	71,502	254	Coihue	Enero 2018	Parque na-cional N. Huapi	11	1	0,1
36	Steffen-coihue1	41,513	71,496	273	Coihue	Enero 2018	Parque na-cional N. Huapi	11	0	0
37	Steffen-coihue3	41,514	71,509	259	Coihue	Enero 2018	Parque na-cional N. Huapi	11	0	0
38	Steffen-ñire 2	41,514	71,492	295	Ñire	Enero 2018	Parque na-cional N. Huapi	11	0	0
39	Steffen-ñire 1	41,519	71,472	292	Ñire	Enero 2018	Parque na-cional N. Huapi	11	0	0
40	Steffen-ñire 3	41,52	71,463	288	Ñire	Enero 2018	Parque na-cional N. Huapi	11	0	0
41	L. Puelo-s.sombras	42,096	71,612	195	S. val-diviana	Feb-mar 2018	PN L. Puelo	21	0	0
42	Lago Puelo – Olivillos	42,098	71,714	196	S. val-diviana	Feb-mar 2018	PN L. Puelo	21	1	0
43	L. Puelo-Hitos	42,102	71,717	214	S. val-diviana	Feb-mar 2018	PN L. Puelo	21	7	0,3
44	L. Puelo – P. Bueno	42,165	71,65	222	S. val-diviana	Feb-mar 2018	PN L. Puelo	21	2	0,1
45	Alerces-L. Rivadavia	42,645	71,67	650	Coihue	Marzo 2019	Parque Nac. Los Alerces	14	0	0

Si- tio	Nombre	Lati- tud (°S)	Longi- tud (°O)	Alti- tud (msn m)	Tipo de bosque	Fecha	Area pro- tegida (AP)	Días exp.	# reg- istros	Índice de éxito
46	Alerces- Lago Verde	42,689	71,696	530	Ñire	Marzo 2019	Parque na- cional Los Alerces	14	0	0
47	Alerces- Cascada	42,858	71,603	533	Coihue	Marzo 2019	Parque na- cional Los Alerces	14	0	0
48	Alerces- Fu- talaufquen	42,883	71,594	521	Coihue	Marzo 2019	Parque na- cional Los Alerces	14	0	0

440 \*Datos obtenidos en colaboración con personal de la Dirección Provincial de Áreas Naturales  
441 Protegidas del Neuquén.

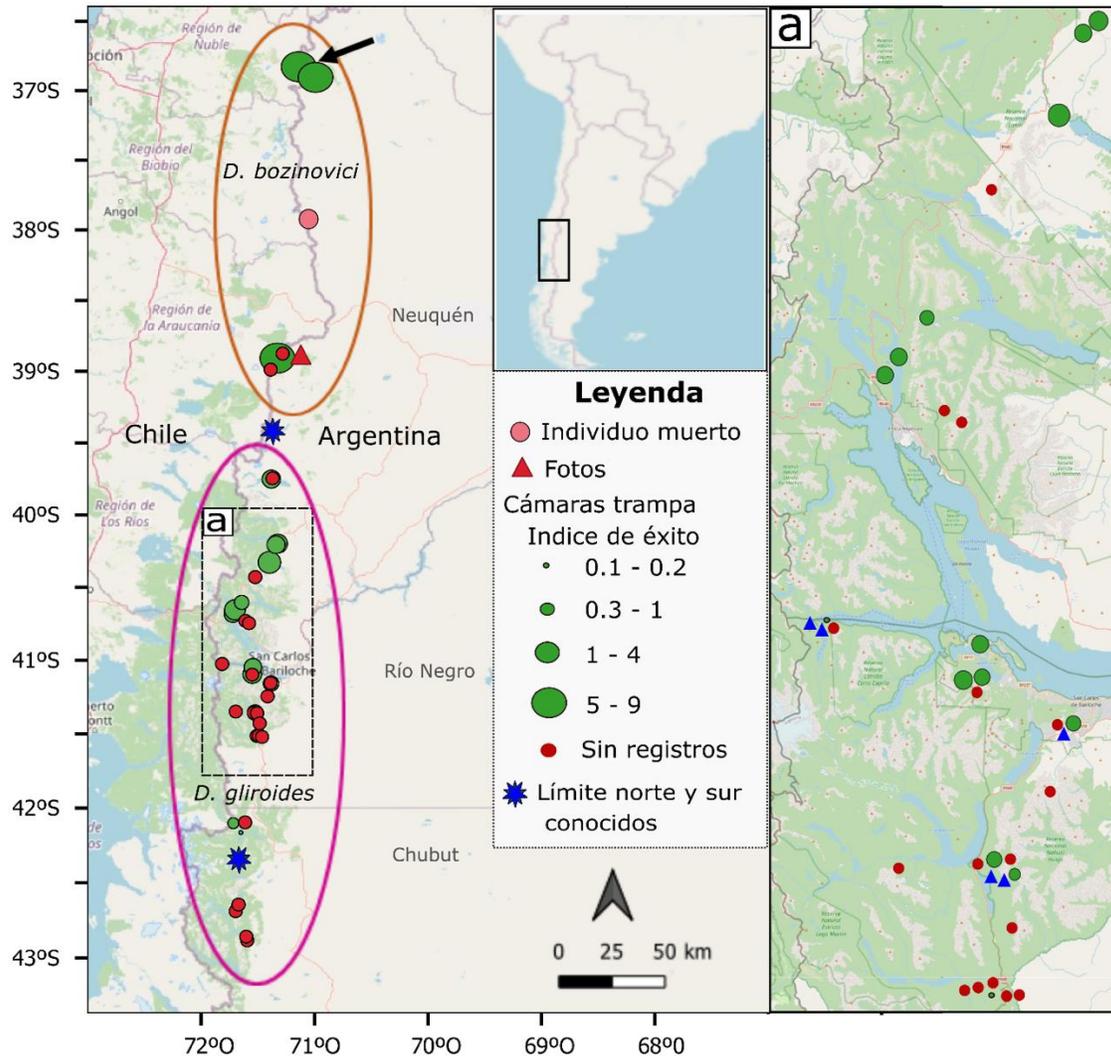
442  
443 Diseño de muestreo

444 Los 46 sitios de estudio elegidos para la detección de *Dromiciops* con trampas-cámara estuvieron  
445 separados al menos 300 m entre sí para minimizar las posibilidades de que un mismo individuo visite  
446 más de un sitio (Fig. 2.1). Registramos la ubicación de cada sitio elegido mediante sus valores de  
447 latitud, longitud y altitud (Tabla 2.1). Entre octubre de 2016 y abril de 2020, en cada sitio colocamos  
448 cuatro cámaras-trampa, en posiciones arbitrarias, pero siempre separadas al menos 50 m entre sí.  
449 Fijamos cada cámara a un árbol/arbusto, apuntando a las ramas de los arbustos del sotobosque entre  
450 1 y 2 m por encima del suelo, y las cebamos con banana y atún (una sola vez). Utilizamos cámaras  
451 infrarrojas activadas por calor y movimiento (Bushnell Trophy Cam, Overland Park, Kansas).  
452 Programamos las cámaras para grabar vídeos de 60 s con 10 min de retraso y resolución de 320×240  
453 px, operando de manera continua (día y noche) durante 3–21 días por sitio. Luego de ese periodo,  
454 descargamos los vídeos y desplazamos las cámaras a nuevos sitios, siguiendo los mismos criterios.  
455 Operamos un total de 183 posiciones de las cámaras en los 46 sitios (en un sitio se colocaron solo 3  
456 cámaras debido a problemas logísticos), logrando un esfuerzo de muestreo total de 2456 días-trampa.

457 Análisis de datos

458 Para cada uno de los sitios de estudio estimamos un índice de éxito en base al esfuerzo de muestreo,  
459 calculado como el número de videos registrados dividido la cantidad de días-trampa. Luego  
460 comparamos ese índice de detección entre las especies mediante un test de Kruskal-Wallis.  
461 Finalmente, aplicamos ese mismo análisis no paramétrico para evaluar posibles diferencias en los  
462 valores de altitud hallados para cada especie.

463  
 464 **Resultados**  
 465 Encontramos que *Dromiciops* estuvo presente en la mitad (24/48) de los sitios estudiados, en los cinco  
 466 tipos de bosque seleccionados (Fig. 2.1; Tabla 2.1). Obtuvimos 465 videos de *Dromiciops* en un total  
 467 de 2456 días-trampa en 46 de esos sitios (Tabla 2.1).



468  
 469 **Figura 2.1:** Sitios de muestreo donde se realizó la búsqueda de registros de presencia de *Dromiciops* en  
 470 Argentina. El tamaño de los círculos verdes indica un índice de éxito = número de videos/días-trampa. Los  
 471 puntos rojos son sitios donde las cámaras trampa no registraron ningún individuo con al menos 7 días-trampa  
 472 de esfuerzo. El círculo salmón muestra la localidad de Caviahue, donde se encontró un individuo muerto, y el  
 473 triángulo rojo los sitios donde se tomaron fotos en Chañy (ambos en la provincia de Neuquén). El óvalo  
 474 naranja encierra las localidades de ocurrencia donde se presume que la especie es *D. bozinovici*, y el óvalo  
 475 rosa las localidades para *D. gliroides*. La estrella señala los límites sur y norte previamente reportados, y la  
 476 flecha indica el nuevo límite norte en Argentina de acuerdo a los resultados de esta tesis.

477

478 Las nuevas localidades de ocurrencia por fuera del rango del rango descripto, ubican a  
 479 *Dromiciops* casi 300 km más al norte (sitios 1 y 2 Epu Lauquen, Tabla 2.1) del límite reportado (lago  
 480 Quillén 39,4°S, Martin 2010). En base a la colaboración con la Dirección Provincial de Áreas  
 481 Naturales Protegidas del Neuquén se sumaron registros para Chañy (dos fotos) y Caviahue (un  
 482 individuo muerto) (Fig. 2.2; Tabla 2.1). Según la hipótesis taxonómica más reciente de Quintero-  
 483 Galvis et al. (2021) para la delimitación de especies del género *Dromiciops* (ver introducción),  
 484 reportamos cinco localidades de ocurrencia que corresponderían a *D. bozinovici* (entre 35,2°S y  
 485 39,3°S) y 19 nuevas localidades para *D. gliroides* (entre 39,6°S y 43,4°S) (Fig. 2.1; Tabla 2.1). Si  
 486 bien son pocos los sitios que corresponderían a esta nueva especie, el éxito de detección fue mayor  
 487 (chi-cuadrado = 7,4; g.l = 2; p-valor = 0.002) (Tabla 2.1) lo que podría potencialmente indicar a *D.*  
 488 *bozinovici* como una especie más común o menos elusiva que *D. gliroides*. A su vez, las poblaciones  
 489 de *D. bozinovici* fueron encontradas a altitudes más elevadas (1190 m ± 250) respecto de las de *D.*  
 490 *gliroides* (785 m ± 384) (chi-cuadrado = 11,8; p-valor = 0.002) (Tabla 2.1).



491 **Figura 2.2.** Diferentes evidencias de presencia de *Dromiciops* en Argentina. A) individuo muerto hallado en  
 492 la localidad de Caviahue, Neuquén; B) foto tomada con una cámara trampa en Chañy, Neuquén.  
 493

494  
 495 **Discusión**  
 496 En este capítulo reportamos nuevas localidades de ocurrencia que actualizan el área de distribución  
 497 geográfica del género *Dromiciops* en Argentina. Además, de acuerdo a la revisión reciente del estatus  
 498 taxonómico del género y las presuntas ubicaciones geográficas de sus dos especies (Quintero-Galvis  
 499 et al. 2021), nuestros registros confirmarían la presencia de una nueva especie en Argentina: *D.*  
 500 *bozinovici*. Además, se sumarían localidades de presencia de *D. bozinovici*, que hasta el momento  
 501 había sido reportada para la localidad de lago Quillen (39°S; 71°O) como *D. gliroides* (Martin 2010).  
 502 De todas maneras, son necesarios estudios que incluyan datos morfológicos y moleculares para  
 503 corroborar la identidad de estas nuevas poblaciones. Nuestras observaciones también amplían los  
 504 límites de la distribución conocida para el género *Dromiciops* en Argentina casi 300 km al norte (el  
 505 límite anterior era el lago Quillén 39°25'S, 71°18'O; Martin 2010). Las localidades de ocurrencia de  
 506 *Dromiciops* no habían sido actualizadas por más de 10 años para la zona norte de Argentina, desde la  
 507 publicación del trabajo de Martin (2010). Las nuevas localidades de presencia que aquí reportamos  
 508 corroboran las predicciones (aun con baja probabilidad de ocurrencia 1–10%) propuestas por los  
 509 modelos de distribución potencial de Martin (2010). En conjunto, estos registros no solo incrementan  
 510 el conocimiento del área distribucional de *Dromiciops* sino que también resaltan la importancia de  
 511 aumentar esfuerzos de muestreo en zonas “probables” de ocurrencia y demuestran la utilidad de las  
 512 cámaras trampa para la detección de especies elusivas.

513 A grandes rasgos, el área de distribución geográfica conocida de *Dromiciops* en Argentina era  
 514 un mosaico fragmentado mayormente concentrado cerca de la ciudad de Bariloche, con unas pocas  
 515 localidades dispersas al norte y al sur de esa zona (Martin 2010). Aquí reportamos 24 nuevas  
 516 localidades para *Dromiciops*, de las cuales 19 serían de *D. gliroides* y cinco de *D. bozinovici*. Todas  
 517 las localidades estudiadas en esta tesis corresponden a diferentes bosques del género *Nothofagus*.  
 518 Previamente había pocos registros para bosques de *N. antarctica* y *N. pumilio*. Hay indicios de que  
 519 el microbiotérico ancestral pudo originarse en Sudamérica en un bioma fresco y húmedo dominado  
 520 por una asociación de *Nothofagus-Chusquea*, siendo el bambú (*Chusquea* sp.) su principal material  
 521 de anidación (Herskovitz 1999). La evidencia fósil sugiere que las preferencias de hábitat de  
 522 *Dromiciops* podrían haber cambiado muy poco y, actualmente, la asociación *Nothofagus-Chusquea*-  
 523 *Microbiotheria* sobrevive como un relictó (Herskovitz 1999). De este modo, nuestros resultados  
 524 apoyan la asociación propuesta por Herskovitz (1999) y sugieren la presencia de *Dromiciops* a

525 través de un continuo asociado a la ocurrencia de bosques de *Nothofagus*. Estos bosques se  
526 caracterizan por una arquitectura compleja, que proporciona un gran volumen arbóreo y sotobosque  
527 denso que sirven como vías de movimiento y refugio a los monitos. Por otro lado, encontramos que  
528 el gradiente altitudinal donde ocurre *Dromiciops* es amplio, y va desde el nivel del mar en las  
529 poblaciones de *D. gliroides* en Chile hasta más de 1.700 m.s.n.m. en *D. bozinovici* (este capítulo).  
530 Estos hallazgos coinciden con aquellos valores de altitud extrema reportados por Mejías et al. (2021)  
531 para las poblaciones de *D. bozinovici* en bosques de Chile, donde el registro máximo fue de 1696  
532 m.s.n.m.

533 En nuestro estudio encontramos que las poblaciones de *Dromiciops* estuvieron presentes en  
534 todos los tipos de bosque estudiados. Inicialmente, *D. gliroides* había sido considerado un habitante  
535 casi exclusivo de bosques primarios de *Nothofagus* con denso sotobosque de bambú (Rodríguez-  
536 Cabal & Branch 2011; Fontúrbel et al. 2012). Sin embargo, durante estos últimos 20 años se han  
537 capturado individuos en una amplia variedad de ambientes (Lobos et al. 2005; Salazar & Fonturbel  
538 2016; Uribe et al. 2017; Mejías et al. 2021), hasta en pequeños parches de bosque dentro de ciudades  
539 (Martin 2010). Se ha demostrado incluso que *Dromiciops* puede sobrevivir y reproducirse tanto en  
540 bosques primarios como secundarios (Vazquez et al. 2020). La presencia de *Dromiciops* en la  
541 mayoría de los tipos de bosque podría estar relacionada a una amplia tolerancia de las especies a  
542 diferentes ambientes y hábitats. Esto es importante ya que, en entornos cambiantes y poco favorables,  
543 aquellas especies que muestren capacidad de flexibilidad podrían tener una ventaja adaptativa sobre  
544 otras. Si bien en esta tesis nos enfocamos solo en bosques de *Nothofagus* como sitios primarios de  
545 exploración, recomendamos expandir los esfuerzos de búsqueda hacia otros ambientes probables por  
546 fuera de estos bosques.

547 En la actualidad, las poblaciones de *Dromiciops* se enfrentan a una severa fragmentación de  
548 su hábitat nativo debido a la deforestación y el cambio antropogénico de los bosques de *Nothofagus*  
549 (Echeverría et al. 2006; Rodríguez-Cabal et al. 2007; Fontúrbel et al. 2010; Otavo & Echeverría  
550 2017). La pérdida de hábitat suele ser especialmente importante en el margen de las áreas de  
551 distribución de esta especie, particularmente en el caso de las poblaciones del norte (asignadas a *D.*  
552 *bozinovici* o clado Norte). Esta área está afectada por el incremento de plantaciones forestales con  
553 especies exóticas y sin sotobosque, de ganadería y de uso agrícola intensivo, y por contar con una  
554 menor superficie de áreas protegidas que el resto de la distribución (Otavo & Echeverría 2017;  
555 Vazquez et al. en revisión). Las poblaciones geográficamente periféricas son de interés en biología

556 evolutiva por su diferenciación genética y potencial evolutivo, aunque son las que tienen más  
557 probabilidades de extinción debido a eventos estocásticos o catastróficos (Lesica & Allendorf 1995;  
558 Botero-Delgadillo et al. 2020; Nunes et al. 2021). Así, la importancia de las poblaciones geográfica  
559 y/o ecológicamente marginales se hace especialmente pertinente en el contexto del cambio global  
560 (Abeli et al. 2018). El cambio climático está produciendo desplazamientos de las áreas de distribución  
561 de numerosos taxones, comunidades y ecosistemas en todo el mundo, probablemente determinados  
562 por las respuestas de las poblaciones marginales a los cambios del medio ambiente (Hampe & Petit  
563 2005). Recomendamos ampliar los esfuerzos de muestreo principalmente en los límites de las  
564 poblaciones de *Dromiciops*, con el objetivo de identificar poblaciones marginales e incluirlas dentro  
565 de áreas de conservación para permitir su persistencia a largo plazo. Las nuevas localidades  
566 encontradas al norte en este trabajo podrían representar poblaciones remanentes en peligro de  
567 extinción y de alto valor de conservación para *D. bozinovici*.

568

## CAPÍTULO 3

569

### **Dinámica espacio-temporal de los patrones de actividad de *Dromiciops***

570

#### ***gliroides***

571 Este capítulo está incluido en el siguiente artículo:

572 Vazquez, M. Soledad; Schenone, Luca; Rodríguez-Cabal, Mariano A. & Amico, Guillermo C. Modelling spatio-  
573 temporal activity dynamics of the small relict marsupial *Dromiciops gliroides*. En revisión en Mammalian Biology.

574

#### **Introducción**

576 Los patrones de actividad animal son adaptaciones conductuales que resultan de la selección de  
577 estrategias mediante las cuales los animales explotan nichos temporales y espaciales particulares  
578 (Ciechanowski et al. 2007; Connolly & Orrock 2018; Ramos et al. 2020). Los animales deben  
579 ajustar su comportamiento para optimizar el tiempo destinado a obtener su alimento minimizando  
580 los riesgos de depredación (Di Virgilio et al. 2014) además de responder a los cambios de las  
581 condiciones climáticas y de la disponibilidad de alimento, lo que conlleva una variación estacional  
582 del comportamiento (Stokes et al. 2001; Pagon et al. 2013; Donati et al. 2016). A su vez, la  
583 actividad de los animales está vinculada con las características estructurales del hábitat en función  
584 de sus requerimientos, como la probabilidad de huir frente a un ataque de un depredador, la eficacia  
585 en la búsqueda de alimento y la satisfacción de sus demandas reproductivas (Sieving et al. 1996;  
586 Bro-Jørgensen 2008; Rodríguez-Cabal & Branch 2011; Connolly & Orrock 2018). Por ejemplo,  
587 los micromamíferos nocturnos perciben la luz de la luna como una señal indirecta de riesgo de  
588 depredación, por lo que modifican su comportamiento reduciendo el uso del espacio abierto o la  
589 actividad de búsqueda de alimento en las noches más luminosas (Stokes et al. 2001; Orrock et al.  
590 2004; Griffin et al. 2005; Kotler et al. 2010; Di Virgilio et al. 2014). Estos animales se orientan  
591 más por el olfato y el oído que por la visión y son más activos por debajo de un umbral de  
592 iluminación de luz lunar. Sin embargo, a veces, la disminución de la penetración de la luz por la  
593 presencia de arbustos amortigua la influencia negativa de la luz de la luna y contribuye a que los  
594 micromamíferos permanezcan activos durante toda la noche (Guiden & Orrock 2019).

595 Para entender los patrones de actividad de los animales es necesario considerar, además del  
596 factor temporal, a la estructura del hábitat como un factor importante (Barros & Cintra 2009; Norris  
597 et al. 2010; Frey et al. 2017). En conjunto, los componentes de la estructura del hábitat determinan

598 en gran medida la disponibilidad de alimento, los lugares de anidación y el refugio (Tews et al.  
599 2004; Balko & Underwood 2005). En general, los animales pequeños vulnerables a la depredación  
600 tienen preferencia por los lugares que ofrecen protección física contra los depredadores y modifican  
601 su uso del espacio y la actividad como respuesta a la complejidad estructural del hábitat (Jensen et  
602 al. 2005). Los depredadores no solo tienen consecuencias letales al matar a sus presas, sino que  
603 también las “asustan” haciendo que se resignen a alimentarse o restringiendo sus movimientos. Los  
604 ecólogos han adoptado el concepto de "paisaje del miedo" para describir la variación espacial del  
605 riesgo de depredación percibido por las presas (Laundré et al. 2001; Gaynor et al. 2019). En un  
606 contexto de variabilidad de riesgo y oportunidades de alimentación, las presas equilibran las  
607 demandas de alimento y seguridad para maximizar la aptitud (Brown et al. 2001). Así pues, en un  
608 paisaje tridimensional la letalidad del depredador y el riesgo de depredación de la presa están  
609 relacionados a los cambios en el hábitat, de modo que los animales experimentan distintos niveles  
610 de riesgo cuando se mueven por paisajes heterogéneos.

611 Dado que los riesgos y beneficios para los animales dependen del hábitat, cualquier cambio  
612 en la estructura puede provocar cambios en el comportamiento de los individuos (Connolly &  
613 Orrock 2018; Guiden & Orrock 2019). Aquí utilizamos dos métodos complementarios (cámaras-  
614 trampa y trampas de captura viva) para estudiar los patrones de actividad de *D. gliroides* en tiempo  
615 y espacio. El objetivo de este estudio fue determinar cómo el tiempo y las variables espaciales a  
616 escalas micro (estructura del hábitat) y macro (tipo de bosque y localización geográfica) explican  
617 los patrones de actividad de *D. gliroides* a lo largo de todo su rango de distribución en Argentina.  
618 La distribución de pequeños mamíferos puede estar influenciada por características geográficas a  
619 gran escala como la altitud y la latitud (Meserve et al. 1991; Monadjem 1999; Mulungu et al. 2008).  
620 En Patagonia, debido al marcado gradiente longitudinal de precipitaciones (Kitzberger 2012), la  
621 longitud se convierte en una variable importante para explicar los patrones de actividad de *D.*  
622 *gliroides*. Específicamente, buscamos: i) estimar el efecto del tiempo (medido en función de las  
623 fases lunares y las estaciones) sobre los patrones de actividad, y ii) evaluar el efecto de la estructura  
624 de microhábitat, tipo de bosque y ubicación geográfica sobre los patrones de actividad de *D.*  
625 *gliroides*. Para lograr esto, modelamos la actividad de *D. gliroides* utilizando un enfoque jerárquico  
626 bayesiano que nos permitió acomodar la variación a nivel temporal y espacial simultáneamente.  
627

628 **Materiales y métodos**

629 Sitios de estudio

630 Realizamos el estudio a lo largo de un gradiente latitudinal de unos 400 km en Argentina, desde  
631 los 39,5°S hasta los 43°S, en la zona que corresponde al área de distribución de *D. gliroides* (ver  
632 Fig. 1.6 en capítulo 1) (Martin 2010; Quintero-Galvis et al. 2021). Hasta el momento, la mayor  
633 parte de la información sobre el comportamiento y los requisitos de hábitat de esta especie procede  
634 de estudios locales restringidos a sitios únicos, en lugar de perspectivas regionales (pero ver  
635 Rodríguez-Gómez & Fontúrbel 2020 para Chile). Los sitios seleccionados en este estudio fueron  
636 representativos de los principales tipos de bosques presentes dentro del bosque templado de  
637 Patagonia: coihue (*Nothofagus dombeyi*), ñire (*N. antarctica*), lenga (*N. pumilio*) y selva valdiviana  
638 (Tabla S1.1 en Apéndice 1) (Veblen et al. 1996; Lara et al. 2000; Kitzberger 2012). Estos bosques  
639 tienen diferentes atributos (e.g. follaje, cobertura arbórea, vegetación del sotobosque) que definen  
640 su complejidad estructural (Veblen et al. 1996; Kitzberger 2012). Para una caracterización de los  
641 tipos de bosques ver sección “Área de estudio” en el capítulo 1.

642 Diseño de muestreo

643 Colectamos información sobre la ocurrencia y actividad de *D. gliroides* en 46 sitios (Tabla S1.1 en  
644 Apéndice 1), representando bosque de coihue (n = 18), ñire (n = 12), lenga (n = 8) y selva valdiviana  
645 (n = 8). Utilizamos dos técnicas de muestreo: cámaras-trampa en 41 sitios y trampas de captura  
646 viva en 5 sitios (Fig. 1.6 en capítulo 1; Tabla S1.1 en Apéndice 1). Considerando ambas, nuestro  
647 esfuerzo de muestreo fue equivalente a 3739 días-trampa. Los sitios estuvieron separados entre sí  
648 por al menos 300 m (Fig. 2.1 en capítulo 2; Tabla S1.1 en Apéndice 1). Realizamos los muestreos  
649 entre el 1 de octubre y el 20 de abril de 2016-2020. Este periodo del año coincide con el momento  
650 en que *D. gliroides* despierta de la hibernación y comienza su ciclo de actividad (primavera, verano  
651 y otoño; Muñoz-Pedreros et al. 2005), que ya se ha demostrado que varía mensualmente  
652 (Rodríguez-Gómez & Fontúrbel 2020). Nuestro diseño de muestreo fue completo ya que todas las  
653 condiciones multifactoriales tuvieron al menos una réplica, es decir, muestreamos los cuatro tipos  
654 de bosques en todas las estaciones (Tabla S1.1 en Apéndice 1).

655 Muestreo con cámaras trampa— colocamos cuatro cámaras-trampa en posiciones arbitrarias  
656 separadas por al menos 50 m dentro de cada uno de los 41 sitios (Fig. 1.6 en Capítulo 1; Tabla S1.1  
657 en Apéndice 1). Fijamos las cámaras a un árbol o arbusto, apuntando a las ramas del sotobosque a  
658 una altura de entre 1 y 2 m sobre el suelo, y las cebamos con banana y atún (sólo una vez).

659 Utilizamos cámaras infrarrojas activadas por calor y movimiento (Bushnell Trophy Cam, Overland  
660 Park, Kansas). Programamos las cámaras para que grabaran videos de 60 s con 60 minutos de  
661 retraso y resolución de 320 x 240 px, funcionando las 24 horas del día. Después de 1 a 3 semanas,  
662 descargamos los videos y reubicamos las cámaras en nuevos lugares (puntos de muestreo).  
663 Operamos un total de 163 cámaras en los 41 sitios (Tabla S1.1 en Apéndice 1 [solo un sitio con 3  
664 cámaras debido a cuestiones logísticas]) sumando un total de 2413 días-trampa. Los videos de una  
665 misma cámara estuvieron separados entre sí por al menos una hora, por lo que los consideramos  
666 muestras independientes para evaluar la relación entre la actividad de *D. gliroides* y las variables  
667 temporales y espaciales predictoras (Ver criterios similares en: O'Brien et al. 2003; Weerakoon et  
668 al. 2014; Rodríguez-Gómez & Fontúrbel 2020).

669 Muestreo con trampas de captura viva— seleccionamos cinco sitios para estudiar a *D. gliroides*  
670 usando trampas de captura viva (Fig. 1.6 en Capítulo 1; Tabla S1.1 en Apéndice 1). Elegimos un  
671 sitio en cada uno de los tipos de bosque, y un sitio extra en la selva valdiviana para equilibrar la  
672 cantidad de días-trampa entre tipos de bosque ya que es un sitio de difícil acceso que no podía ser  
673 revisado mensualmente. En cada sitio colocamos 17 trampas dispuestas en forma de red y  
674 separadas entre sí por 15 m, cubriendo un área de 1 ha (en total 5 has entre todos los sitios).  
675 Utilizamos trampas Tomahawk (30×14×14 cm; Tomahawk Live Trap, Hazelhurst, Wisconsin),  
676 cebadas con banana (Balazote Oliver et al. 2017) y las colocamos en las ramas de los arbustos del  
677 sotobosque, entre 1 y 2 m por encima del suelo. Muestreamos durante 3 noches consecutivas al  
678 mes, de octubre a abril (un esfuerzo total de muestreo de 1326 noches-trampa). Revisamos las  
679 trampas al amanecer y liberamos los individuos capturados lo antes posible en la misma zona donde  
680 habían sido capturados. Los métodos de captura y manipulación se realizaron de acuerdo con los  
681 lineamientos de la American Society of Mammalogists (Sikes et al. 2016) y fueron aprobados por  
682 las autoridades de la Administración de Parques Nacionales y por la provincia de Rio Negro  
683 (Autorización de investigación DRPN1491 y Expte. N° 025.616-SAyDS-2013).

684 Variables temporales y espaciales— Para evaluar los efectos temporales sobre la actividad de *D.*  
685 *gliroides*, registramos la fase lunar (llena/media/nueva) y el tiempo (en días) después de la  
686 hibernación, entre el 1 de octubre (tiempo = 0) y el 20 de abril (tiempo = 200). Como una variable  
687 control, contamos también el número de días que el cebo estuvo expuesto frente a las cámaras-  
688 trampa (variable "exposición del cebo"). Para evaluar los efectos espaciales a escala de micrositio,  
689 registramos tres características estructurales en un radio de 2 m centrado en cada cámara o trampa:

690 cobertura arbórea (%), cobertura arbustiva (%) y accesibilidad (Tabla S1.1 en Apéndice 1).  
691 Estimamos visualmente la cobertura arbórea (>5 m de altura) y la cobertura arbustiva (1–5 m)  
692 como el porcentaje de vegetación (precisión = 10%) sobre el cebo (para el muestreo con cámara  
693 trampa) o la trampa (para el muestreo con trampas de captura viva). Estimamos la accesibilidad  
694 como las direcciones desde las cuales los individuos de *D. gliroides* podrían moverse a través de  
695 ramas, sin descender al suelo, para alcanzar el cebo o la trampa. Para cuantificar esta accesibilidad,  
696 dividimos el espacio horizontal en un radio de 1 m, centrado en el cebo o la trampa, en ocho sectores  
697 equiángulos (45°). La accesibilidad fue considerada con un valor de 8 cuando había conexiones  
698 válidas (al menos una rama probable de ser usada) a través de las ocho secciones, mientras que  
699 asignamos valor 1 cuando sólo había una sección con conexiones. Todas las estimaciones de las  
700 variables estructurales fueron realizadas por una misma persona (la autora de esta tesis) para  
701 minimizar la variación entre posibles sesgos de estimación. Todas estas variables espaciales de  
702 microescala (cobertura arbustiva, cobertura arbórea y accesibilidad) se han mostrado relevantes  
703 para *D. gliroides* en estudios anteriores (Rodríguez-Cabal & Branch 2011; Salazar & Fonturbel  
704 2016; Tiribelli et al. 2017; Rodríguez-Gómez & Fontúrbel 2020). Por último, para evaluar los  
705 efectos espaciales a escala de macrositio, consideramos el tipo de bosque (en cuatro categorías:  
706 coihue, ñire, lenga y s. valdiviana) de cada sitio de muestreo y, mediante un dispositivo GPS,  
707 registramos las coordenadas geográficas (latitud y longitud) y la altitud (m.s.n.m.).

### 708 Análisis estadísticos

#### 709 *Descripción del modelo*

710 Construimos un modelo de regresión jerárquica para analizar el efecto de las variables temporales  
711 y espaciales sobre la actividad de *D. gliroides*. Los análisis jerárquicos consideran explícitamente  
712 que las unidades de muestreo tienen características que las diferencian, pero también fuentes de  
713 variación comunes (variabilidades “intra” y “entre” niveles; Gelman & Hill 2006). La variable  
714 respuesta (actividad de *D. gliroides*) fue modelada suponiendo una distribución de Poisson

$$715 \quad y_i \sim \text{Poisson}(\mu_i)$$

716 donde  $y_i$  es el número de capturas (número de registros de video en el caso de las cámaras-trampa  
717 o número de individuos capturados en el caso de las trampas de captura viva) para cada día-trampa  
718  $i$  ( $N = 3739$ ) y  $\mu_i$  es la tasa de captura esperada para ese día-trampa  $i$ . Dado que los datos de conteo  
719 animal suelen mostrar una gran heterogeneidad, los modelos inflados en cero son una opción

720 común para lidiar con la alta proporción esperada de “falsos negativos” (no detectar al organismo  
 721 cuando está presente y activo) debidos a la baja detectabilidad de las especies elusivas (Royle 2005;  
 722 Tobler et al. 2015) como los micromamíferos (Li et al. 2018). Modelamos esos “ceros” adicionales  
 723 utilizando una distribución de Poisson inflada en ceros, en la que la tasa de captura esperada se  
 724 amplió a

$$725 \quad \mu_i = \lambda_i * z_i$$

$$726 \quad z_i \sim \text{Bernoulli}(\phi)$$

727 donde  $z_i$  es un valor binario con probabilidad  $\phi$  de ser 1 y probabilidad  $1 - \phi$  de ser 0, mientras  
 728  $\lambda_i$  es la tasa de captura observada cuando  $z_i = 1$ .

729 Modelamos al logaritmo de la tasa de captura observada  $\lambda_i$  como una función de las  
 730 variables predictoras medidas, organizadas de acuerdo a su nivel: efectos temporales, efectos  
 731 espaciales a escala de micrositio (que varían entre puntos de muestreo = ubicaciones de las trampas)  
 732 y efectos espaciales a escala de macrositio (que varían entre sitios de muestreo). Los efectos  
 733 temporales incluyeron a (1) la fecha, como el número de días a partir del 1 de octubre (i.e., días  
 734 posteriores al fin de la hibernación; 'día' = [1, 200]) y (2) la fase lunar ('luna' = 'nueva', 'media',  
 735 'llena'). También consideramos en este nivel una variable control que fue el tiempo de exposición  
 736 del cebo ('cebo' = [1–22]), (ya que la desaparición del cebo puede afectar la tasa de capturabilidad),  
 737 sólo para los registros de las cámaras-trampa (i.e., cuando la variable 'cámara' = (0, 1) toma el valor  
 738 1), relacionados según:

$$739 \quad \log(\lambda_i) = \beta_{0j} + \beta_1 * \text{día}_i + \beta_2 * \text{luna}_i + \beta_3 * \text{cebo}_i * \text{cámara}_i$$

740 donde  $\beta_{0j}$  es el valor (intercepto) para cada punto de muestreo  $j$  y los parámetros  $\beta_1$ ,  $\beta_2$ , and  $\beta_3$   
 741 son los coeficientes del efecto de cada una de las tres variables predictoras a nivel temporal.

742 Siguiendo la estructura jerárquica de nuestro modelo, modelamos al intercepto  $\beta_{0j}$  como  
 743 un efecto aleatorio para cada punto de muestreo  $j$  ( $N = 248$ ), suponiendo que sus valores provienen  
 744 de una distribución normal con media  $b_0$  y varianza  $T_{PUNTOS}$

$$745 \quad \beta_{0j} \sim \text{Normal}(b_0, T_{PUNTOS}).$$

746 Para cada punto de muestreo  $j$ , el valor medio de la distribución normal ( $b_{0j}$ ) fue modelado como  
 747 una combinación lineal de las variables predictoras a escala de micrositio: (1) porcentaje de

748 cobertura arbustiva (‘arbusto’ = [0–100]), (2) porcentaje de cobertura arbórea (‘arbol’ = [0–100] y  
749 (3) accesibilidad (‘acces’ = [1–8]), como

$$750 \quad b_{0j} = \gamma_{0k} + \gamma_1 * arbustoj + \gamma_2 * arbolj + \gamma_3 * accesj$$

751 donde  $\gamma_{0k}$  es el valor (intercepto) para cada sitio  $k$  y los parámetros  $\gamma_1$ ,  $\gamma_2$ , e  $\gamma_3$  son los coeficientes  
752 para el efecto de cada una de las tres variables predictoras mencionadas.

753 De manera similar, el intercepto  $\gamma_{0k}$  para cada sitio  $k$  ( $N = 46$ ) fue modelado a partir de una  
754 distribución normal con media  $g_0$  y varianza  $T_{SITIOS}$

$$755 \quad \gamma_{0k} \sim Normal(g_{0k}, T_{SITIOS}),$$

756 y la media  $g_0$  para cada sitio  $k$  fue modelada como una combinación de las variables predictoras  
757 de efectos espaciales a escala de macrositio: (1) ‘altitud’ = [195–1350], (2) ‘latitud’ = [43°S–  
758 39,5°S], y (3) ‘longitud’ = [72°O–71°O], según:

$$759 \quad g_{0k} = \delta_{0l} + \delta_1 * altitud_k + \delta_2 * altitud_k^2 + \delta_3 * latitud_k + \delta_4 * longitud_k +$$

$$760 \quad \omega(latitud_k, longitud_k)$$

761 donde  $\delta_{0l}$  es el valor (intercepto) para el tipo de bosque  $l$ , los parámetros  $\delta_1$  y  $\delta_2$  son los coeficientes  
762 de los efectos lineal y cuadrático de la altitud,  $\delta_3$  y  $\delta_4$  son los coeficientes del efecto de la latitud y  
763 longitud, respectivamente, y  $\omega$  es una función spline cúbica bidimensional de la latitud y la longitud  
764 para modelar la autocorrelación espacial entre sitios de muestreo. Finalmente, consideramos un  
765 efecto aleatorio para cada tipo de bosque ( $N = 4$ ) para el intercepto  $\gamma_0$ , suponiendo una distribución  
766 normal con media  $d_l$  y varianza común  $T_{BOSQUES}$ :

$$767 \quad \delta_{0l} \sim Normal(d_l, T_{BOSQUES}).$$

### 768 *Calibración del modelo*

769 La inferencia bayesiana proporciona un marco coherente para caracterizar la incertidumbre  
770 relacionada con la modelización a diferentes escalas temporales y espaciales (Clark 2005).  
771 Ajustamos nuestro modelo usando la técnica de cadena bayesiana de Markov Monte Carlo (MCMC  
772 por sus siglas en inglés). La MCMC utiliza simulaciones consecutivas del modelo con una  
773 actualización juiciosa de los parámetros para producir una muestra de la distribución de  
774 probabilidades previa (incertidumbres) de los parámetros (Royle 2005). Elegimos previas no  
775 informativas para todos los coeficientes de las variables (distribuciones normales con media = 0 y  
776 varianza = 0,5) y distribuciones de medio Cauchy para el componente de varianza en los niveles

777 jerárquicos aleatorios (Gelman 2006). Para poder comparar los efectos dentro de los niveles y entre  
 778 ellos, estandarizamos todas las variables predictoras de manera que sus medias fueran cero y sus  
 779 varianzas 1 (Zipkin et al. 2009). El efecto de autocorrelación espacial se estimó utilizando los  
 780 métodos estadísticos de Guélat & Kéry (2018). Los análisis bayesianos fueron hechos con JAGS  
 781 (Plummer 2003) a través de su interfase con R Studio. Chequeamos la convergencia de los  
 782 parámetros utilizando cinco cadenas MCMC con  $1 \times 10^5$  iteraciones cada una y una fase de quemado  
 783 de  $2.5 \times 10^4$  iteraciones. Para todos los parámetros del modelo, utilizamos el valor medio de las  
 784 distribuciones posteriores como estimaciones puntuales y el intervalo de máxima densidad  
 785 posterior (HPD por sus siglas en inglés) del 95% como medida de incertidumbre en torno a las  
 786 estimaciones puntuales (Gelman & Hill 2006). Realizamos una comprobación predictiva posterior  
 787 bayesiana para evaluar la precisión del ajuste del modelo a nuestros datos.

788 Finalmente, realizamos un ANOVA de dos vías para comparar cada una de las variables a  
 789 escala de micro y macrositio (Cob. Arbustiva, cob. Arbórea, accesibilidad, latitud, longitud y  
 790 altitud) entre los cuatro tipos de bosque estudiados (Coihue, ñire, lenga y selva valdiviana). Cuando  
 791 el p-valor del ANOVA era significativo, realizamos test a posteriori de Dunnett para determinar  
 792 las diferencias entre las variables y los tipos de bosque.

793

## 794 **Resultados**

795 De un esfuerzo de muestreo de 3739 noches-trampa totales (2413 con cámaras trampa y 1326 con  
 796 trampas de captura viva), obtuvimos 290 registros de *D. gliroides*: 243 videos y 47 individuos  
 797 capturados (Tabla 3.1). Encontramos que *D. gliroides* estuvo presente en todos los tipos de bosque  
 798 y en 24 de los 46 sitios estudiados (Fig. 2.1 en capítulo 2; Tabla S1.1 en Apéndice 1).

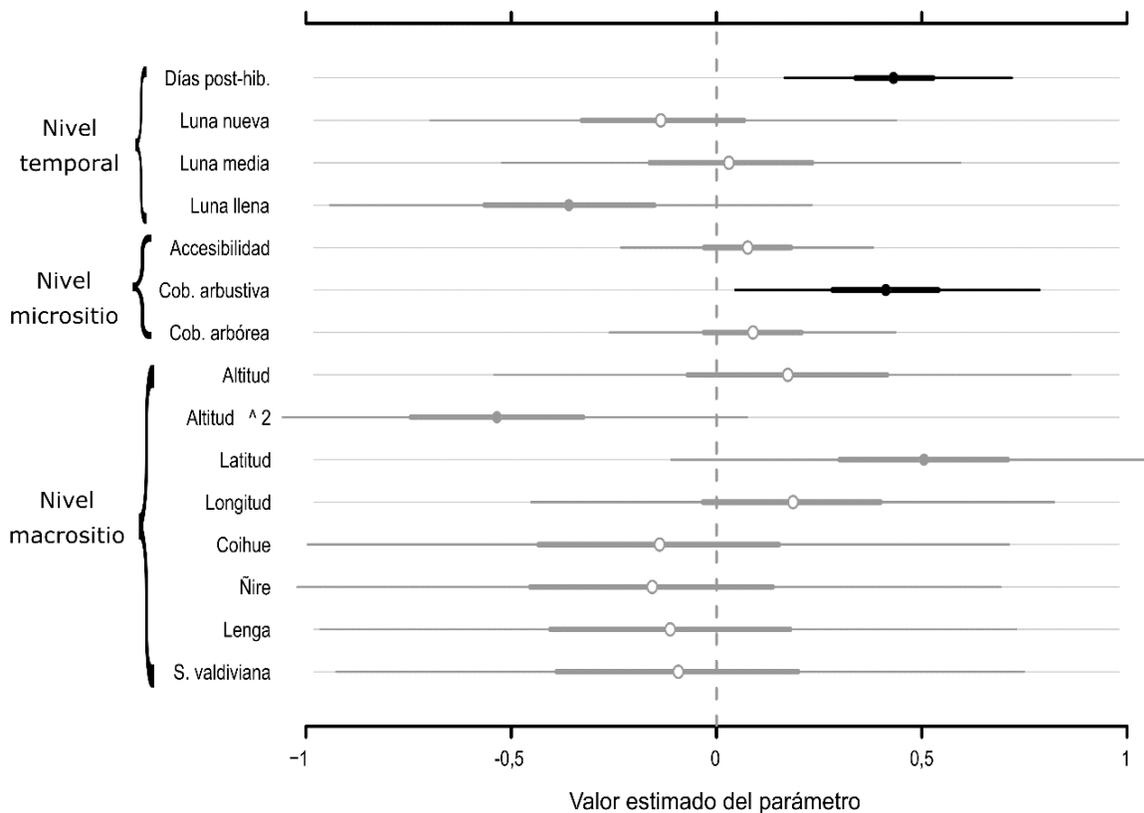
799 **Tabla 3.1:** Número de registros de *D. gliroides* (videos e individuos capturados) y esfuerzo de muestreo  
 800 con cada técnica (cámaras-trampa y trampas de captura viva, respectivamente) en sitios con cada tipo de  
 801 bosque. Se muestra además la eficiencia calculada como número de registros/esfuerzo de muestreo.

802

Tipo de bosque	Cámaras trampa			Trampas de captura viva		
	Días-trampa	Registros	Eficiencia	Días-trampa	Registros	Eficiencia
Ñire	644	66	0,1	340	14	0,04
Coihue	873	86	0,1	340	15	0,04
Lenga	440	81	0,2	340	1	< 0,1
S. valdiviana	456	10	< 0,1	306	17	< 0,1

803  
804  
805  
806  
807  
808  
809

Nuestro modelo jerárquico mostró un excelente ajuste a los datos globales (control predictivo posterior bayesiano = 0,53). De acuerdo a los resultados de nuestro modelo (Tabla S1.2 en Apéndice 1), la actividad de *D. gliroides* es afectada positivamente por la fecha del año (días posteriores a la hibernación, o estacionalidad) a nivel temporal y por la cobertura arbustiva, una medida espacial a escala de micrositio (los intervalos HPD no incluyeron el cero, Fig 3.1).

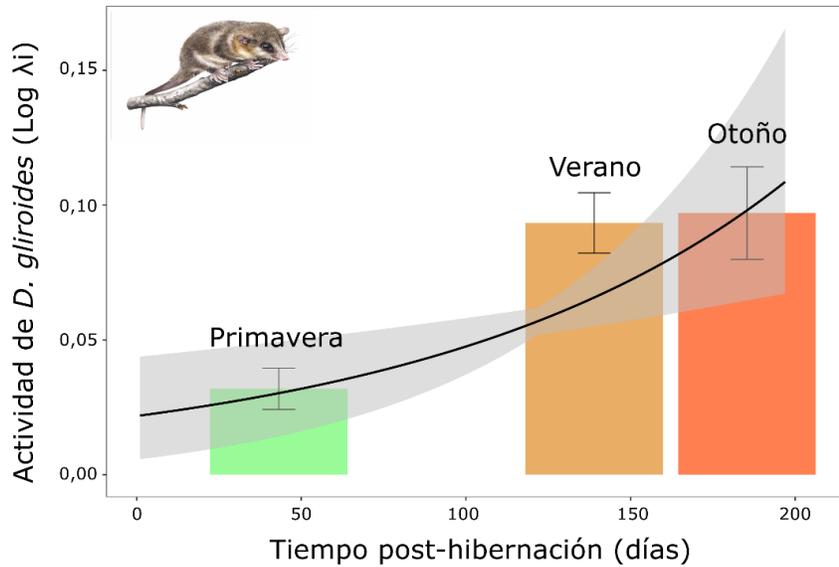


810  
811  
812  
813  
814  
815  
816  
817

**Figura 3.1:** Resultados del modelo global jerárquico que evalúa los patrones de actividad de *D. gliroides* en función de variables predictoras a nivel temporal y espacial a dos escalas. Las líneas gruesas representan intervalos de credibilidad del 50% y las líneas finas, del 95%. Los puntos representan las medianas posteriores, con círculos abiertos si los intervalos del 50% incluyen al 0, círculos grises cerrados cuando el intervalo del 95% incluye al 0 pero el de 50% no, y círculos negros cerrados cuando ninguno incluye al 0.

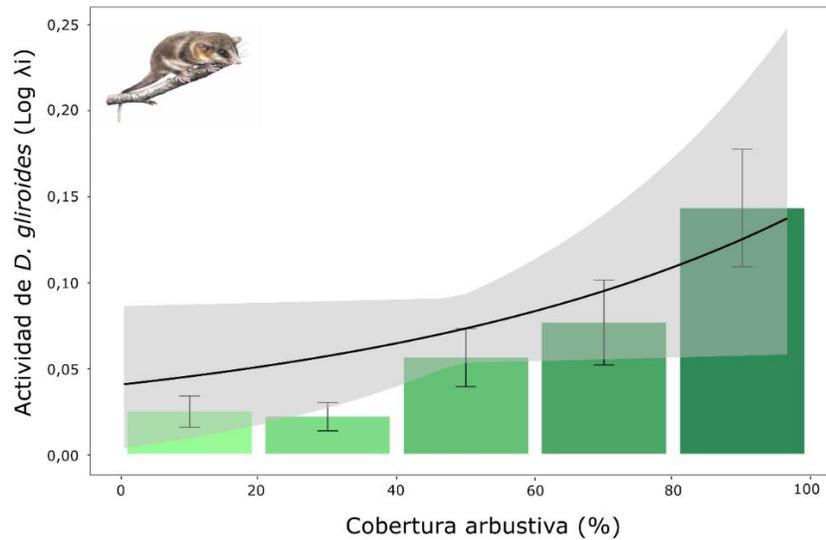
818  
819  
820

La actividad de *D. gliroides* aumentó hacia el final del verano y comienzo del otoño (Fig. 3.2), mientras que la cobertura arbustiva afectó positivamente a la actividad de *D. gliroides*, ya que el marsupial mostró mayor actividad en micrositios con alta cobertura arbustiva (Fig 3.3).



821

822 **Figura 3.2:** Efecto de la fecha del año sobre la actividad de *D. gliroides*. El día 0 corresponde al 1 de  
 823 octubre. Las líneas representan la predicción del modelo para la actividad de *D. gliroides* (número medio  
 824 de registros) y las bandas grises los intervalos de credibilidad del 95%. Las barras representan los datos  
 825 observados y las medidas de dispersión el error estándar.



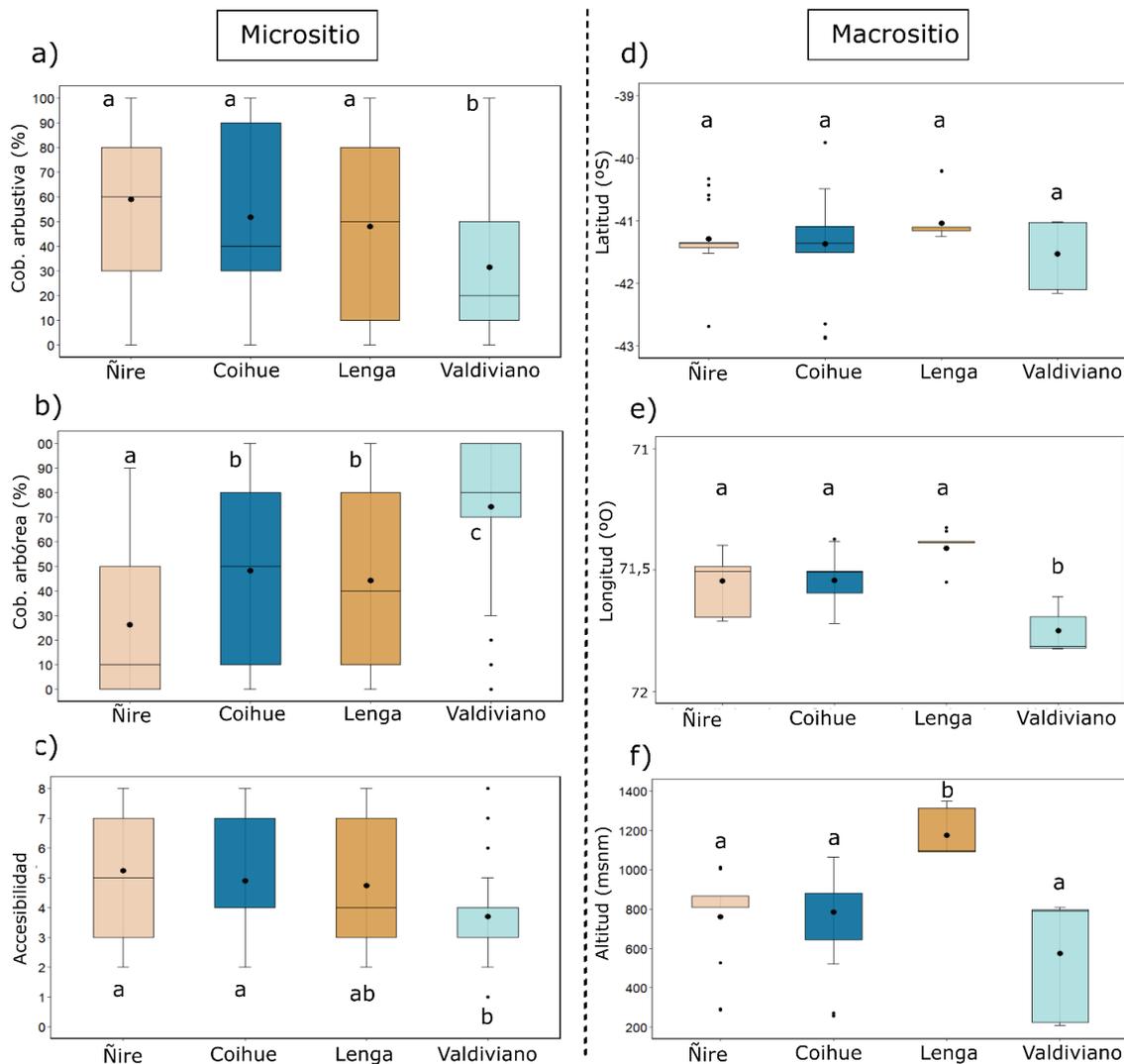
826

827 **Figura 3.3:** Efecto de la cobertura arbustiva (medida a escala de micrositio) sobre la actividad de *D.*  
 828 *gliroides*. Las líneas representan la predicción del modelo para la actividad de *D. gliroides* (número medio  
 829 de registros) y las bandas grises los intervalos de credibilidad del 95%. Las barras representan nuestros  
 830 datos observados y las medidas de dispersión el error estándar.

831

832 Además, encontramos efectos marginales de la luz de la luna, del término cuadrático de la  
 833 altitud y de la latitud (los intervalos HPD no se superponen a 0 en sus intervalos de credibilidad  
 834 del 50% pero sí en los del 95%, Fig. 3.1). La actividad de *D. gliroides* se vería ligeramente

835 disminuída por la luna llena y sería mayor en las altitudes intermedias (se trata de una parábola  
 836 negativa) y al aumentar la latitud dentro del rango de muestreo (Fig. 3.1). De acuerdo a nuestro  
 837 modelo, no hay un efecto *per se* del tipo de bosque sobre la actividad de *D. gliroides*, sino que  
 838 probablemente fue capturado por las variables a escala de micro y macrositio, que resultaron  
 839 heterogéneas entre los tipos de bosque (Fig 3.4). Por ejemplo, la cobertura arbustiva, que mostró  
 840 un efecto positivo sobre la actividad de *D. gliroides*, fue mayor en los sitios ubicados en los bosques  
 841 de *Nothofagus* (ñire, coihue y lenga) que en los de la selva valdiviana (Fig 3.4a).



842 **Figura 3.4:** Variables espaciales medidas a escala de micro (a–c) y macrositio (d–f) en cada tipo de bosque.  
 843 Los puntos indican el valor medio de cada variable, la línea horizontal dentro del recuadro representa la  
 844 mediana, la caja muestra el primer y tercer cuartil y las líneas verticales de dispersión el rango, excluyendo  
 845 los valores atípicos (o outliers, representados con puntos). Letras diferentes muestran una diferencia  
 846 significativa en las variables espaciales entre los distintos tipos de bosque ( $p < 0,05$ ).  
 847

848

849 **Discusión**

850 La actividad de los animales puede estar influenciada por varios factores y la tarea desafiante para  
851 los individuos es encontrar una estrategia óptima para balancear costos y beneficios, como el riesgo  
852 de predación y la abundancia de alimentos. Esos patrones son particularmente diversos en los  
853 micromamíferos (Halle & Stenseth 2012; Diete et al. 2017; Connolly & Orrock 2018; Guiden &  
854 Orrock 2019). En este trabajo encontramos que las variaciones temporales y espaciales que ocurren  
855 en los bosques templados de Patagonia afectaron los patrones de actividad de *D. gliroides*.  
856 Específicamente, encontramos que la fecha del año (estacionalidad) influyó en la actividad de *D.*  
857 *gliroides*, que aumentó hacia el final del verano y comienzo del otoño. Durante esta época, los  
858 individuos de *D. gliroides* aumentan su búsqueda de alimento para obtener reservas que les  
859 permitan soportar el periodo de hibernación (Nespolo et al. 2020). El mismo patrón de actividad  
860 temporal fue reportado por Rodríguez-Gómez & Fontúrbel (2020) para las poblaciones de *D.*  
861 *gliroides* que habitan estos bosques templados en Chile. Los pulsos estacionales de recursos pueden  
862 ser un motor importante que modifican la actividad animal (Brown et al. 2001; Ikeda et al. 2016).  
863 El cambio estacional en la actividad de *D. gliroides* puede ser también el resultado de una  
864 flexibilidad dietaria que responde a la disponibilidad temporal de recursos, principalmente a la  
865 mayor abundancia de frutos carnosos hacia el final del verano (Cortés et al. 2011; Fontúrbel et al.  
866 2017a). Los individuos de *D. gliroides* modulan el uso del torpor para ahorrar energía y cubrir los  
867 periodos de déficit energético, una adaptación a entornos caracterizados por reducciones  
868 estacionales de la productividad como los bosques templados entre fines de otoño y el comienzo  
869 de la primavera (Nespolo et al. 2020).

870 El patrón de actividad de los micromamíferos puede cambiar como respuesta a la calidad  
871 de su hábitat y la estructura del paisaje (Guiden & Orrock 2019; Rodríguez-Gómez & Fontúrbel  
872 2020). Por ejemplo, las ardillas (*Sciurus vulgaris*) mostraron un periodo de actividad más largo,  
873 pasaban relativamente más tiempo buscando comida y menos tiempo viajando en un bosque de  
874 coníferas que en un bosque caducifolio (Wauters et al. 1992). En nuestro caso, no encontramos un  
875 efecto *per se* sobre la actividad de *D. gliroides* de las distintas especies arbóreas dominantes en  
876 cada uno de los cuatro tipos de bosque donde está presente, sino variaciones comportamentales  
877 asociadas a la estructura de microhábitat de cada bosque. Esto también coincide con los resultados  
878 reportados por Rodríguez-Gómez & Fontúrbel (2020), quienes encontraron que *D. gliroides*, si

879 bien estaba presente en todos los tipos de bosque en Chile, variaba sus patrones de actividad según  
880 las condiciones de perturbación de cada bosque.

881 El riesgo de depredación también es un factor importante que suele alterar el periodo de  
882 actividad de los pequeños mamíferos terrestres (Caravaggi et al. 2018; Connolly & Orrock 2018).  
883 Por ejemplo, las capturas de los topillos de las praderas (*Microtus ochrogaster*) y la rata algodonera  
884 (*Sigmodon hispidus*) en Kansas, EEUU, disminuyeron cuando el riesgo de depredación diurna era  
885 alto (Stokes et al. 2001). En el caso de los micromamíferos nocturnos, estos suelen mostrar una  
886 disminución de su actividad durante las noches con mayor iluminación lunar porque los  
887 depredadores visuales son más exitosos en esas noches (Clarke 1983; Orrock et al. 2004; Prugh &  
888 Golden 2014). En los bosques patagónicos, la lechuza bataraz (*Strix rufipes*) es una rapaz endémica  
889 que se alimenta de pequeños mamíferos, entre ellos *D. gliroides* (Martínez & Jaksic 1997; Ibarra  
890 et al. 2017), que aquí mostró una tendencia a tener menor actividad en las noches con luna llena.  
891 Otro depredador conocido es el gato guiña (*Leopardus guigna*), cuyas presas preferidas son los  
892 micromamíferos del bosque, evidenciado por un alto solapamiento entre los patrones de actividad  
893 del felino y los pequeños mamíferos (Delibes-Mateos et al. 2014). Además de modular el tiempo  
894 de actividad de las presas, los depredadores pueden estructurar las elecciones que hacen las presas  
895 respecto al uso del hábitat (Gorini et al. 2012; Connolly & Orrock 2018; Gaynor et al. 2019). La  
896 preferencia de *D. gliroides* por microhábitats con mayor cobertura de arbustos hace que  
897 probablemente se minimice su detección o el éxito de captura de las rapaces nocturnas y otros  
898 depredadores visualmente orientados. Ambos factores (temporal y espacial) podrían no ser  
899 independientes: se ha postulado que la baja importancia de la iluminación nocturna en algunos  
900 estudios probablemente se deba a la presencia de una alta cobertura vegetal que ofrecería  
901 protección a los animales independientemente de los niveles de iluminación (Jensen & Honess  
902 1995; Stokes et al. 2001). En nuestro estudio, sin embargo, ambos factores fueron detectables y  
903 estuvieron entre los que más afectaron a la probabilidad de detectar individuos activos de *D.*  
904 *gliroides*. Aunque estos resultados apoyarían el rol del riesgo de depredación en la estructuración  
905 de los patrones de actividad de *D. gliroides* no constituye una prueba contundente frente a hipótesis  
906 alternativas. El mismo patrón espacial es esperable bajo una "hipótesis de forrajeo", ya que los  
907 monitos del monte consumen frutos e invertebrados que probablemente son más abundantes donde  
908 hay más cobertura de arbustos.

909           En conclusión, la flexibilidad comportamental es importante en las especies que se  
910 enfrentan a hábitats cambiantes, ya que los ajustes del comportamiento en los nuevos hábitats  
911 pueden generar una dinámica de población favorable a largo plazo (Sih 2013; Vazquez et al. 2020).  
912 A pesar de que este estudio observacional tiene algunas limitaciones que restringen nuestra  
913 capacidad para hacer inferencias (e.g., no se midieron la densidad poblacional, la disponibilidad de  
914 alimento ni la actividad de los depredadores), nuestros resultados sugieren que la estacionalidad y  
915 algunas variables de la vegetación afectan la actividad de *D. gliroides*. Las fluctuaciones en el  
916 comportamiento que documentamos pueden estar motivadas por (i) diferencias espacio-temporales  
917 en la disponibilidad de recursos como el alimento o por (ii) estrategias comportamentales para  
918 evitar a (o huir de) los depredadores. También sería interesante evaluar si los individuos de *D.*  
919 *gliroides* compiten con los roedores arborícolas o con las aves por los recursos alimenticios de los  
920 arbustos o si se separan utilizando diferentes nichos temporales y espaciales. Se requiere más  
921 investigación para poder determinar los efectos de cada uno de estos factores y la medida en que  
922 la adquisición de recursos o la evitación de depredadores contribuyen a los beneficios y costos de  
923 la actividad diaria de los individuos de *Dromiciops* o determinan los patrones espacio-temporales  
924 (individuales o poblacionales) resultantes.

925

## CAPÍTULO 4

926 **Interacciones ecológicas parte I: el rol de *Dromiciops gliroides* como dispersor**

927

### **de semillas**

928 Esta sección está incluida en el siguiente artículo:

929 Vazquez, M. Soledad; Rodríguez-Cabal, Mariano A. & Amico, Guillermo C. The forest gardener: a marsupial with a  
930 key seed-dispersing role in the Patagonian temperate forest. *Ecological Research*, 37: 270–283.

931

### **Introducción**

933 Algunas especies son relativamente más importantes que otras para mantener la estructura de la  
934 comunidad y el funcionamiento de los ecosistemas (Mello et al. 2015). La pérdida de estas especies  
935 clave o la alteración de sus interacciones puede desencadenar efectos en cascada, aumentando las  
936 tasas de extinción de las especies asociadas directa o indirectamente a través de esas interacciones  
937 (Anderson et al. 2011; Rodríguez-Cabal et al. 2013; Zhao et al. 2016; Rodríguez-Cabal et al. 2019;  
938 Zipkin et al. 2020). En particular, los mutualismos entre plantas y dispersores de semillas son  
939 interacciones esenciales no sólo para la persistencia de las especies mutualistas, sino también para  
940 el reclutamiento de nuevos individuos, la demografía poblacional y el mantenimiento de la  
941 estructura y diversidad de las comunidades ecológicas (Stachowicz 2001; Kaiser-Bunbury et al.  
942 2010; Fricke et al. 2017).

943 El bosque templado de Patagonia es un ambiente con una fauna empobrecida donde cerca  
944 del 52% de la flora leñosa depende de animales mutualistas para su reproducción o dispersión de  
945 semillas (Aizen & Ezcurra 1998; Aizen et al. 2002). Solo dos especies de aves, *Elaenia albiceps* y  
946 *Turdus falcklandii*, han sido documentadas como los principales dispersores actuales en estos  
947 bosques templados (Aizen et al. 2002; Amico & Aizen 2005). El marsupial arbóreo endémico  
948 *Dromiciops gliroides* también podría jugar un rol como dispersor efectivo de semillas en este  
949 bioma, ya que ingiere frutos carnosos de diferentes tamaños y colores, incluso aquellos frutos  
950 mayores de 11 mm y/o de colores "apagados" que las aves no son capaces de consumir o detectar  
951 (Amico et al. 2009; Amico et al. 2011). En este capítulo, realizamos ensayos de alimentación en  
952 cautiverio, ensayos de germinación y una exhaustiva revisión bibliográfica para estimar la  
953 capacidad de *D. gliroides* para consumir frutos carnosos y evaluar su rol como dispersor efectivo  
954 de semillas en los bosques templados de la Patagonia argentina. A partir de esos resultados,

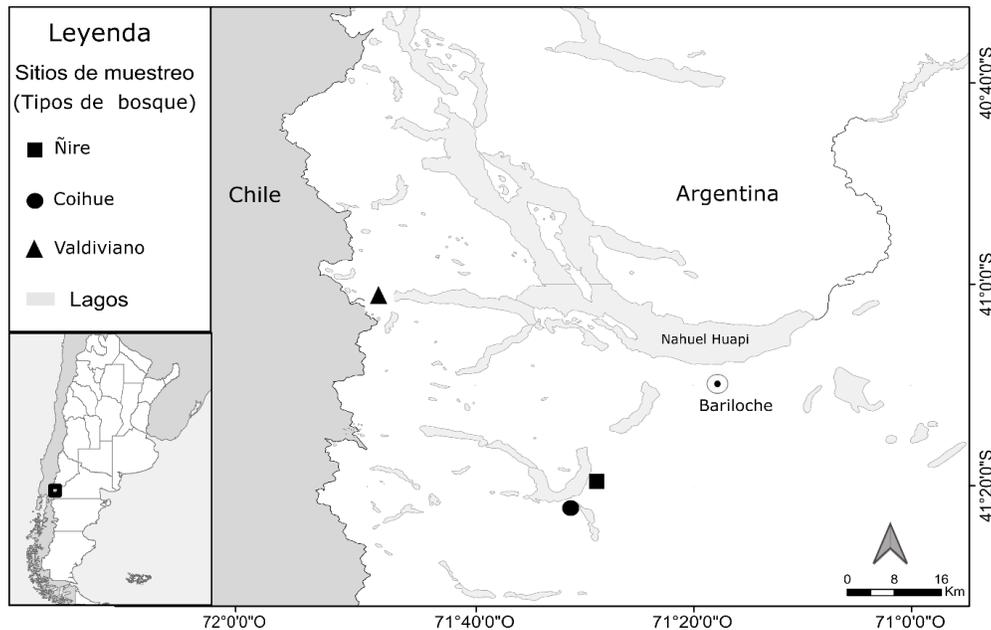
955 cuantificamos el rol potencial de *D. gliroides* como dispersor de semillas para toda la comunidad  
956 vegetal y clasificamos su incidencia potencial en la dispersión de semillas según las diferentes  
957 formas de vida de las plantas que habitan el bosque patagónico.

958

## 959 **Materiales y métodos**

### 960 Área de estudio

961 Realizamos el estudio en tres ecosistemas forestales dentro del Parque Nacional Nahuel Huapi,  
962 Argentina (Fig. 4.1). Elegimos tres sitios de muestreo, uno de cada tipo de bosque: dominado por  
963 ñire (*Nothofagus antarctica*), por coihue (*N. dombeyi*) y la selva valdiviana. En los sitios de bosque  
964 dominado por lenga solo se capturó un ejemplar de *D. gliroides* (ver Capítulo 3) y por eso no se lo  
965 incluyó en este capítulo de tesis. Para una mayor descripción del área y caracterización de los tipos  
966 de bosques ver sección “Área de estudio” en el capítulo 1.



967

968

969 **Figura 4.1.** Sitios de estudio donde recolectamos frutos para los ensayos de alimentación de *D. gliroides*.  
970 Cada sitio corresponde a un tipo de bosque (dominado por ñire, por coihue o selva valdiviana).

971

### 972 Recolección de frutos y ensayos de alimentación en cautiverio

973 *Dromiciops gliroides* es una especie omnívora que consume frutos e insectos, aunque la mayoría  
974 de las descripciones de su dieta son cualitativas y se basan en análisis fecales y ensayos de  
975 preferencia en laboratorio (Quijano 2008; Amico et al. 2009; Cortés et al. 2011; Celis-Diez et al.  
976 2012; Di Virgilio et al. 2014). Para poner a prueba la capacidad de *D. gliroides* de consumir frutos  
977 carnosos realizamos experimentos de alimentación en cautiverio. Delimitamos una parcela de

978 50×50 m en cada uno de los tres sitios de muestreo, uno por tipo de bosque (Fig. 4.1), y realizamos  
979 una búsqueda sistemática durante el verano (primera semana de febrero 2018) para registrar todas  
980 las especies de plantas que producían frutos carnosos. Seleccionamos 10 individuos arbitrariamente  
981 por especie, separados >5 m entre sí, y cosechamos sus frutos.

982 Para realizar los ensayos de alimentación mantuvimos cinco individuos de *D. gliroides* en  
983 cautiverio durante dos noches consecutivas en febrero de 2018. Los individuos fueron capturados  
984 con trampas vivas tipo Tomahawk colocadas en cada uno de los sitios de muestreo, siguiendo el  
985 protocolo descrito en Rodríguez-Cabal & Branch (2011). Mantuvimos a los individuos en jaulas  
986 separadas (35×25×5 cm) y les ofrecimos agua y los frutos de las once especies simultáneamente  
987 (*ad libitum*) al atardecer/noche, cuando comenzaban a estar activos (Tabla 4.1). Los frutos o  
988 infrutescencias fueron ofrecidos mezclados, en placas de Petri sujetas a la jaula. Cada experiencia  
989 fue observada por la autora de esta tesis durante 1 hora dentro de una habitación oscura para evaluar  
990 si los frutos eran tomados con las patas o la boca, si el individuo retiraba el exocarpo del fruto antes  
991 de ingerirlo, y si el fruto era ingerido entero o en pedazos. Al día siguiente recolectamos las heces  
992 en la jaula y las analizamos en busca de semillas para utilizarlas en los ensayos de germinación.  
993 Todos los métodos de captura y manipulación se realizaron según los lineamientos de la American  
994 Society of Mammalogists (Sikes et al. 2016) y fueron aprobados por las autoridades de la  
995 Administración Nacional de Parques Nacionales y de la provincia de Río Negro (Autorización de  
996 investigación DRPN1491 y Expte. N° 025.616-SAyDS-2013).

#### 997 Ensayos de germinación

998 Para estudiar el potencial de germinación de las semillas realizamos experimentos en cámaras de  
999 germinación. Evaluamos tres tratamientos: (1) “fruto entero” en el que pusimos a germinar los  
1000 frutos maduros tal como los recolectamos, (2) “remoción manual” en el que pusimos a germinar  
1001 las semillas de los frutos maduros recolectados luego de que retiramos manualmente la pulpa y el  
1002 exocarpo, y (3) “defecado” en el que pusimos a germinar las semillas que encontramos en las heces  
1003 defecadas por los individuos en cautiverio. Las réplicas para el tratamiento defecado procedían de  
1004 semillas seleccionadas al azar a partir de un conjunto (*pool*) de semillas defecadas por los  
1005 individuos cautivos y recogidas de las jaulas. Debido a la imposibilidad de distinguirlas  
1006 morfológicamente, las semillas de *Berberis darwinii*, *B. microphylla* y *B. serratodentata* se  
1007 consideraron en una sola categoría: *Berberis* spp. (Tabla 4.1). Las especies no consumidas por *D.*  
1008 *gliroides* (ver Resultados, Tabla 4.1) no fueron consideradas para los ensayos de germinación.

1009 Antes de iniciar los ensayos de germinación, sometimos los frutos y semillas a una  
1010 estratificación húmeda en frío en una heladera a unos 4 °C durante 90 días. El diseño experimental  
1011 de germinación incluyó 20 frutos (para el tratamiento fruto entero) o 20 semillas (para los otros  
1012 dos tratamientos) por réplica de cada especie estudiada, colocados en placas Petri de 90 mm de  
1013 diámetro. Colocamos las semillas sobre una capa de algodón y dos de papel humedecido y cada  
1014 quince días regamos todas las placas con agua y una solución antifúngica (FungoXAN ® Punch  
1015 Química S.A.). Colocamos todas las placas en una cámara de germinación en condiciones  
1016 controladas durante 201 días. Programamos las cámaras con un fotoperiodo de 14 horas de luz a  
1017 una temperatura de 18° C, y 10 horas de oscuridad a una temperatura de 6° C, que son condiciones  
1018 similares a las habituales en el bosque nativo en primavera (Martin-Albarracin et al. 2018). Cada  
1019 dos días durante los primeros 90 días, y luego cada tres días, registramos el número de semillas  
1020 germinadas en cada caja de Petri y las retiramos (una vez que apareció la radícula) para evitar  
1021 efectos de competencia intraespecífica.

#### 1022 *Dromiciops gliroides* como dispersor clave de semillas

1023 Para conocer y cuantificar el rol de *D. gliroides* en la dispersión de las plantas presentes en el  
1024 bosque templado de Patagonia, extrajimos una lista de especies y su principal tipo de dispersión:  
1025 por viento, por gravedad, por agua, por animales, y múltiple, cuando involucra más de uno de los  
1026 anteriores (Tabla 4.2). Además, consideramos para cada especie su forma de vida: árbol, arbusto,  
1027 epífita, enredadera o hemiparásita. La lista de especies y la información sobre la forma de vida y  
1028 el tipo de dispersión se extrajeron de Aizen & Ezcurra (1998, 2008). Para las especies dentro de la  
1029 categoría de dispersión por animales, cuantificamos aquellas que podrían ser dispersadas por *D.*  
1030 *gliroides* basándonos en una revisión bibliográfica y en los resultados de los ensayos de  
1031 germinación (ver arriba). Realizamos la revisión bibliográfica utilizando las palabras "*Dromiciops*  
1032 *gliroides*" en las tres plataformas de búsqueda más comunes: Web of Science, Scopus y Google  
1033 Scholar. De los 124 artículos científicos detectados, seleccionamos, según el contenido completo  
1034 del trabajo, los artículos relacionados con temas ecológicos (n = 55) y extrajimos sólo los que  
1035 mostraban datos relacionados con la dispersión de semillas (n = 5). Luego, subdividimos el grupo  
1036 "animal" en cinco subcategorías considerando únicamente la evidencia de la probabilidad de su  
1037 dispersión por *D. gliroides*. Asignamos "sí" y "no" en aquellas especies que fueron analizadas y,  
1038 tras el paso de las semillas por el tracto digestivo de *D. gliroides*, se obtuvieron resultados positivos  
1039 o negativos de germinación respectivamente. Usamos las categorías "probable" y "no probable"

1040 para aquellas especies no probadas directamente pero que están dentro del mismo género de las  
1041 que ya se habían probado y se sabía si eran o no dispersadas por *D. gliroides*, respectivamente. Por  
1042 último, agrupamos en la categoría "no evaluado" a todas las especies sobre las que aún no se han  
1043 desarrollado experimentos.

#### 1044 Análisis de datos

1045 El tiempo medio hasta la germinación y el efecto de los tres tratamientos (fruto entero, remoción  
1046 manual y defecado) sobre el tiempo hasta la germinación se analizaron mediante análisis no  
1047 paramétricos y semiparamétricos denominados *time-to-event*. Estos análisis permiten estudiar no  
1048 solo si un evento ocurrió o no, sino cuándo ocurrió. Estos análisis tienen ventajas sobre otros  
1049 comúnmente utilizados, como el clásico análisis de regresión no lineal, porque resuelven el  
1050 problema de la independencia al centrarse en el destino individual de las semillas (o réplicas) en  
1051 lugar de solo en la germinación acumulada (McNair et al. 2012). Utilizamos curvas de Kaplan-  
1052 Meier para describir los tiempos de germinación de las semillas, y análisis de regresión de Cox  
1053 para evaluar el efecto de los tratamientos en la germinación. Primero, exploramos analíticamente  
1054 los datos de germinación en busca de violaciones del supuesto de "proportional hazard" (el cual  
1055 asume que la probabilidad de supervivencia es constante entre los eventos a lo largo del tiempo;  
1056 respaldada por una relación no significativa entre los residuos y el tiempo) aplicando la función  
1057 "cox.zph" del paquete *survival* de R. Por último, aplicamos una prueba de rango logarítmico para  
1058 evaluar si las curvas de Kaplan-Meier ajustadas difirieron entre los tres tratamientos. Todos los  
1059 análisis los desarrollamos en el lenguaje de programación estadística R (R Core Team 2019).

1060 Para cuantificar la dispersión de semillas en el bosque templado de Patagonia, calculamos  
1061 las frecuencias y porcentajes para cada categoría en la que se subdividió el grupo "Animal" (ver  
1062 sección: *Dromiciops gliroides* como dispersor clave de semillas). Luego, realizamos un análisis  
1063 chi-cuadrado para contrastar la hipótesis de variación en la dispersión de *D. gliroides* entre las  
1064 distintas formas de vida dentro del bosque templado de Patagonia. Para evaluar los efectos de cada  
1065 uno de los tratamientos sobre el porcentaje de germinación de las semillas, aplicamos un modelo  
1066 lineal generalizado (GLM) con una distribución binomial, donde incluimos la proporción de  
1067 semillas germinadas como variable respuesta y los tres tratamientos como variables explicativas.  
1068 Finalmente, evaluamos las diferencias estadísticas entre los tratamientos mediante pruebas a  
1069 posteriori utilizando el método FDR (False Discovery Rate) (Hothorn et al. 2016).

1070

1071 **Resultados**

1072 Recolección de frutos y ensayos de alimentación en cautiverio

1073 En total, recogimos frutos carnosos de 11 especies presentes en los sitios de estudio: nueve nativas  
 1074 y dos exóticas (Tabla 4.1). En cautiverio, los individuos de *D. gliroides* consumieron frutos de  
 1075 ocho de las once especies de plantas ofrecidas (Tabla 4.1). Solo los frutos de *Maytenus boaria*, *M.*  
 1076 *chubutensis* y el exótico *Juniperus communis* no fueron ingeridos.

1077

1078 **Tabla 4.1.** *Especies con frutos carnosos presentes en tres parcelas de 50×50 m, una en cada sitio de estudio*  
 1079 *y ofrecidas a D. gliroides en cautiverio. Para cada especie, se detalla el número de semillas por fruto y si*  
 1080 *fueron o no consumidos por el marsupial. Para los frutos que fueron consumidos, se muestra el número de*  
 1081 *réplicas y el total de frutos o semillas utilizados en cada tratamiento durante los ensayos de germinación.*  
 1082 *Cada réplica consistió en 20 frutos (para el tratamiento "fruto entero") o 20 semillas (para los tratamientos*  
 1083 *"remoción manual" y "defecado"). Las especies exóticas se muestran en negrita.*

1084

Especies ofrecidas	Semillas por fruto	Consumido	Tratamiento					
			Fruto entero		Remoción manual		Defecado	
			Réplicas	Total frutos	Réplicas	Total semillas	Réplicas	Total semillas
<i>Aristotelia chilensis</i>	2-5	Si	3	60	3	60	3	60
<i>*Berberis</i> spp.	3-10	Si	5	100	5	100	5	100
<i>Gaultheria mucronata</i>	33-45	Si	5	100	5	100	5	100
<b><i>Juniperus communis</i></b>	3-5	<b>No</b>	-	-	-	-	-	-
<i>Maytenus boaria</i>	1	No	-	-	-	-	-	-
<i>M. chubutensis</i>	2-4	No	-	-	-	-	-	-
<i>Ribes magellanicum</i>	9-15	Si	10	200	10	200	10	200
<b><i>Rubus idaeus</i></b>	19-27	<b>Si</b>	<b>1</b>	<b>20</b>	<b>1</b>	<b>20</b>	<b>1</b>	<b>20</b>
<i>Schinus patagonicus</i>	1	Si	10	200	10	200	10	200

1085 *\*Nota: Para los ensayos de germinación se consideraron tres especies de Berberis juntas: B.*  
 1086 *darwinii, B. microphylla y B. serratodentata.*

1087

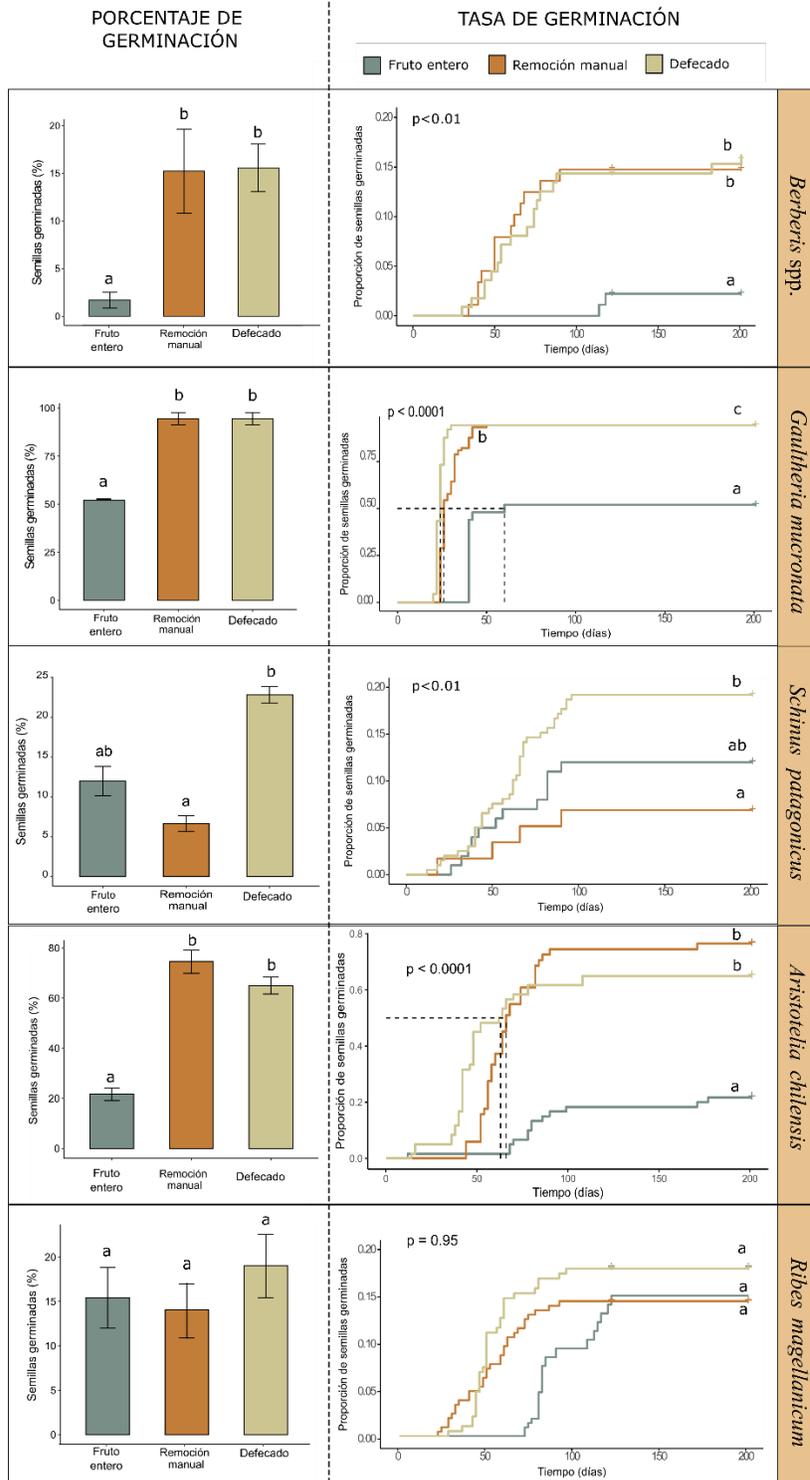
1088 Los animales se acercaron a los platos que contenían la mezcla de frutos o infrutescencias, pero  
 1089 nunca manipulaban los frutos de ninguna de estas tres especies, que aparecieron intactos en la jaula  
 1090 al día siguiente. *Dromiciops gliroides* retiró los frutos de *Berberis* spp. de la infrutescencia con la

1091 boca, peló el exocarpo con las patas delanteras para desecharlo y luego se comió la pulpa del fruto  
1092 con las semillas. En el caso de *Rubus idaeus* sujetó el fruto entero con sus patas delanteras,  
1093 consumió solo algunas partes carnosas y semillas y luego desechó el fruto. Los frutos de *A.*  
1094 *chilensis*, *G. mucronata* y *R. magellanicum* fueron ingeridos enteros sin seccionarlos. *Dromiciops*  
1095 *gliroides* mostró una clara preferencia por los frutos de *R. magellanicum*, que fueron los primeros  
1096 en ser seleccionados de la mezcla de frutos. Todas las semillas excretadas encontradas en la jaula  
1097 estuvieron enteras; no se detectaron semillas partidas o partes de semillas en las heces.

#### 1098 Ensayos de germinación

1099 *Dromiciops gliroides* tuvo un efecto positivo en la germinación; Luego de ser consumidas, las  
1100 semillas de *Berberis* spp., *G. mucronata*, *S. patagonicus* y *A. chilensis* mejoraron su germinación  
1101 (Fig. 4.2). Las semillas que pasaron por el tracto digestivo de *D. gliroides* tuvieron un porcentaje  
1102 mayor, y un tiempo de germinación menor, que las semillas del tratamiento "fruto entero" en  
1103 *Berberis* spp. (Parámetro est. = 2,09;  $z = 2,73$ ;  $p = 0,01$ ), *G. mucronata* (Parámetro est. = 2,81;  $z =$   
1104  $5,52$ ;  $p < 0,001$ ) y *A. chilensis* (Parámetro est. = 1,90;  $z = 4,60$ ;  $p < 0,001$ ) (Fig. 4.2). El porcentaje  
1105 de germinación de las semillas defecadas fue mayor que el de las semillas cuya pulpa se removió  
1106 manualmente en *S. patagonicus* (Fig. 4.2; Parámetro est. = 0,85;  $z = 2,79$ ;  $p = 0,01$ ). Sólo para *R.*  
1107 *magellanicum* no hubo diferencias en la germinación entre los tres tratamientos (Fig. 4.2;  
1108 Parámetro est. = 0,34;  $z = 1,07$ ;  $p = 0,53$ ). Las semillas de *Rubus idaeus* no germinaron en ninguno  
1109 de los tres tratamientos. Las semillas defecadas por el marsupial tuvieron un tiempo de germinación  
1110 menor que las extraídas manualmente para *G. mucronata* y *S. patagonicus* (Fig. 4.2). Sólo para *R.*  
1111 *magellanicum* no hubo diferencias en el porcentaje o tiempo de germinación entre las semillas  
1112 defecadas por *D. gliroides* y los otros dos tratamientos (fruto entero y remoción manual) (Fig. 4.2).  
1113 El tiempo medio de germinación de las semillas de *G. mucronata* defecadas por *D. gliroides* fue  
1114 de  $33 \pm 4$  días (media  $\pm$  error estándar), y el de las de *A. chilensis*,  $60 \pm 9$  días (Fig. 4.2). En las  
1115 especies restantes no se alcanzó el 50% de semillas germinadas durante el ensayo (por lo que no  
1116 se pudo estimar por intrapolación el tiempo medio de germinación).

1117



1118  
1119  
1120  
1121  
1122  
1123  
1124

**Figura 4.2:** Porcentajes y tiempos de germinación de las especies consumidas por *D. gliroides* para cada tratamiento (fruto entero, remoción manual y defecado). Las letras muestran diferencias significativas. Las líneas punteadas indican el tiempo medio de germinación para los casos en los que se superó el 50% de germinación (*G. mucronata* y *A. chilensis*). Las semillas de *Maytenus boaria*, *M. chubutensis* y *Juniperus communis* no fueron consumidas, y *Rubus idaeus* no germinó en ninguno de los tratamientos.

1125 *Dromiciops gliroides* como dispersor clave de semillas

1126 Basándonos en la revisión de la literatura y en nuestros resultados de los ensayos de germinación,  
 1127 encontramos que *D. gliroides* dispersa eficientemente al menos 25 especies de plantas con frutos  
 1128 carnosos, equivalente al 26% del total de especies presentes en el bosque templado de Patagonia  
 1129 (Tabla 4.2). Cinco de esas especies no habían sido reportadas previamente como dispersadas por  
 1130 *D. gliroides* (Tabla 4.2). Además, *D. gliroides* podría dispersar semillas de alrededor del 60% de  
 1131 esas especies (n = 56) si también tenemos en cuenta las que consideramos de dispersión probable  
 1132 (Tabla 4.2). Considerando la forma de vida de las especies con fruto carnoso, encontramos  
 1133 evidencia directa de que *D. gliroides* dispersa el 21% de los arbustos (12 de 58 especies), el 44%  
 1134 de los árboles (7 de 16 especies), el 20% de las enredaderas (3 de 15 especies), el 20% de las  
 1135 parásitas (1 de 5 especies) y el 100% de las epífitas (2 de 2 especies) (Fig. 4.3; Tabla 4.2).  
 1136 Además, *D. gliroides* puede ser considerado como un dispersor probable de otro 50% de arbustos  
 1137 (29 de 58 especies; en total 71% de los arbustos), otro 6% de árboles (1 de 16 especies; total:  
 1138 50%), y otro 7% de enredaderas (1 de 15 especies; total: 27%) (Fig. 4.3; Tabla 4.2).

1139 **Tabla 4.2.** Lista de especies de plantas presentes en el bosque templado de Patagonia y sus principales vías  
 1140 de dispersión: por Viento, por Gravedad, por Agua y a través de algún Animal (“Múltiple” implica una  
 1141 combinación de más de una de las otras cuatro categorías). La lista de especies, su forma de vida y de  
 1142 dispersión se extrajeron de Aizen y Ezcurra (1998) y Aizen y Ezcurra (2008). Para aquellas especies que  
 1143 son dispersadas por animales (Dispersión = Animal), se categorizó la evidencia sobre la probabilidad de  
 1144 que sean dispersadas por *D. gliroides* (columna Monito) según los resultados disponibles en la bibliografía  
 1145 y los de nuestros experimentos. Las que resultan especies previamente no consideradas como dispersadas  
 1146 por *D. gliroides* se muestran en negrita. Forma de vida: ARBU = arbusto, ARBO = árbol, ENR =  
 1147 enredadera, EPI = epífita, PAR = hemiparásito. Monito: dispersión por *D. gliroides* (SÍ = dispersa, PROB  
 1148 = probablemente dispersa, NO = no dispersa, NO\_PRO = probablemente no dispersa, NE = no evaluado).  
 1149

Especie	Familia	Dispersión	Forma de vida	Monito	Fuente
<i>Acrisione denticulata</i>	Asteraceae	Viento	ARBU		
<i>Adesmia boronioides</i>	Fabaceae	Múltiple	ARBU		
<i>Aextoxicon punctatum</i>	Aextoxicaceae	Animal	ARBO	SI	Amico et al., 2009
<i>Amomyrtus luma</i>	Myrtaceae	Animal	ARBO	SI	Amico et al., 2009
<i>Amomyrtus meli</i>	Myrtaceae	Animal	ARBO	PROB	

Espece	Familia	Dispersión	Forma de vida	Monito	Fuente
<i>Anarthrophyllum subandinum</i>	Fabaceae	Gravedad	ARBU		
<i>Antidaphne punctulata</i>	Loranthaceae	Animal	PAR	NE	
<i>Araucaria araucana</i>	Araucariaceae	Múltiple	ARBO		
<i>Aristotelia chilensis</i>	Elaeocarpaceae	Animal	ARBO	SI	Este estudio; Amico et al., 2009
<i>Asteranthera ovata</i>	Gesneriaceae	Animal	EPI	SI	Amico et al., 2009
<i>Austrocedrus chilensis</i>	Cupressaceae	Viento	ARBO		
<i>Azara dentata</i>	Salicaceae	Animal	ARBU	PROB	
<i>Azara integrifolia</i>	Salicaceae	Animal	ARBU	PROB	
<i>Azara lanceolata</i>	Salicaceae	Animal	ARBU	PROB	
<i>Azara microphylla</i>	Salicaceae	Animal	ARBU	SI	Amico et al., 2009
<i>Azara serrata</i>	Salicaceae	Animal	ARBU	PROB	
<i>Baccharis elaeoides</i>	Asteraceae	Viento	ARBU		
<i>Baccharis linearis</i>	Asteraceae	Viento	ARBU		
<i>Baccharis magellanica</i>	Asteraceae	Viento	ARBU		
<i>Baccharis obovata</i>	Asteraceae	Viento	ARBU		
<i>Baccharis patagonica</i>	Asteraceae	Viento	ARBU		
<i>Baccharis racemosa</i>	Asteraceae	Viento	ARBU		
<i>Baccharis rhomboidalis</i>	Asteraceae	Viento	ARBU		
<i>Baccharis salicifolia</i>	Asteraceae	Viento	ARBU		
<i>Baccharis sphaerocephala</i>	Asteraceae	Viento	ARBU		
<i>Balbisia gracilis</i>	Ledocarpaceae	Gravedad	ARBU		
<i>Berberis congestiflora</i>	Berberidaceae	Animal	ARBU	PROB	
<b><i>Berberis darwinii</i></b>	<b>Berberidaceae</b>	<b>Animal</b>	<b>ARBU</b>	<b>SI</b>	<b>Este estudio</b>
<i>Berberis empetrifolia</i>	Berberidaceae	Animal	ARBU	PROB	
<i>Berberis linearifolia</i>	Berberidaceae	Animal	ARBU	PROB	
<b><i>Berberis microphylla</i></b>	<b>Berberidaceae</b>	<b>Animal</b>	<b>ARBU</b>	<b>SI</b>	<b>Este estudio</b>

<b>Especie</b>	<b>Familia</b>	<b>Dispersión</b>	<b>Forma de vida</b>	<b>Monito</b>	<b>Fuente</b>
<i>Berberis montana</i>	Berberidaceae	Animal	ARBU	PROB	
<b><i>Berberis serratodentata</i></b>	<b>Berberidaceae</b>	<b>Animal</b>	<b>ARBU</b>	<b>SI</b>	<b>Este estudio</b>
<i>Berberis trigona</i>	Berberidaceae	Animal	ARBU	PROB	
<i>Berberis valdiviana</i>	Berberidaceae	Animal	ARBU	PROB	
<i>Blepharocalyx cruckshanksii</i>	Myrtaceae	Animal	ARBO	NE	
<i>Boquila trifoliolata</i>	Lardizabalaceae	Animal	ENR	NE	
<i>Buddleja globosa</i>	Scrophulariaceae	Gravedad	ARBU		
<i>Caldcluvia paniculata</i>	Cunoniaceae	Viento	ARBO		
<i>Campsidium valdivianum</i>	Bignoniaceae	Viento	ENR		
<i>Chiliotrichum diffusum</i>	Asteraceae	Viento	ARBU		
<i>Chiliotrichum rosmarinifolium</i>	Asteraceae	Viento	ARBU		
<i>Chusquea culeou</i>	Poaceae	Múltiple	ARBU		
<i>Chusquea montana</i>	Poaceae	Múltiple	ARBU		
<i>Chusquea quilla</i>	Poaceae	Múltiple	ARBU		
<i>Cissus striata</i>	Vitaceae	Animal	ENR	SI	Amico et al., 2009
<i>Colletia hystrix</i>	Rhamnaceae	Gravedad	ARBU		
<i>Coriaria ruscifolia</i>	Coriariaceae	Animal	ARBU	NE	
<i>Corynabutilon vitifolium</i>	Malvaceae	Gravedad	ARBU		
<i>Crinodendron hookerianum</i>	Elaeocarpaceae	Múltiple	ARBU		
<i>Cryptocarya alba</i>	Lauraceae	Animal	ARBU	NE	
<i>Cynanchum chiloense</i>	Apocynaceae	Viento	ENR		
<i>Cynanchum descolei</i>	Apocynaceae	Viento	ENR		
<i>Cynanchum diemii</i>	Apocynaceae	Viento	ENR		
<i>Cynanchum myrtifolium</i>	Apocynaceae	Viento	ENR		

<b>Especie</b>	<b>Familia</b>	<b>Dispersión</b>	<b>Forma de vida</b>	<b>Monito</b>	<b>Fuente</b>
<i>C. numularifolium</i>	Apocynaceae	Viento	ENR		
<i>C. pachyphyllum</i>	Apocynaceae	Viento	ENR		
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	Asteraceae	Viento	ARBO		
<i>Desfontainia spinosa</i>	Desfontainiaceae	Animal	ARBU	SI	Amico et al., 2009
<i>Desmaria mutabilis</i>	Loranthaceae	Animal	PAR	NE	
<i>Diostea juncea</i>	Verbenaceae	Gravedad	ARBU		
<i>Dioscorea brachybotrya</i>	Dioscoreaceae	Viento	ENR		
<i>Discaria articulata</i>	Rhamnaceae	Gravedad	ARBU		
<i>Discaria chacaye</i>	Rhamnaceae	Gravedad	ARBU		
<i>Discaria trinervis</i>	Rhamnaceae	Gravedad	ARBU		
<i>Drimys andina</i>	Winteraceae	Animal	ARBU	PROB	
<i>Drimys winteri</i>	Winteraceae	Animal	ARBO	SI	Amico et al., 2009
<i>Eccremocarpus scaber</i>	Bignoniaceae	Viento	ENR		
<i>Elytropus chilensis</i>	Apocynaceae	Viento	ENR		
<i>Embothrium coccineum</i>	Proteaceae	Viento	ARBU		
<i>Empetrum rubrum</i>	Ericaceae	Animal	ARBU	NE	
<i>Ephedra chilensis</i>	Ephedraceae	Animal	ARBU	NE	
<i>Ephedra frustillata</i>	Ephedraceae	Animal	ARBU	NE	
<i>Ercilla spicata</i>	Phytolaccaceae	Animal	ENR	NE	
<i>Ercilla syncarpellata</i>	Phytolaccaceae	Animal	ENR	NE	
<i>Escallonia alpina</i>	Escalloniaceae	Gravedad	ARBU		
<i>Escallonia leucantha</i>	Escalloniaceae	Gravedad	ARBU		
<i>Escallonia revoluta</i>	Escalloniaceae	Gravedad	ARBU		
<i>Escallonia rosea</i>	Escalloniaceae	Gravedad	ARBU		
<i>Escallonia rubra</i>	Escalloniaceae	Gravedad	ARBU		
<i>Escallonia serrata</i>	Escalloniaceae	Gravedad	ARBU		
<i>Escallonia virgata</i>	Escalloniaceae	Gravedad	ARBU		

<b>Especie</b>	<b>Familia</b>	<b>Dispersión</b>	<b>Forma de vida</b>	<b>Monito</b>	<b>Fuente</b>
<i>Eucryphia cordifolia</i>	Cunoniaceae	Viento	ARBO		
<i>Fabiana Imbricata</i>	Solanaceae	Gravedad	ARBU		
<i>Fitzroya cupressoides</i>	Cupressaceae	Viento	ARBO		
<i>Fuchsia magellanica</i>	Onagraceae	Animal	ARBU	NO	Amico et al., 2009
<i>Gaultheria antarctica</i>	Ericaceae	Animal	ARBU	PROB	
<i>Gaultheria caespitosa</i>	Ericaceae	Animal	ARBU	PROB	
<i>Gaultheria insana</i>	Ericaceae	Animal	ARBU	SI	Celis-Diez et al., 2012
<b><i>Gaultheria mucronata</i></b>	<b>Ericaceae</b>	<b>Animal</b>	<b>ARBU</b>	<b>SI</b>	<b>Este estudio</b>
<i>Gaultheria myrtilloides</i>	Ericaceae	Animal	ARBU	PROB	
<i>Gaultheria phillyreifolia</i>	Ericaceae	Animal	ARBU	PROB	
<i>Gaultheria poeppigii</i>	Ericaceae	Animal	ARBU	PROB	
<i>Gaultheria pumila</i>	Ericaceae	Animal	ARBU	PROB	
<i>Gaultheria tenuifolia</i>	Ericaceae	Animal	ARBU	PROB	
<i>Gevuina avellana</i>	Proteaceae	Animal	ARBO	NE	
<i>Griselinia jodinifolia</i>	Cornaceae	Animal	ENR	NE	
<i>Griselinia racemosa</i>	Cornaceae	Animal	ENR	NE	
<i>Griselinia ruscifolia</i>	Cornaceae	Animal	ENR	NE	
<i>Griselinia scandens</i>	Cornaceae	Animal	ENR	NE	
<i>Hebe elliptica</i>	Plantaginaceae	Gravedad	ARBU		
<i>Hebe salicifolia</i>	Plantaginaceae	Gravedad	ARBU		
<i>Hydrangea serratifolia</i>	Hydrangeaceae	Múltiple	ENR		
<i>Lapageria rosea</i>	Philesiaceae	Animal	ENR	NE	
<i>Lardizabala biternata</i>	Lardizabalaceae	Animal	ENR	NE	
<i>Latua pubiflora</i>	Solanaceae	Animal	ARBU	NE	
<i>Laurelia sempervirens</i>	Monimiaceae	Viento	ARBO		
<i>Laureliopsis philippiana</i>	Monimiaceae	Viento	ARBO		

<b>Especie</b>	<b>Familia</b>	<b>Dispersión</b>	<b>Forma de vida</b>	<b>Monito</b>	<b>Fuente</b>
<i>Lebetanthus myrsinites</i>	Ericaceae	Gravedad	EPI		
<i>Lepidoceras chilense</i>	Loranthaceae	Animal	PAR	NE	
<i>Lomatia dentata</i>	Proteaceae	Viento	ARBO		
<i>Lomatia ferruginea</i>	Proteaceae	Viento	ARBO		
<i>Lomatia hirsuta</i>	Proteaceae	Viento	ARBO		
<i>Luma apiculata</i>	Myrtaceae	Animal	ARBO	SI	Amico et al., 2009
<i>Luma chequen</i>	Myrtaceae	Animal	ARBU	PROB	
					Amico et al., 2009;
<i>Luzuriaga polyphylla</i>	Philesiaceae	Animal	ENR	SI	Celis-Diez et al., 2012
<i>Luzuriaga radicans</i>	Philesiaceae	Animal	ENR	SI	Amico et al., 2009
<i>Maytenus boaria</i>	Celastraceae	Animal	ARBO	NO	Este estudio; Amico et al., 2009
<i>Maytenus chubutensis</i>	Celastraceae	Animal	ARBU	NO	Este estudio
<i>Maytenus disticha</i>	Celastraceae	Animal	ARBU	NO_PRO	
<i>Maytenus magellanica</i>	Celastraceae	Animal	ARBU	NO_PRO	
<i>Misodendrum anglatum</i>	Misodendraceae	Viento	PAR		
<i>Misodendrum brachystachium</i>	Misodendraceae	Viento	PAR		
<i>Misodendrum gayanum</i>	Misodendraceae	Viento	PAR		
<i>Misodendrum linearifolium</i>	Misodendraceae	Viento	PAR		
<i>Misodendrum oblongifolium</i>	Misodendraceae	Viento	PAR		
<i>Misodendrum punctulatum</i>	Misodendraceae	Viento	PAR		
<i>Misodendrum quadriflorum</i>	Misodendraceae	Viento	PAR		
<i>Mitraria coccinea</i>	Gesneriaceae	Animal	EPI	SI	Amico et al., 2009

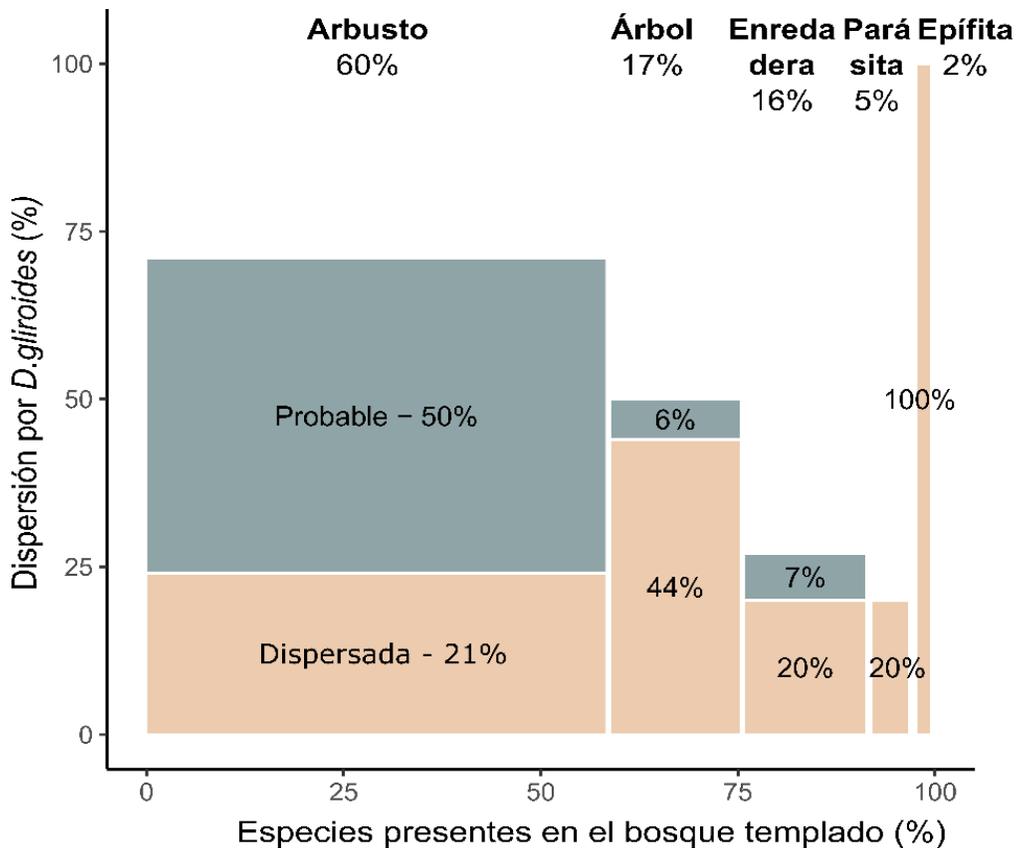
Cap. 4 – Interacciones ecológicas parte I: el rol de *D. gliroides* como dispersor de semillas

<b>Especie</b>	<b>Familia</b>	<b>Dispersión</b>	<b>Forma de vida</b>	<b>Monito</b>	<b>Fuente</b>
<i>Muehlenbeckia hastulata</i>	Polygonaceae	Animal	ENR	NE	
<i>Mutisia decurrens</i>	Asteraceae	Viento	ENR		
<i>Mutisia oligodon</i>	Asteraceae	Viento	ENR		
<i>Mutisia spinosa</i>	Asteraceae	Viento	ENR		
<i>Myoschilos oblongum</i>	Santalaceae	Animal	ARBU	NO	Amico et al., 2009
<i>Myrceugenia chrysocarpa</i>	Myrtaceae	Animal	ARBO	SI	Amico et al., 2009
<i>Myrceugenia exsucca</i>	Myrtaceae	Animal	ARBU	PROB	
<i>M. nanophylla</i>	Myrtaceae	Animal	ARBU	PROB	
<i>Myrceugenia ovata</i>	Myrtaceae	Animal	ARBU	PROB	
<i>Myrceugenia parvifolia</i>	Myrtaceae	Animal	ARBU	PROB	
<i>Myrceugenia planipes</i>	Myrtaceae	Animal	ARBU	PROB	
<i>Myrteola nummularia</i>	Myrtaceae	Animal	ARBU	SI	Celis-Diez et al. 2012
<i>Notanthera heterophylla</i>	Loranthaceae	Animal	PAR	NE	
<i>Nothofagus alpina</i>	Nothofagaceae	Viento	ARBO		
<i>Nothofagus antarctica</i>	Nothofagaceae	Viento	ARBO		
<i>Nothofagus betuloides</i>	Nothofagaceae	Viento	ARBO		
<i>Nothofagus dombeyi</i>	Nothofagaceae	Viento	ARBO		
<i>Nothofagus glauca</i>	Nothofagaceae	Viento	ARBO		
<i>Nothofagus nitida</i>	Nothofagaceae	Viento	ARBO		
<i>Nothofagus obliqua</i>	Nothofagaceae	Viento	ARBO		
<i>Nothofagus pumilio</i>	Nothofagaceae	Viento	ARBO		
<i>Otholobium glandulosum</i>	Fabaceae	Gravedad	ARBU		
<i>Ovidia andina</i>	Thymelaeaceae	Animal	ARBU	NO	Amico et al., 2009
<i>Ovidia pillopillo</i>	Thymelaeaceae	Animal	ARBU	NO_PRO	

<b>Especie</b>	<b>Familia</b>	<b>Dispersión</b>	<b>Forma de vida</b>	<b>Monito</b>	<b>Fuente</b>
<i>Persea lingue</i>	Lauraceae	Animal	ARBO	NE	
<i>Peumus boldus</i>	Monimiaceae	Animal	ARBO	NE	
<i>Philesia magellanica</i>	Philesiaceae	Animal	ENR	NE	
<i>Pilgerodendron uviferum</i>	Cupressaceae	Viento	ARBO		
<i>Podocarpus nubigena</i>	Podocarpaceae	Animal	ARBO	NE	
<i>Podocarpus saligna</i>	Podocarpaceae	Animal	ARBO	NE	
<i>Prumnopitys andina</i>	Podocarpaceae	Animal	ARBO	NE	
<i>Pseudopanax laetevirens</i>	Araliaceae	Animal	ARBO	SI	Amico et al., 2009
<i>Pseudopanax valdiviensis</i>	Araliaceae	Animal	ENR	PROB	
<i>Rhamnus diffusus</i>	Rhamnaceae	Animal	ARBU	NE	
<i>Rhaphithamnus spinosus</i>	Verbenaceae	Animal	ARBU	SI	Amico et al., 2009
<i>Ribes cucullatum</i>	Grossulariaceae	Animal	ARBU	PROB	
<i>Ribes magellanicum</i>	Grossulariaceae	Animal	ARBU	SI	Este estudio; Amico et al., 2009
<i>Ribes punctatum</i>	Grossulariaceae	Animal	ARBU	PROB	
<i>Ribes trilobum</i>	Grossulariaceae	Animal	ARBU	PROB	
<i>Ribes valdivianum</i>	Grossulariaceae	Animal	ARBU	PROB	
<i>Sarmienta scandens</i>	Gesneriaceae	Viento	EPI		
<i>Saxegothea conspicua</i>	Podocarpaceae	Viento	ARBO		
<b><i>Schinus patagonicus</i></b>	<b>Anacardiaceae</b>	<b>Animal</b>	<b>ARBU</b>	<b>SI</b>	<b>Este estudio</b>
<i>Senecio yegua</i>	Asteraceae	Viento	ARBU		
<i>Solanum crispum</i>	Solanaceae	Animal	ARBU	NE	
<i>Solanum krauseanum</i>	Solanaceae	Animal	ARBU	NE	
<i>Solanum valdiviense</i>	Solanaceae	Animal	ARBU	NE	
<i>Sophora cassioides</i>	Fabaceae	Agua	ARBO		
<i>Sophora macrocarpa</i>	Fabaceae	Agua	ARBO		

Especie	Familia	Dispersión	Forma de vida	Monito	Fuente
<i>Tepualia stipularis</i>	Myrtaceae	Gravedad	ARBU		Amico y Aizen,
<i>Tristerix corymbosus</i>	Loranthaceae	Animal	PAR	SI	2000; Amico et al. 2009, 2011
<i>Ugni candollei</i>	Myrtaceae	Animal	ARBU	PROB	
<i>Ugni molinae</i>	Myrtaceae	Animal	ARBU	SI	Mora y Soto- Gamboa, 2011
<i>Weinmannia trichosperma</i>	Cunoniaceae	Viento	ARBO		

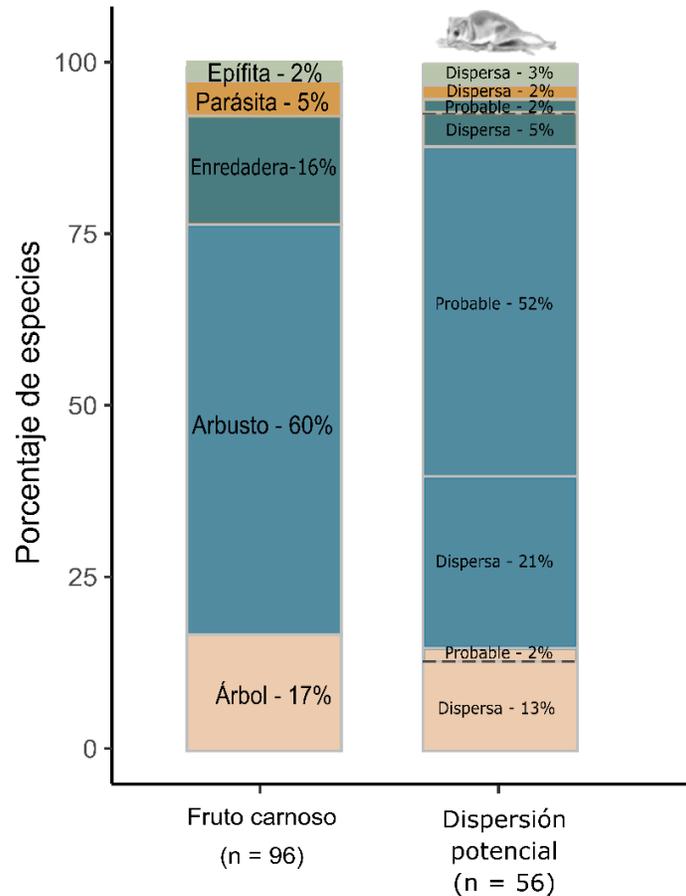
1150  
1151



1152  
1153  
1154  
1155

**Figura 4.3:** Porcentaje de especies con fruto carnoso en el bosque templado de Patagonia dispersadas (salmón) y probablemente dispersadas (gris) por *D. gliroides*, clasificado según su forma de vida.

1156 Aunque *D. gliroides* dispersa especies de todas las formas de vida, muestra una clara preferencia  
 1157 por los arbustos (Chisq = 80,3, df = 4, valor p < 0,001), ya que el 73% de las especies en las que  
 1158 actúa como dispersor potencial son especies arbustivas (Fig. 4.4).



1159 **Figura 4.4:** Especies con frutos carnosos presentes en el bosque templado de Patagonia y dispersadas por  
 1160 *D. gliroides*, clasificadas según su forma de vida. El gráfico muestra el total de especies con frutos carnosos  
 1161 (columna izquierda) y la preferencia de *D. gliroides* (columna derecha) por cada forma de vida.  
 1162  
 1163

1164 **Discusión**

1165 Dado el alto porcentaje de especies con frutos carnosos consumidas y su incidencia en la dispersión  
 1166 de semillas, *D. gliroides* desempeña un rol especialmente clave dentro del bosque templado de  
 1167 Patagonia. Aunque hay algunos estudios previos que analizan la dieta de *D. gliroides* (Amico et al.  
 1168 2009; Mora & Soto-Gamboa 2011; Celis-Diez et al. 2012), solamente Amico et al. (2009) y Amico  
 1169 & Aizen (2000) evaluaron la probabilidad de germinación de las semillas (de solo tres especies  
 1170 nativas) después de pasar por el tracto digestivo de *D. gliroides*. Aquí ensayamos un número mayor  
 1171 de especies y encontramos que *D. gliroides* tuvo efectos positivos sobre la germinación del 80%  
 1172 de las especies que consumió y germinaron en nuestro ensayo (4 de 5), disminuyendo el tiempo

1173 medio de germinación en dos de ellas. Así pues, las semillas defecadas por el marsupial tendrían  
1174 la ventaja de establecerse pronto, lo que les permitiría beneficiarse de un período más largo de  
1175 condiciones favorables para el crecimiento de las plántulas antes del invierno (Amico et al. 2017).  
1176 A su vez, ninguna de las dos especies exóticas ofrecidas fue dispersada, ya sea porque *D. gliroides*  
1177 no consumió los frutos (*Juniperus communis*) o porque las semillas no germinaron tras pasar por  
1178 el tracto digestivo del marsupial (*Rubus idaeus*). Esto sugiere que la dispersión de semillas por  
1179 parte de *D. gliroides* promueve el reclutamiento de especies de plantas nativas frente a las exóticas,  
1180 aunque sería necesario incluir ensayos con más especies exóticas de las que están invadiendo el  
1181 bosque templado de Patagonia (Martin-Albarracin et al. 2018).

1182       Encontramos que *D. gliroides* dispersó cinco especies nativas que no habían sido reportadas  
1183 previamente en tal condición. Si bien los frutos de *Berberis* spp. y *Schinus patagonicus* habían sido  
1184 ofrecidos previamente en cautiverio, *D. gliroides* no los consumió y fueron considerados como  
1185 especies dispersadas por aves dentro del bosque templado de Patagonia (Amico et al. 2009). Un  
1186 motivo para explicar la diferencia entre nuestros resultados y los de Amico et al. (2009) es que  
1187 *Schinus patagonicus* no es una especie abundante en el área donde desarrollaron ese estudio,  
1188 mientras que fue la especie predominante en nuestros sitios, y *D. gliroides* tiene una dieta  
1189 generalista y oportunista, consumiendo según la disponibilidad ambiental (Cortés et al. 2011). En  
1190 el caso de *Berberis* spp., en el área de estudio de Amico et al. (2009) crece solo asociado a zonas  
1191 abiertas sin otra cobertura vegetal, donde las posibilidades de encuentro por parte de *D. gliroides*  
1192 son muy bajas porque estos animales evitan moverse por esos lugares dentro del bosque (ver  
1193 capítulo anterior). Por otro lado, los frutos de las tres especies de *Berberis* presentes en estos  
1194 bosques son extremadamente similares: bayas negro-azuladas de ~7 mm de diámetro que contienen  
1195 una media de siete (*B. microphylla*), cuatro (*B. darwinii*) y tres (*B. serratodentata*) semillas con  
1196 forma de luna de aproximadamente 4×2 mm (Dimitri 1974; Correa 1984; Arena et al. 2011; Lediuk  
1197 et al. 2014). Así, nuestra hipótesis es que *D. gliroides* es un eficaz dispersor de semillas de las tres  
1198 especies.

1199       En el bosque templado de Patagonia, el 52% de las especies de plantas presentan frutos  
1200 carnosos y son dispersadas por vertebrados frugívoros. De acuerdo a nuestra revisión bibliográfica  
1201 y al resultado de los ensayos experimentales, *D. gliroides* dispersa todas las epífitas, casi una cuarta  
1202 parte de las enredaderas y parásitas, e incluso podría actuar como dispersor de casi la mitad de los  
1203 árboles y tres cuartas partes de los arbustos con frutos carnosos presentes en el bosque templado

1204 de Patagonia. Este marsupial establece relaciones de gran dependencia con algunas especies, como  
1205 el mutualismo obligatorio para el muérdago *Tristerix corymbosus*, del que deposita sus semillas en  
1206 micrositios que aumentan la posibilidad de establecimiento de las plántulas (Amico & Aizen 2000;  
1207 Amico et al. 2017). *Dromiciops gliroides* es capaz de consumir frutos que no pueden ser detectados  
1208 o ingeridos por las aves debido a su color o tamaño (Amico et al. 2009; Amico et al. 2011), e  
1209 incrementa la eficiencia de dispersión en plantas que son consumidas por ambos taxa (Amico et al.  
1210 2009). *Dromiciops gliroides* mostró preferencia por el consumo de especies arbustivas,  
1211 probablemente como consecuencia del uso que el marsupial hace del sotobosque (Rodríguez-Cabal  
1212 & Branch 2011). A su vez, los hábitos arbóreos de *D. gliroides* le permiten transportar y depositar  
1213 en sustratos adecuados las semillas de plantas aéreas (Amico et al. 2017) además de facilitar la  
1214 regeneración de epífitas en el dosel del bosque (Godoy-Güinao et al. 2018; Tejo & Fontúrbel 2019).

1215 Toda esta evidencia sugiere que este marsupial, capaz de dispersar semillas de frutos de un  
1216 amplio rango de diámetros y colores, podría tener un rol clave en la reproducción de las plantas  
1217 que forman los principales estratos del bosque, determinando sus abundancias y la configuración  
1218 espacial de sus poblaciones. Dentro del empobrecido conjunto de vertebrados frugívoros de estos  
1219 bosques, compuesto principalmente por dos especies de aves (Aizen et al. 2002; Amico & Aizen  
1220 2005), *D. gliroides* es el único micromamífero arbóreo que contribuye a la dispersión de las  
1221 semillas. Los roedores pueden ser parcialmente frugívoros pero destruyen las semillas cuando  
1222 ingieren los frutos (Amico 2007). Por cierto, la dispersión de semillas por parte de marsupiales  
1223 nativos Australidelfos no es habitual: en Australia unas pocas especies de marsupiales nativos  
1224 participan en procesos de dispersión de semillas (Dennis 2003; Murphy et al. 2005) y en América  
1225 solo los marsupiales Ameridelfos de la familia Didelphidae han sido reportados como dispersores  
1226 en bosques tropicales (Cáceres 2002; Pinheiro et al. 2002; Cáceres & Monteiro-Filho 2007; Lessa  
1227 et al. 2013). Para obtener una imagen completa de todo el proceso de dispersión de semillas habría  
1228 que analizar otras etapas clave, como el reclutamiento y la supervivencia de las plántulas, y  
1229 verificar que nuestros resultados experimentales reflejen adecuadamente la situación natural. Sin  
1230 embargo, la combinación de resultados descritos en este estudio destaca la importancia de la  
1231 conservación de *D. gliroides*, un marsupial con un rol único y ecológicamente relevante dentro del  
1232 bosque templado de Patagonia.

1233

## CAPÍTULO 5

1234

1235 **Interacciones ecológicas parte II: el rol de *Dromiciops gliroides* como**

1236 **depredador de nidos de aves**

1237

1238 A fines prácticos y con el objetivo de obtener un texto más ordenado tendiente a lograr claridad en

1239 el seguimiento de la lectura, hemos dividido el presente capítulo en dos secciones o subcapítulos.

1240 La primera de ellas (sección A) está relacionada con cuestiones de diseño experimental, con puesta

1241 a prueba y selección de metodologías apropiadas, y en la segunda (sección B) evaluamos la

1242 influencia de variables ambientales sobre la tasa de depredación de nidos de aves por *D. gliroides*.

1243 **Sección A: Influencia del tamaño de huevo sobre la posibilidad de depredación**

1244 **de *Dromiciops gliroides***

1245

1246 Esta sección está incluida en el siguiente artículo:

1247 Vazquez, M. Soledad; Rodríguez-Cabal, Mariano A.; Gonzalez, Daniela V.; Pacheco, Gabriel S. & Amico, Guillermo

1248 C. (2018): Different nest predator guild associated with egg size in the Patagonian temperate forest, *Bird Study*, 65(4):

1249 478-483.

1250

1251 **Introducción**

1252 La depredación de nidos ha sido descripta como la causa principal de fracaso de la nidificación en

1253 un diverso rango de especies de aves (Ricklefs 1969; Martin 1993b; Arcese et al. 1996). Algunos

1254 investigadores se han centrado en la depredación de nidos como un proceso que determina la

1255 estructura de las comunidades de aves (e.g. Martin 1988; Marini 1997) y constituye un factor

1256 importante en su ecología, evolución y comportamiento (Martin 1995; Martin & Clobert 1996;

1257 Martin et al. 2011). La depredación de nidos puede ser altamente variable en espacio y tiempo

1258 debido a la diversidad de depredadores y a las características del hábitat (Martin 1993a; Weidinger

1259 & Kočvara 2010).

1260 El estudio de la depredación de nidos de aves mediante el uso de nidos naturales es complejo

1261 debido a la dificultad de encontrarlos y poder seguir su desarrollo sin que el observador interfiera

1262 en el éxito de nidificación (Major 1990). Los eventos de depredación de nidos naturales son sucesos

1263 raros (aunque significativos) y la presencia o visita periódica del observador puede disuadir o

1264 favorecer a los depredadores (Weldon 2021). En este sentido, las cámaras trampa son herramientas

1265 viables para estudiar la depredación e identificar a los depredadores de nidos de aves (Ribeiro-

1266 Silva et al. 2018). Las tasas de depredación de nidos pueden estimarse utilizando nidos artificiales

1267 conteniendo huevos naturales o artificiales de diferentes tipos (Montevecchi 1976; Lindell 2000;

1268 Oliveira et al. 2013). El tamaño y el grosor de la cáscara de los huevos utilizados en estudios de

1269 depredación de nidos puede afectar tanto la frecuencia de depredación como las especies de

1270 depredadores detectadas (Roper 1992; Haskell 1995; Maier & DeGraaf 2000; Oliveira et al. 2013).

1271 Por ejemplo, muchos estudios que utilizaron nidos artificiales intentando simular la depredación

1272 de nidos de paseriformes usaron huevos de codorniz (*Coturnix* sp.) (Wilcove 1985; Picman et al.

1273 1993; Keyser et al. 1998; Thompson & Burhans 2004), que son más gruesos y 30–100% más

1274 anchos que los huevos de la mayoría de las especies de paseriformes (Haskell 1995). Algunos  
1275 depredadores como los mamíferos pequeños son incapaces de manipular eficazmente esos huevos  
1276 relativamente grandes y, en consecuencia, los resultados de esos estudios podrían subestimar sus  
1277 tasas de depredación (Roper 1992; Haskell 1995; DeGraaf & Maier 1996; Maier & DeGraaf 2000).

1278 Se han publicado varios estudios sobre la depredación de nidos en los trópicos (Skutch  
1279 1985; Gibbs 1991; Sieving 1992; Matysioková & Remeš 2022) y en los bosques del Hemisferio  
1280 Norte (Wilcove 1985; Martin 1995; Robinson et al. 1995; Martin et al. 2000b) pero hay pocos  
1281 estudios de depredación de nidos para el bosque templado de Patagonia (Willson et al. 2001;  
1282 Vergara & Simonetti 2003). El objetivo de este estudio fue determinar el grupo de depredadores  
1283 de nidos en un bosque de la parte norte de Patagonia y comparar las tasas de depredación de nidos  
1284 sobre huevos de diferentes tamaños. Los tamaños de los huevos elegidos fueron los que, por  
1285 cuestiones prácticas, suelen ser los más frecuentemente utilizados en los estudios de depredación  
1286 de nidos artificiales: huevos de codorniz y, más parecidos a los de la mayoría de las paseriformes  
1287 del bosque, huevos de canario doméstico *Serinus canaria*. Específicamente, planteamos las  
1288 siguientes preguntas: (1) ¿Cuáles son los principales depredadores de nidos de aves en este bosque?  
1289 (2) ¿Hay diferencias en la depredación de nidos según el tamaño del huevo? (3) ¿La composición  
1290 del grupo de depredadores potenciales está determinado por la capacidad diferencial que tienen las  
1291 distintas especies de consumir huevos de diferentes tamaños? Si el tamaño del huevo habilita o  
1292 impone restricciones al consumo por parte de las distintas especies depredadoras de nidos,  
1293 esperamos que los huevos pequeños (huevos de canario) puedan ser consumidos por todos los  
1294 depredadores, mientras que los grandes (huevos de codorniz) sean tomados sólo por depredadores  
1295 con boca o pico grandes, capaces de manipular el huevo o romper su cáscara.

1296

## 1297 **Materiales y métodos**

### 1298 Sitio de estudio

1299 El estudio se llevó a cabo en el Parque Municipal Llao-Llao, un área de 1226 ha de bosque continuo  
1300 situada a 25 km al oeste de San Carlos de Bariloche, Argentina (41°08 "S, 71°19" O). La vegetación  
1301 de la zona pertenece a la región biogeográfica subantártica (Morrone 2015). Los árboles  
1302 dominantes son coihue, *Nothofagus dombeyi*, y ciprés, *Austrocedrus chilensis*. El sotobosque está  
1303 dominado por el bambú *Chusquea culeou* y los arbustos maqui, *Aristotelia chilensis*, y chin-chin,  
1304 *Azara microphylla*. En cuanto a la avifauna, 44 especies de aves han sido descritas habitando estos

1305 bosques templados, con un alto grado de endemismo (66%) (Rozzi et al. 1996). Veintitrés especies  
1306 de aves pertenecientes a 16 familias han sido identificadas en la zona de estudio; el Fío-fío (*Elaenia*  
1307 *albiceps*), que construye nidos de copa abierta, y el Rayadito (*Aphrastura spinicauda*), que nidifica  
1308 en cavidades, fueron las especies más abundantes (Amico & Aizen 2005). Entre los principales  
1309 depredadores de nidos que pueden ser encontrados en estos bosques hay diferentes especies de  
1310 aves, zorros y pequeños mamíferos arbóreos como roedores (Ralph 1985; Grigera et al. 1994;  
1311 Pearson 1995).

#### 1312 Diseño de muestreo

1313 Usamos 108 nidos artificiales construidos con materiales vegetales (musgos e hierbas) simulando  
1314 los nidos de copa abierta del fío-fío ( $\approx 9$  cm de diámetro). Para evaluar si el tamaño del huevo  
1315 determina la tasa de depredación y el tipo de depredadores, cebamos 60 nidos con un huevo de  
1316 canario (*Serinus canaria*) y un huevo no tóxico de plastilina de igual dimensión y color. Usamos  
1317 los huevos artificiales de plastilina para poder identificar a los depredadores en base a las marcas  
1318 de picos (aves) y/o dientes (mamíferos) dejadas en la plastilina. Cebamos los 48 nidos restantes  
1319 con un huevo de codorniz (*Coturnix coturnix*) y un huevo de plastilina de tamaño y coloración  
1320 equivalente. Los huevos de codorniz eran de aproximadamente el doble de tamaño y nueve veces  
1321 más pesados que los huevos de canario (media  $\pm$  ee, huevos de codorniz: diámetro =  $26,8 \pm 0,55$   
1322 mm, longitud =  $33,8 \pm 1,48$  mm, peso =  $12,5 \pm 0,73$  g, n = 20; huevos de canario: diámetro =  $14,0$   
1323  $\pm 0,65$  mm, longitud =  $18,1 \pm 1,27$  mm, peso =  $1,4 \pm 0,39$  g, n = 20).

1324 Los nidos fueron distribuidos en 12 parcelas separadas  $\geq 150$  m entre sí para reducir las  
1325 posibilidades de que un solo depredador visite más de una parcela. En cada parcela colocamos  
1326 nueve nidos, cinco conteniendo huevos de canario y cuatro con huevos de codorniz, separados por  
1327  $\geq 15$  m. Seleccionamos diferentes especies (e.g. *Berberis microphylla*, *Nothofagus pumilio*, *N.*  
1328 *antártica*, *Azara microphylla* y enredaderas) de plantas (entre 0,5 y 3 m sobre el suelo)  
1329 comúnmente usadas por el fío-fío para nidificar (Jara et al. 2019). Frente a 18 de ellos (2 con huevos  
1330 de codorniz y 16 con huevos de canario) colocamos cámaras trampa (Bushnell® Trophy Cam Infra  
1331 Red) para registrar las especies de animales que visitaban el nido. Las cámaras fueron programadas  
1332 para activarse tanto de día como de noche y registrar videos de 1 min de duración. Colocamos  
1333 todos los nidos simultáneamente en diciembre de 2016 y quedaron expuestos durante 15 días, que  
1334 es la fecha y el tiempo de incubación promedio para la mayoría de las passeriformes (de la Peña  
1335 2013). Después de ese período, visitamos cada nido y registramos el número de huevos depredados.

1336 Para identificar las especies de depredadores, examinamos los huevos de plastilina que quedaban  
1337 en los nidos en busca de marcas de picos y dientes. Consideramos un nido depredado cuando al  
1338 menos uno de los huevos no estaba dentro del nido o mostraba signos de marcas y/o daños o cuando  
1339 los videos mostraban algún animal consumiendo los huevos.

#### 1340 Análisis estadísticos

1341 Calculamos la proporción o tasa de depredación de nidos, total y por especie o grupo de  
1342 depredadores, como el número de nidos atacados dividido el número de nidos totales para todas las  
1343 parcelas. Modelamos la proporción de depredación de nidos según el tamaño del huevo usando  
1344 modelos lineales generalizados mixtos (función glmer del paquete de R 'lme4'; Bates et al. 2015)  
1345 bajo el supuesto de una distribución binomial. En el modelo incluimos el destino del nido (éxito o  
1346 fracaso) como variable respuesta, el tamaño del huevo (canario = huevo chico; codorniz = huevo  
1347 grande) como variable categórica predictora y la parcela (n = 12) como un factor aleatorio. Luego,  
1348 para evaluar si la frecuencia de las distintas especies depredadoras depende del tamaño del huevo,  
1349 utilizamos un modelo similar pero solo con los nidos depredados. Entonces ahora incluimos el  
1350 tamaño del huevo como una variable respuesta binaria (huevo depredado grande vs. huevo  
1351 depredado chico), el grupo depredador como variable explicativa (con tres categorías: aves,  
1352 marsupial y roedores. Ver resultados) y la parcela como factor aleatorio. Realizamos todos los  
1353 análisis utilizando el software R (R Core Team 2019).

1354

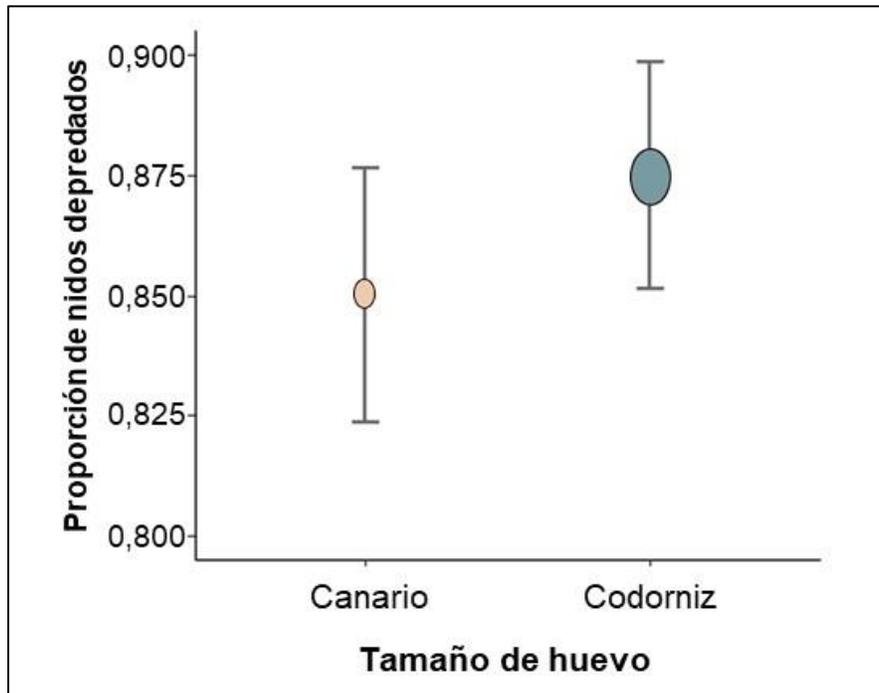
#### 1355 **Resultados**

1356 Luego de solo dos semanas de exposición, encontramos el 86% (93/108) de los nidos artificiales  
1357 depredados. En base a las marcas dejadas en los huevos artificiales y a los videos registrados por  
1358 las cámaras-trampa pudimos distinguir tres grandes grupos de depredadores: aves, roedores y  
1359 monito del monte (*D. gliroides*). Del total de nidos depredados, las aves fueron el principal grupo  
1360 depredador (49%). Aunque las marcas dejadas en la plastilina no permiten una identificación a  
1361 nivel de especie del depredador de cada nido, la principal especie detectada con los videos fue el  
1362 Chimango (*Milvago chimango*). Los dos grupos de micromamíferos arbóreos depredadores fueron  
1363 responsables del 15% de los eventos de depredación: *D. gliroides* (9%) y roedores (6%). En total,  
1364 las cámaras-trampa permitieron registrar 18 visitas de Chimango durante el día, 13 visitas de *D.*  
1365 *gliroides* durante la noche, y una visita nocturna de un roedor. En el 12% de los nidos que  
1366 contuvieron huevos con marcas el depredador no pudo ser identificado, y en los restantes (24%)

1367 los huevos de plastilina no estaban en el nido o los depredadores se comieron sólo el huevo natural  
1368 y no dejaron marcas en la plastilina.

1369 A nivel general, el tamaño del huevo no afectó la tasa de depredación: los nidos conteniendo  
1370 huevos grandes o pequeños fueron depredados en proporciones similares (87% vs. 85%,  
1371 respectivamente;  $X^2 = 0,15$ ,  $gl = 1$ ,  $p = 0,69$ ; Fig. 5A.1). En cambio, encontramos que la frecuencia  
1372 del grupo de depredador fue diferente según el tamaño del huevo. Si bien las aves y los roedores  
1373 fueron capaces de depredar ambos tamaños de huevo, las aves dejaron evidencias del consumo de  
1374 huevos grandes cinco veces más frecuentemente que *D. gliroides* y los roedores (Fig. 5A.2). Por el  
1375 contrario, *D. gliroides* consumió casi exclusivamente huevos pequeños (estimación  $\pm EE = -2,16$   
1376  $\pm 1,09$ ,  $z = -1,97$ ,  $p = 0,04$ ; Fig. 5A.2).

1377

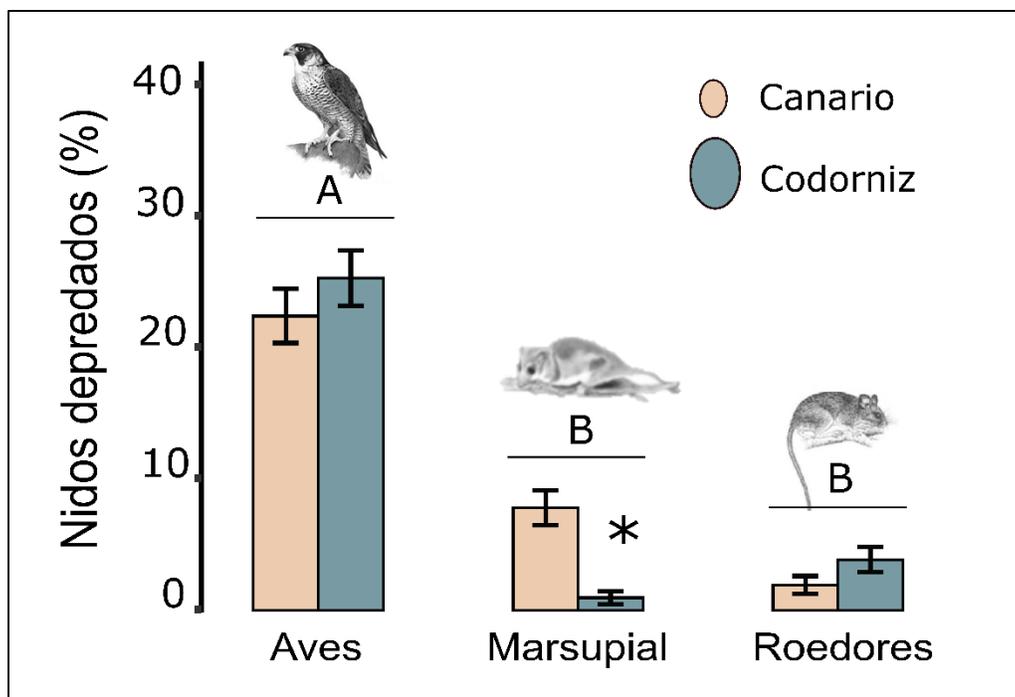


1378

1379 **Figura 5A.1:** Influencia del tamaño del huevo sobre la depredación de nidos artificiales. Los nidos con  
1380 huevos de canario y de codorniz fueron depredados en proporciones similares ( $X^2 = 0,15$ ,  $gl = 1$ ,  $p = 0,69$ ).

1381 Las barras de dispersión muestran el error estándar.

1382



1383

1384 **Figura 5A.2:** Porcentaje de nidos depredados por cada grupo de depredadores. Las aves depredaron  
 1385 ambos tamaños de huevos en una proporción mayor que los mamíferos ( $X^2 = 23,7$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0,0001$ ). El  
 1386 marsupial prefirió depredar huevos pequeños (estimado  $\pm$  EE =  $-2,16 \pm 1,09$ ,  $z = -1,97$ ,  $p = 0,04$ ). Los  
 1387 roedores no mostraron preferencia por el tamaño de huevo. Las barras de dispersión muestran el error  
 1388 estándar. Las letras diferentes indican diferencias significativas en la depredación de nidos entre los grupos  
 1389 de depredadores ( $p < 0,05$ ) y el asterisco muestra diferencia significativa para los tamaños de huevos  
 1390 consumidos por el marsupial (*D. gliroides*).  
 1391

### 1392 **Discusión**

1393 Este estudio proporciona nuevos conocimientos sobre la depredación de nidos en un bosque  
 1394 templado de Patagonia. La tasa de depredación de nidos artificiales que encontramos fue muy alta  
 1395 (86%), aunque similar al reportado en otras zonas del bosque templado (Willson et al. 2001) y en  
 1396 otros ambientes fisonómicamente diferentes de Argentina (Mezquida & Marone 2003). Los nidos  
 1397 artificiales pueden no reflejar de forma confiable a los depredadores y a las tasas de depredación  
 1398 de los nidos naturales (Faaborg 2004; Weldon 2021) debido a sus múltiples diferencias, como el  
 1399 tipo y la forma de nido, tipo de huevo, ocultamiento, espaciamiento, olor y adultos ausentes (Major  
 1400 & Kendal 1996; King et al. 1999). Sin embargo, en este estudio, el uso de nidos artificiales resultó  
 1401 una buena aproximación para cubrir la falta de información sobre la depredación de nidos que  
 1402 existe en los bosques de Patagonia.

1403 Los depredadores detectados en nuestro estudio fueron aves, un marsupial (*D. gliroides*) y  
1404 roedores. Nuestros resultados son similares a los de otros estudios, donde las aves aparecen entre  
1405 los principales depredadores de nidos (Paton 1994; Martin et al. 2000a; Willson et al. 2001;  
1406 Mezquida & Marone 2002). El Chimango fue también el principal depredador de nidos reportado  
1407 en el bosque templado en Chile (Willson et al. 2001). También de manera similar a otros estudios  
1408 en bosques de Patagonia (Willson et al. 2001; Vergara & Simonetti 2003), encontramos que los  
1409 roedores actúan como depredadores de nidos, lo que puede causar cambios en el comportamiento  
1410 de nidificación de las aves como consecuencia de sus intentos por encontrar lugares de cría más  
1411 seguros (Wesołowski et al. 2009). Un hallazgo novedoso en nuestro estudio fue el rol del monito  
1412 de monte *D. gliroides*, que no había sido incluido entre los depredadores probables en estudios  
1413 previos (Willson et al. 2001; Vergara & Simonetti 2003). Este marsupial es uno de los mamíferos  
1414 arbóreos más comunes en el bosque templado de Patagonia (Fontúrbel et al. 2012; Balazote Oliver  
1415 et al. 2017) y se reconoce su rol ecológico clave como dispersor de semillas (Amico et al. 2009).

1416 No encontramos diferencias significativas en las tasas de depredación de los nidos  
1417 artificiales en relación al tamaño de huevo ofrecido. Este hallazgo difiere de la mayoría de los  
1418 estudios, en los cuales generalmente los huevos pequeños fueron más depredados que los grandes  
1419 (Davison & Bollinger 2000; Coppedge et al. 2007; Oliveira et al. 2013). Esto podría deberse a una  
1420 mayor relevancia en esos sitios de depredadores pequeños. En este estudio, en cambio, la tasa de  
1421 depredación de nidos uniforme podría deberse a una mayor presencia de aves grandes capaces de  
1422 comer huevos de codorniz.

1423 Aunque el tamaño de huevo no afectó la tasa de depredación de los nidos, sí modificó el  
1424 grupo de depredadores que consumió más frecuentemente, apoyando resultados previos (Roper  
1425 1992; DeGraaf & Maier 1996; Maier & DeGraaf 2000). La tasa de depredación de huevos pequeños  
1426 fue similar a la de huevos grandes cuando se trató de aves o roedores, pero *D. gliroides* apareció  
1427 más frecuentemente depredando nidos con huevos pequeños. La omisión de *D. gliroides* como  
1428 depredador en estudios previos en el bosque templado (Willson et al. 2001; Vergara & Simonetti  
1429 2003) podría deberse a que solo ofrecieron huevos de codorniz, los cuales encontramos que *D.*  
1430 *gliroides* apenas consumió. El uso de huevos demasiado grandes o de cáscara demasiado gruesa,  
1431 como huevos comerciales de codorniz con cáscaras engrosadas mediante suplementos dietarios  
1432 (DeGraaf & Maier 1996) es frecuente en estos estudios y podría subestimar el impacto sobre las  
1433 comunidades de aves de los depredadores de pequeño tamaño (Wilcove 1985; Picman et al. 1993;

1434 Keyser et al. 1998; Thompson & Burhans 2004). De hecho, pequeños marsupiales en cautiverio no  
1435 lograron romper la cáscara o se negaron a comer huevos de codorniz (Roper 1992; Fulton & Ford  
1436 2003). Esto podría deberse simplemente a una limitación física: la abertura de la mandíbula de los  
1437 mamíferos pequeños podría no ser suficiente para romper un huevo de codorniz con los dientes  
1438 (Haskell 1995). Por esta razón, el tamaño de huevo debe ser considerado en los estudios de  
1439 depredación de nidos para evitar subestimar el impacto de los pequeños depredadores sobre las  
1440 comunidades de aves.

1441

#### 1442 **Conclusiones principales**

1443 *Dromiciops gliroides* es afectado por el tamaño de huevo usado en los experimentos de depredación  
1444 de nidos artificiales. Debido a su tamaño pequeño, parece incapaz de manipular un huevo de  
1445 grandes dimensiones, como el de codorniz, y romper su cáscara. Basándonos en nuestros hallazgos,  
1446 recomendamos ofrecer huevos de cáscara pequeña y delgada (como los de canario) como  
1447 alternativa a los huevos de codorniz cuando se intentan simular nidos de passeriformes nativas. En  
1448 la siguiente sección estudiamos la ecología de la depredación de nidos por parte de *D. gliroides* en  
1449 diferentes tipos de bosque siguiendo esta recomendación.

1450 **Sección B: Efectos interactivos del hábitat y la identidad del depredador sobre**

1451 **los patrones de depredación de nidos de aves**

1452 Esta sección está incluida en el siguiente artículo:

1453 Vazquez, M. Soledad; Zamora-Nasca, Lucía B.; Rodríguez-Cabal, Mariano A. & Amico, Guillermo C. (2021).  
1454 Interactive effects of habitat attributes and predator identity explain avian nest predation patterns. *Emu-Austral*  
1455 *Ornithology* 121(3), 250-260.

1456

1457 **Introducción**

1458 La depredación de nidos es la principal causa de la reducción del éxito reproductivo de las aves  
1459 (Ricklefs 1969; Martin 1993b, 1993a). Los huevos son presas sésiles y, por lo tanto, la selección  
1460 del lugar de nidificación se vuelve fundamental para lograr la supervivencia de la descendencia  
1461 (Martin 1993b; Lima 2009). Un primer factor que afecta la depredación de nidos es el paisaje  
1462 circundante, ya que las aves seleccionan los sitios de nidificación entre aquellos sitios disponibles  
1463 en su hábitat (Jedlikowski et al. 2016). Los entornos de diferentes características estructurales,  
1464 como diferentes tipos de bosques, pueden resultar en distintos riesgos de depredación, relacionados  
1465 a los atributos que afectan la exposición de los nidos o a las variaciones en la abundancia y riqueza  
1466 de los depredadores (Rudnický & Hunter 1993; Rodewald 2002; Thompson 2007). La hipótesis  
1467 del “follaje total” predice que la depredación de nidos disminuirá en hábitats con una estructura de  
1468 vegetación compleja o muy desarrollada al dificultar la transmisión de señales (visuales, auditivas,  
1469 olfatorias) que permitan a los depredadores detectar los nidos (Martin 1993b). Esto ha sido  
1470 corroborado por algunos estudios en sitios boscosos que mostraron que la cobertura de la  
1471 vegetación influye positivamente sobre la supervivencia de los nidos (Martin & Joron 2003;  
1472 Colombelli-Négrel & Kleindorfer 2009). Otro factor que influye sobre la probabilidad de  
1473 depredación de nidos es la altura en que estén ubicados (Colombelli-Négrel & Kleindorfer 2009),  
1474 aunque el efecto depende de la especie estudiada. Por ejemplo, en el Mito (*Aegithalos caudatus*),  
1475 los nidos más cercanos al suelo fueron más exitosos que aquellos ubicados más altos (Hatchwell et  
1476 al. 1999), pero en el Chingolo campestre (*Spizella pusilla*) y el Colorín azul (*Passerina cyanea*),  
1477 los nidos más alejados del suelo fueron menos propensos a ser depredados (Burhans et al. 2002).  
1478 La altura del nido es un factor crítico porque puede influenciar la probabilidad de que distintos  
1479 tipos de depredadores sean capaces de alcanzar los nidos (Reidy & Thompson III 2012). Dado que  
1480 los mamíferos tienen más dificultades para llegar a los nidos elevados (Rangen et al. 1999), la

Cap. 5B - Efectos interactivos del hábitat y la identidad del depredador sobre los patrones de depredación de nidos de aves

1481 altura del nido es un buen indicador de la probabilidad de que un nido sea depredado por mamíferos  
1482 (Colombelli-Négrel & Kleindorfer 2009).

1483 Además de las características del microhábitat donde se ubique cada nido particular, el  
1484 riesgo general de depredación depende de la diversidad y abundancia individual de las especies  
1485 depredadoras (Söderström et al. 1998; Chalfoun et al. 2002; Thompson 2007; Kelly et al. 2017).  
1486 El ensamble de depredadores suele abarcar especies que varían notoriamente en tamaño, dieta,  
1487 comportamiento y uso de hábitat (Martin 1993a; Cain III et al. 2003), y la pérdida de nidos está  
1488 fuertemente influenciada por las capacidades y el comportamiento de los depredadores de nidos  
1489 (Schmidt et al. 2006; Fontaine et al. 2007; Ringelman 2014). En definitiva, para entender los  
1490 patrones de depredación de nidos en un cierto ambiente, es necesario relacionar los atributos del  
1491 paisaje y del microhábitat con la identidad de los depredadores presentes en el hábitat (Thompson  
1492 2007; Chiavacci et al. 2018).

1493 Aquí examinamos la depredación de nidos y a los principales depredadores en tres tipos de  
1494 bosques del noroeste de la patagonia argentina dominados por diferentes especies del género  
1495 *Nothofagus*: ñire (*N. antarctica*), lenga (*N. pumilio*) o coihue (*N. dombeyi*). Específicamente, 1)  
1496 determinamos las diferencias en las tasas de depredación de nidos de acuerdo al tipo de bosque y  
1497 a variables de microhábitat (cobertura arbórea, cobertura arbustiva y altura del nido) asociadas con  
1498 su ubicación, y 2) evaluamos cómo el conjunto de depredadores que accede a los nidos depende  
1499 del tipo de bosque y de esas variables de microhábitat. De acuerdo a la hipótesis del “follaje total”,  
1500 esperamos que los nidos ubicados en micrositos con mayor cobertura vegetal tengan tasas de  
1501 depredación más bajas debido a atributos asociados con un mayor ocultamiento. Pero no todos los  
1502 depredadores responderán de manera uniforme: esperamos que las aves depreden en mayor  
1503 proporción nidos con menor cobertura, porque se favorecería la transmisión de señales visuales, y  
1504 que los pequeños mamíferos depreden en mayor proporción nidos localizados en áreas con alta  
1505 cobertura de vegetación, porque estarían protegidos contra sus propios depredadores. Finalmente,  
1506 esperamos que las aves depreden en mayor proporción nidos localizados a mayor altura y que los  
1507 micromamíferos, debido a su uso de hábitat, depreden nidos a lo largo de todo el estrato del  
1508 sotobosque (Fontúrbel et al. 2010; Rodríguez-Cabal & Branch 2011). Dentro de esta descripción  
1509 general de tasas de depredación de nidos por todo el ensamble de depredadores, nos proponemos  
1510 puntualmente evaluar el rol de *D. gliroides* como depredador de nidos en diferentes tipos de

Cap. 5B - Efectos interactivos del hábitat y la identidad del depredador sobre los patrones de depredación de nidos de aves

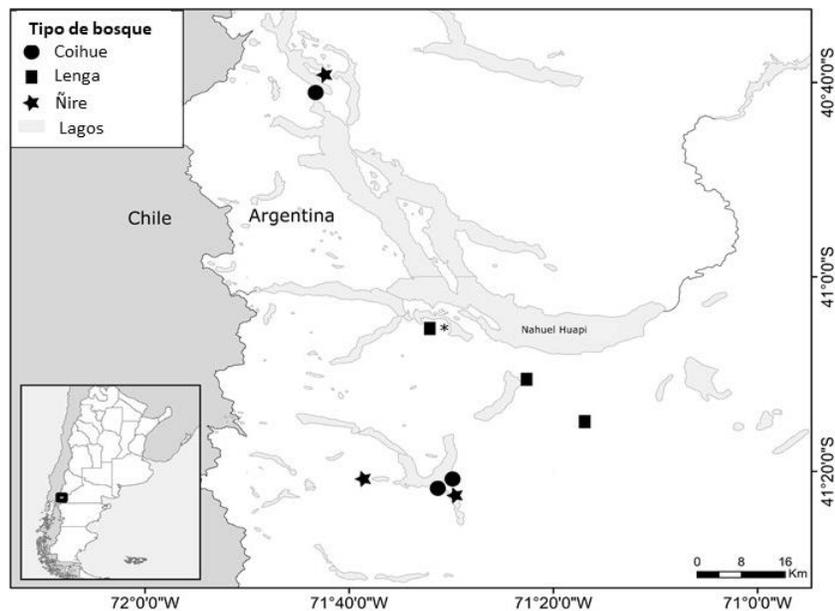
1511 bosques y estudiar cómo cambia su tasa de depredación de acuerdo a las características del  
1512 microhábitat.

1513

1514 **Materiales y métodos**

1515 Sitios de estudio

1516 Realizamos este estudio en los tres tipos de bosques más comunes del género *Nothofagus* dentro  
1517 del Parque Nacional Nahuel Huapi (710000 hectáreas), cada uno dominado por una especie  
1518 distinta. El ñire (*N. antarctica*) y la lenga (*N. pumilio*) son especies caducifolias, mientras que el  
1519 coihue (*N. dombeyi*) es siempre verde. Para una mejor descripción del área y una caracterización  
1520 de los tipos de bosque ver la sección Área de estudio en el Capítulo 1. Seleccionamos tres sitios  
1521 principales dentro de cada tipo de bosque (Fig. 5B.1), y ubicamos ocho parcelas de 70×70 m<sup>2</sup> en  
1522 cada uno, excepto en un sitio de bosque de lenga (cerro Lopez), donde debido a dificultades de  
1523 acceso solo pudimos delimitar cuatro parcelas. Las parcelas estaban separadas al menos 300 m  
1524 entre sí para minimizar las posibilidades de que un mismo depredador visite más de una parcela.  
1525 En definitiva, establecimos un total de 68 parcelas: 24 en bosques de ñire, 24 de coihue y 20 de  
1526 lenga.



1527

1528 **Fig. 5B.1:** Sitios de estudio dentro del Parque Nacional Nahuel Huapi donde se realizaron los muestreos.  
1529 Seleccionamos tres sitios de cada tipo de bosque (coihue, lenga y ñire). En cada sitio, designamos  
1530 arbitrariamente 8 parcelas, excepto en un sitio de lenga (marcado con \*) donde delimitamos sólo 4  
1531 parcelas.

1532

Cap. 5B - Efectos interactivos del hábitat y la identidad del depredador sobre los patrones de depredación de nidos de aves

1533           Cerca de 50 especies de aves han sido descritas para estos bosques, con un alto grado de  
1534 endemismos (66%) (Ralph 1985; Grigera et al. 1994; Rozzi et al. 1996). Las especies más comunes  
1535 que habitan y nidifican en estos bosques son el Fío-fío (*Elaenia albiceps*, Tyrannidae) que hace  
1536 nidos de copa abierta, y el Rayadito (*Aphrastura spinicauda*, Furnariidae), que nidifica en  
1537 cavidades (Ralph 1985; Amico & Aizen 2005; Presti et al. 2018). La Ratona común (*Troglodytes*  
1538 *aedon*, Troglodytidae) y el Comesebo patagónico (*Phrygilus patagonicus*, Thraupidae) son los  
1539 siguientes en abundancia (Ralph 1985). En estos bosques patagónicos, tanto la riqueza como la  
1540 abundancia de aves disminuyen con el incremento en la complejidad de la vegetación (Ralph 1985).  
1541 Entre los principales depredadores de nidos que pueden ser encontrados hay diferentes especies de  
1542 aves, zorros y pequeños mamíferos arbóreos como roedores y marsupiales (Ralph 1985; Grigera et  
1543 al. 1994; Pearson 1995; Vazquez et al. 2018 [ver Capítulo 5A]).

1544 Diseño de muestreo

1545 Elegimos a *E. albiceps* como especie modelo en nuestro estudio porque es el nidificador de copa  
1546 abierta más abundante en los tres tipos de bosque seleccionados para este estudio (Ralph 1985;  
1547 Amico & Aizen 2005; Becerra Serial & Grigera 2005; Grigera & Pavic 2007). *Elaenia albiceps*  
1548 construye nidos abiertos, en forma de copa ( $\approx 9$  cm de diámetro), compuestos de fibras vegetales,  
1549 tallos, hojas y musgos, y los ubica en ramas de árboles o arbustos a una altura promedio de 1,2 m  
1550 (Jara et al. 2019). Utilizamos 408 nidos artificiales, contruidos con materiales naturales (tallos,  
1551 hojas, hierbas y musgos) recogidos de los bosques donde realizamos el estudio, que simulan los  
1552 nidos de copa abierta de *E. albiceps*. Construimos los nidos utilizando para moldearlos recipientes  
1553 de cocina semiesféricos (bowls) de 10 cm de diámetro y 6 cm de altura. Utilizamos guantes, tanto  
1554 durante el procedimiento de construcción como en la colocación de los nidos artificiales, para evitar  
1555 posibles sesgos en la atracción o repulsión de los depredadores debido al olor humano. Elegimos  
1556 usar nidos artificiales debido a la dificultad de localizar un número suficiente de nidos naturales en  
1557 nuestra área de estudio. Los nidos artificiales se han utilizado con éxito para estudiar la depredación  
1558 de nidos en diferentes ecosistemas de todo el mundo (e.g. Oliveira et al. 2013; Stirnemann et al.  
1559 2015; Buehler et al. 2017; Sosa & Lopez de Casenave 2017). También han sido criticados por no  
1560 reflejar de forma convincente ciertas características de los nidos naturales que podrían sesgar los  
1561 resultados, como el tipo de nido, el tipo de huevo, el ocultamiento, el espaciamiento de los nidos,  
1562 el olor o la ausencia de adultos que atraigan o repelan a los depredadores (Zanette 2002; Faaborg  
1563 2004; Weldon 2021). Aquí tratamos de minimizar la mayoría de esos sesgos haciendo un gran

Cap. 5B - Efectos interactivos del hábitat y la identidad del depredador sobre los patrones de depredación de nidos de aves

1564 esfuerzo para imitar los nidos naturales lo más fielmente posible (por ejemplo, tipo de nido,  
1565 ubicación y tamaño de los huevos similares).

1566         En cada una de las 68 parcelas delimitadas colocamos seis nidos artificiales, separados al  
1567 menos 25 m entre sí, apoyados o sostenidos por las ramas (o atado con alambre sólo si era  
1568 necesario). Los ubicamos en diferentes especies de plantas (e.g. *Berberis microphylla*, *Nothofagus*  
1569 *pumilio*, *N. antártica*, *Azara microphylla* y enredaderas) que son comúnmente utilizadas como  
1570 sustratos de nidificación por *E. albiceps* y otras aves de la zona (Jara et al. 2019). Colocamos cada  
1571 nido tratando de imitar las posiciones naturales de nidificación en base a observaciones personales  
1572 de los detalles de la ubicación de los nidos naturales encontrados en el área de estudio. La altura  
1573 para ubicarlos fue elegida arbitrariamente entre 0,4 m y 3 m sobre el suelo (el rango típicamente  
1574 utilizado por *E. albiceps*; Jara et al. 2019). Las características del microhábitat en que se ubicó cada  
1575 nido, fueron descriptas estimando visualmente la cobertura arbórea (> 5 m de altura) y la cobertura  
1576 arbustiva (1-5 m de altura) en un radio de 2 m alrededor de cada nido (~12 m<sup>2</sup>), con valores  
1577 porcentuales en pasos del 5%. Para cada nido también registramos la altura a la que fue colocado.  
1578 Todas las estimaciones fueron realizadas por una misma persona (la autora de esta tesis). Todos  
1579 los nidos fueron colocados y revisados durante una misma temporada de reproducción de *E.*  
1580 *albiceps*, durante noviembre y diciembre de 2017 (de la Peña 2013).

1581         Cebamos cada nido con un huevo de canario (*Serinus canaria*, Fringillidae) (media ± ES  
1582 diámetro = 14 ± 0.65 mm, longitud = 18.1 ± 1.27 mm, n = 20) y un huevo de plastilina no tóxico  
1583 del mismo color y tamaño (media ± ES, diámetro = 13.6 ± 1.25 mm, longitud = 18.8 ± 1.23 mm, n  
1584 = 20). Elegimos el huevo de canario porque su tamaño es comparable al de *E. albiceps* y al de la  
1585 mayoría de las passeriformes que habitan el bosque templado de Patagonia (de la Peña 2013) y fue  
1586 demostrado que un huevo de grandes dimensiones (como el de codorniz) puede subestimar la  
1587 incidencia de pequeños depredadores (ver sección anterior, Capítulo 5A). Utilizamos huevos de  
1588 plastilina para poder identificar los depredadores en base a las marcas dejadas por sus picos o  
1589 dientes. Aunque algunos autores han cuestionado el uso de huevos artificiales argumentando que  
1590 estos huevos sustitutos no reflejarían con exactitud las tasas de depredación de los huevos naturales  
1591 (Maier & Degraaf 2001; Purger et al. 2012), otros sugieren que no hay diferencia en la probabilidad  
1592 de depredación entre unos y otros (Bayne & Hobson 1999; Berry & Lill 2003). En cualquier caso,  
1593 esta técnica ha demostrado ser eficaz para evaluar las interacciones depredador-presa y se ha  
1594 utilizado con éxito en otras partes del mundo (Söderström et al. 1998; Dion et al. 2000; Bateman

Cap. 5B - Efectos interactivos del hábitat y la identidad del depredador sobre los patrones de depredación de nidos de aves

1595 et al. 2017) y en la Patagonia (Willson et al. 2001; Ver primera sección de este capítulo, sección  
1596 5A).

1597           En 30 nidos seleccionados arbitrariamente en los tres tipos de bosque (9 en coihue, 9 en  
1598 ñire y 12 en lenga) colocamos una cámara-trampa (Bushnell ® Trophy Cam Infra-Red) a 1–2 m  
1599 del nido para poder capturar detalles de las especies depredadoras (Randler & Kalb 2018).  
1600 Programamos las cámaras para grabar videos de 1 min con intervalos de 5 min entre videos para  
1601 evitar filmar dos veces un mismo evento de depredación. Visitamos los nidos después de un período  
1602 variable (9–20 días), en torno al tiempo medio de incubación (15 días) de *E. albiceps* (de la Peña  
1603 2013), registrando cuáles habían sido depredados. El tiempo de exposición de los nidos difirió  
1604 porque los sitios estaban demasiado alejados unos de otros para poder visitarlos a todos en las  
1605 mismas fechas (Fig. 5.1b; Tabla S2.1 en Apéndice 2). Consideramos un nido depredado cuando al  
1606 menos uno de los dos huevos no estaba dentro del nido, cuando alguno mostraba signos de marcas  
1607 o daños o cuando las cámaras-trampa mostraban algún animal consumiendo los huevos. Los videos  
1608 nos permitieron identificar a los predadores y calibrar la precisión de su inferencia a partir de las  
1609 marcas dejadas en los huevos de plastilina. En algunos casos pudimos también analizar su  
1610 comportamiento e incluso diferenciar entre los individuos que depredaban los huevos y aquellos  
1611 que sólo accedían al nido pero sin consumirlos.

#### 1612 Análisis estadísticos

1613 Calculamos el porcentaje total de depredación de nidos como el número de nidos depredados  
1614 dividido el número de nidos totales en todas las parcelas ( $n = 408$ ). Modelamos la probabilidad de  
1615 depredación de nidos en función de los tipos de bosque (variable categórica de tres niveles) y de  
1616 las características de microhábitat (cobertura arbórea, cobertura arbustiva y altura del nido)  
1617 utilizando modelos lineales generalizados mixtos (GLMM), ajustados mediante la función glmer  
1618 del paquete *lme4* (Bates et al. 2015) en R. Los modelos de efectos mixtos son particularmente  
1619 adecuados para diseños desbalanceados, ya que los grupos con pocos datos se contraerán  
1620 automáticamente hacia los valores medios globales o poblacionales (Zuur et al. 2009). La  
1621 probabilidad de depredación se modeló como un proceso Bernoulli (destino del nido: 0 = éxito, 1  
1622 = fracaso) con una distribución de error binomial (mediante una función de enlace logit). El modelo  
1623 incluyó las interacciones de las tres variables continuas predictoras con el tipo de bosque y a los  
1624 nidos anidados dentro de la parcela y ésta anidada dentro del sitio como un factor aleatorio (Tabla  
1625 5B.1). Como el tiempo de exposición de los nidos fue distinto entre las parcelas (Tabla S2.1 en

Cap. 5B - Efectos interactivos del hábitat y la identidad del depredador sobre los patrones de depredación de nidos de aves

1626 Apéndice 2), y eso podría afectar la probabilidad de depredación (Buler & Hamilton 2000;  
1627 Weidinger & Kočvara 2010; Sosa & Lopez de Casenave 2017), pero no estábamos interesados  
1628 específicamente en el tiempo transcurrido hasta el evento de depredación, incluimos a los días de  
1629 exposición como un *offset* (Tabla 5B.1). El *offset* añade un término al predictor lineal sin ajustar  
1630 los parámetros (Bolker 2012). Postulamos distintos modelos siguiendo un proceso *stepwise*  
1631 *forward* y evaluamos la contribución relativa de cada uno según el criterio de información de Akaike  
1632 corregido para muestras pequeñas (AICc), calculado usando la función *AICcTab* del paquete *bbmle*  
1633 en R. Para comparar las tasas de depredación de nidos entre los tres tipos de bosque hicimos una  
1634 prueba a posteriori a través del método de *False Discovery Rate* (FDR) mediante la función *glht*  
1635 del paquete *multcomp* (Hothorn et al. 2016) en R.

1636       Para evaluar cómo el grupo de depredadores que accede a los nidos depende de las  
1637 características de microhábitat (cobertura arbórea, cobertura arbustiva y altura del nido) y del tipo  
1638 de bosque, hicimos un análisis de regresión multinomial utilizando el paquete *nnet* (Venables &  
1639 Ripley 2002). Para ello, utilizamos un subconjunto de datos ( $n = 327$ ) que contenía los nidos  
1640 exitosos (es decir, que no fueron depredados;  $n = 160$ ) y los nidos depredados por un depredador  
1641 conocido (identificado por video o por las marcas en los huevos de plastilina;  $n = 167$ ). La variable  
1642 respuesta categórica tuvo cuatro niveles: nidos no depredados (que fueron usados como referencia)  
1643 y nidos depredados por aves, por marsupial o por ratones. Las variables explicativas candidatas  
1644 para estimar la probabilidad de que un nido sea depredado por un determinado tipo de depredador  
1645 fueron: cobertura arbórea, cobertura arbustiva, altura del nido y tipo de bosque. Comenzamos con  
1646 un modelo nulo e incluimos cada nueva variable explicativa siguiendo un proceso de a pasos  
1647 (*stepwise forward*). Luego realizamos contrastes condicionales, comparando las desviaciones de  
1648 cada modelo mediante la función "anova" del paquete *nnet* hasta seleccionar el modelo más  
1649 parsimonioso. Realizamos todos los análisis utilizando el software de código abierto R, versión  
1650 3.5.2 (R Core Team 2019).

1651

## 1652 **Resultados**

1653 Encontramos que el 61% de los nidos artificiales (248 de 408 en total) fueron depredados. En la  
1654 mayoría ( $167/248 = 67\%$ ) pudimos determinar la identidad más probable del depredador, pero en  
1655 tres (1%) no se encontraron marcas reconocibles en los huevos remanentes y en otros 78 (32%)  
1656 solo se comieron el huevo natural y no dejaron marcas en el huevo de plastilina o encontramos el

Cap. 5B - Efectos interactivos del hábitat y la identidad del depredador sobre los patrones de depredación de nidos de aves

1657 nido vacío. Entre los modelos propuestos para evaluar la probabilidad de depredación de los nidos  
 1658 en función de las características del entorno, aquel que consideró la altura del nido, el efecto aditivo  
 1659 de la cobertura arbórea y el tipo de bosque y la interacción entre ambos fue el más parsimonioso  
 1660 (Tabla 5B.1). Este modelo mostró que la probabilidad de depredación de nidos dependió del tipo  
 1661 de bosque y, marginalmente, de la interacción entre la cobertura arbórea y el tipo de bosque (Fig.  
 1662 5B.2, Tabla 5B.2). La probabilidad de que un nido sea depredado fue menor en los bosques de  
 1663 coihue que en los de ñire (Estimado = 1,49,  $z = 0,49$ ,  $p < 0,01$ ) y lenga (Estimado = 1,66,  $z = 0,58$ ,  
 1664  $p = 0,01$ ) (Fig. 5B.2). El efecto de la cobertura arbórea fue variable entre los tres tipos de bosques.  
 1665 En los dominados por ñire y lenga la depredación de nidos disminuyó a medida que aumentaba la  
 1666 cobertura arbórea. En los bosques de coihue, en cambio, la depredación de nidos aumentó  
 1667 ligeramente al aumentar la cobertura arbórea (Fig. 5B.2).

1668 **Tabla 5B.1:** Contribución relativa y ranking de los modelos que mejor ajustan a las tasas de depredación  
 1669 de nidos observadas. En todos los casos incluimos el nido anidado a la parcela, y ésta anidada al sitio  
 1670 como factor aleatorio y el término offset para reconocer las diferencias en el tiempo de exposición de cada  
 1671 nido. El \* representa tanto la relación interactiva como la aditiva entre las variables predictoras (i.e.,  $A +$   
 1672  $B + A \times B$ ).  $K$  es el número de parámetros en el modelo;  $AICc$  es el criterio de información de Akaike  
 1673 ajustado para muestras pequeñas, y  $\Delta AICc$  es el  $AICc$  ajustado en relación con el modelo superior; y  $W$  es  
 1674 el peso de Akaike. Los modelos se presentan ordenados por  $\Delta AICc$  ascendente.

1675

Modelo	K	AICc	$\Delta AICc$	W
<b>M3:</b> depredado ~ altura nido + cob. arbórea * tipo bosque + offset(días exposición)	8	514.3	0.0	0.48
<b>M4:</b> depredado ~ cob. arbórea * tipo bosque + offset(días exposición)	7	515.5	1.2	0.26
<b>M2:</b> depredado ~ cob. arbustiva + altura nido + cob. arbórea * tipo bosque + offset(días exposición)	9	515.6	1.3	0.25
<b>M1:</b> depredado ~ cob. arbustiva * tipo bosque + cob. arbórea * tipo bosque + altura nido * tipo bosque + offset(días exposición)	13	521.9	7.6	0.01

1676

1677

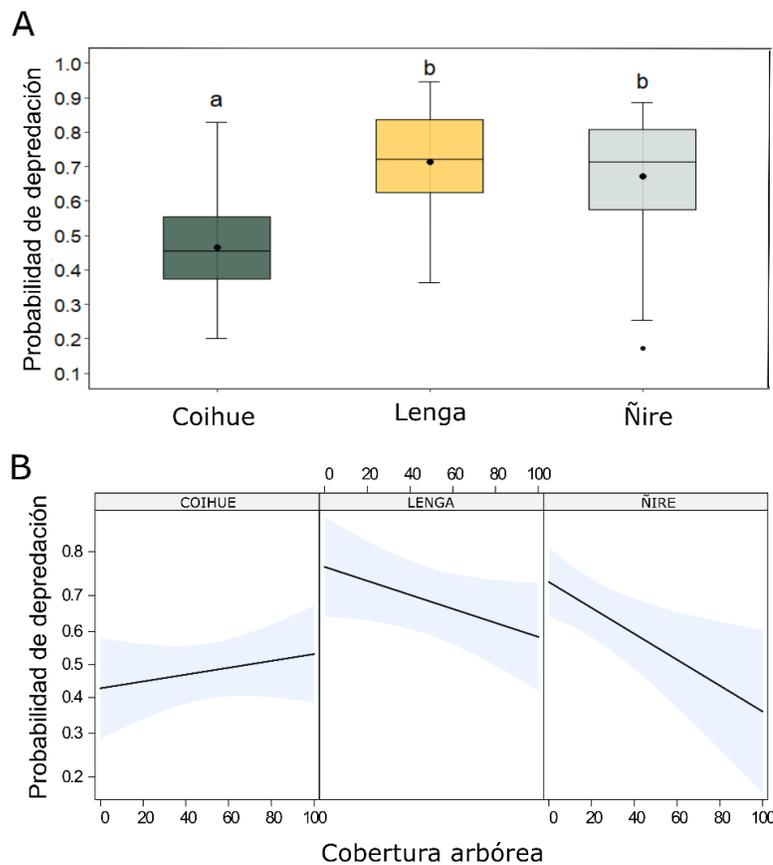
1678

Cap. 5B - Efectos interactivos del hábitat y la identidad del depredador sobre los patrones de depredación de nidos de aves

1679 **Tabla 5B.2:** Resultados del modelo que evalúa la influencia del tipo de bosque y las condiciones de  
 1680 microhábitat sobre la probabilidad de depredación de nidos. Los días de exposición se agregaron como un  
 1681 offset y los nidos anidados a las parcelas, y éstas anidadas a los sitios como un factor aleatorio. Mostramos  
 1682 el estadístico Chi-Cuadrado, los grados de libertad (gl) y el p valor. Los valores significativos ( $p < 0,05$ )  
 1683 se destacan en negrita y la significación marginal ( $0,05 \leq p < 0,07$ ) se marca con \*.  
 1684

VARIABLES PREDICTORAS	CHI-CUADRADO	GL	P-VALOR
Altura del nido	3.203	1	0.074
Cobertura arbórea	1.622	1	0.203
Tipo de bosque	6.182	2	<b>0.045</b>
Cob. arbórea * tipo bosque	5.722	2	0.057*

1685



1686

1687 **Figura 5B.2.** Variación de los patrones de depredación de nidos según el tipo de bosque y la cobertura  
 1688 arbórea, obtenidos bajo el modelo propuesto como M3. En el panel A, los puntos indican el valor medio de  
 1689 cada variable, la línea horizontal dentro del recuadro representa la mediana, la caja muestra el primer y  
 1690 tercer cuartil y las líneas verticales de dispersión el rango, excluyendo los valores atípicos (o outliers,  
 1691 representados con puntos). Las letras diferentes muestran una diferencia significativa en la depredación de  
 1692 nidos entre los diferentes tipos de bosque ( $p < 0,05$ ). En el panel B, el área sombreada es una banda de  
 1693 confianza para los valores ajustados.

Cap. 5B - Efectos interactivos del hábitat y la identidad del depredador sobre los patrones de depredación de nidos de aves

1694

1695           Entre los depredadores que pudimos identificar a partir de los vídeos y de las marcas  
1696 dejadas en los huevos de plastilina, las aves fueron predominantes (80%), seguidas por los ratones  
1697 (12%) y el marsupial *D. gliroides* (8%). Las cámaras-trampa produjeron 59 videos mostrando la  
1698 actividad de posibles depredadores, ya sea interactuando con el nido (es decir, animales que se  
1699 posaron en el nido pero no consumieron los huevos; n = 41) o depredando los huevos (n = 18). En  
1700 el nido fueron vistos individuos de distintas especies de aves extrayendo material de nidificación,  
1701 pero sin depredar los huevos: Ratona común (n = 14), Fío-fío (n = 13), Comesebo patagónico (n =  
1702 7), Huet huet (*Pterotochos tarnii*) (n = 4) y Rayadito (n = 3). También se vio al Comesebo  
1703 patagónico (n = 9) y la Ratona común (n = 4) comiendo los huevos dentro de los nidos. Otros  
1704 animales filmados mientras depredaban nidos fueron: Chimango (*Milvago chimango*) (n = 1),  
1705 Canastero (*Asthenes pyrrholeuca*) (n = 1), Coludito cola negra (*Leptasthenura aegithaloides*) (n =  
1706 1), Diucón (*Xolmis pyrope*) (n = 1) y *D. gliroides* (n = 1).

1707           El mejor modelo del análisis multinomial para evaluar la probabilidad de que un nido sea  
1708 depredado por un determinado grupo depredador fue el que incluyó a todas las variables candidatas:  
1709 la cobertura arbórea, la cobertura arbustiva, la altura del nido y el tipo de bosque. Bajo ese modelo,  
1710 la probabilidad de depredación de nidos por parte de las aves dependió del tipo de bosque y de la  
1711 altura del nido: fue 3× mayor en lenga (OR = 2,92) y ~2× mayor en ñire (OR = 1,83) que en coihue,  
1712 y disminuyó 0,43× (OR = 0,43) con cada incremento de 1 m en la altura del nido desde el suelo  
1713 (Fig. 5B.3, Tabla 5B.3). En cuanto a la influencia de la cobertura arbustiva sobre la depredación  
1714 por *D. gliroides*, los resultados se presentan considerando un incremento del 10% en el porcentaje  
1715 de cobertura arbustiva, por lo que las odds ratio serán iguales a  $\exp(10 \times \text{coeficiente})$ . Entonces, la  
1716 probabilidad de que un nido sea depredado por *D. gliroides* aumentó 1,2× (calculado como:  
1717  $\exp(10 \times 0,018)$ ) a medida que el porcentaje de cobertura arbustiva aumentó un 10% (Fig. 5B.3  
1718 panel B, Tabla 5B.3). Ninguna de las variables analizadas tuvo influencia en la probabilidad de  
1719 depredación de nidos por parte de los ratones (Tabla 5B.3).

1720

1721

1722

1723

1724

1725

Cap. 5B - Efectos interactivos del hábitat y la identidad del depredador sobre los patrones de depredación de nidos de aves

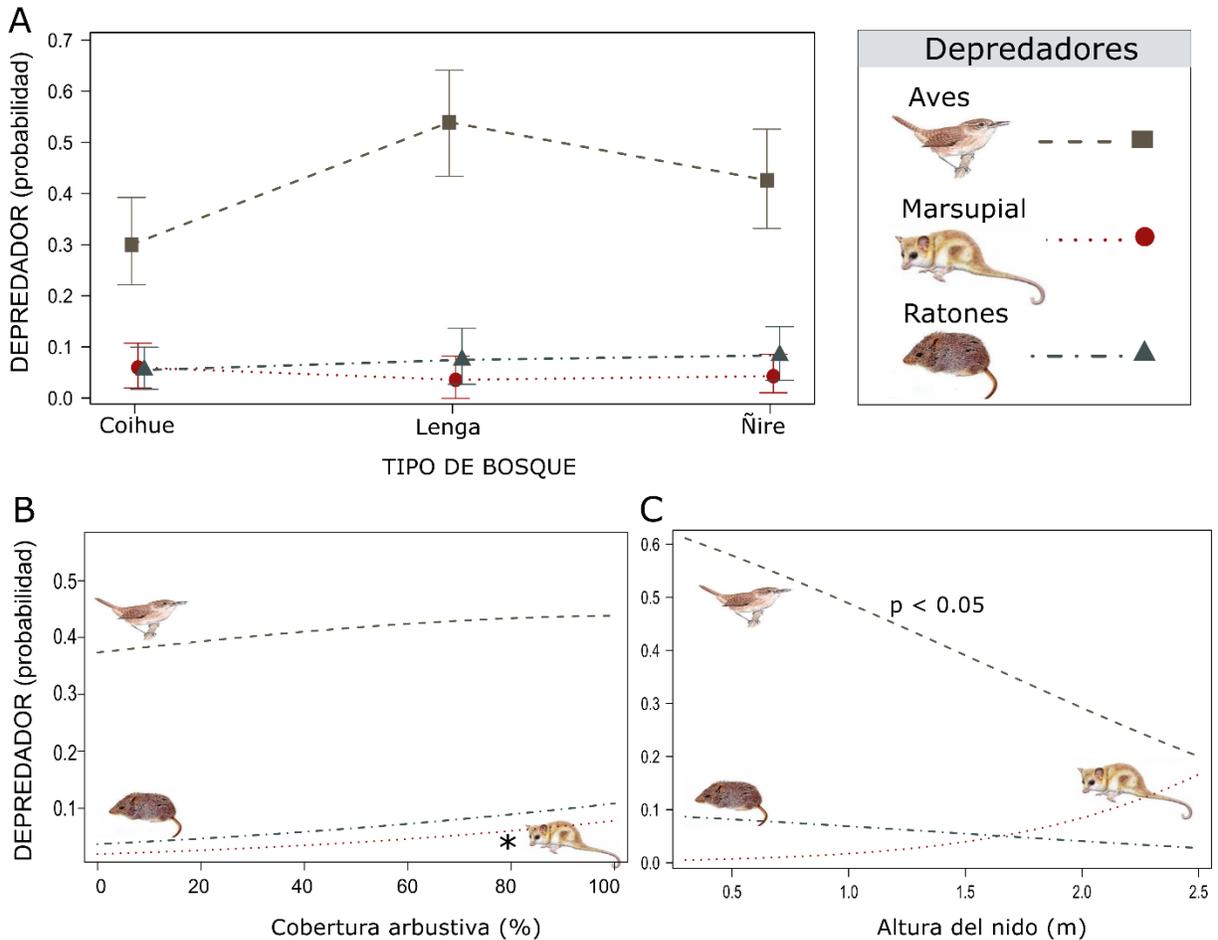
1726 **Tabla 5B.3:** Resultados del modelo de regresión logística multinomial que evalúa la influencia de las  
 1727 condiciones de microhábitat medidas en el lugar del nido y el tipo de bosque para cada tipo de depredador.  
 1728 Utilizamos como referencia a los nidos no depredados. Presentamos los coeficientes, los odds ratios, el  
 1729 error estándar y el valor p asociado. Los odds ratios se calcularon computando la función exponencial al  
 1730 valor del coeficiente ( $odd = \exp(\text{coeficiente})$ ). Los valores p significativos ( $p < 0,05$ ) se destacan en negrita  
 1731 y la significación marginal ( $0,05 \leq p < 0,07$ ) se marca con \*.  
 1732

Tipo de depredador	Variables Predictoras	Coefficiente	Odd ratios (OR)	Error estándar	p-valor
Aves					
	Intercepto (Coihue)	0.325	1.384	0.678	0.631
	Lenga	1.072	2.920	0.316	<b>&lt;0.01</b>
	Ñire	0.605	1.832	0.311	0.051*
	Cobertura arbustiva	0.006	1.006	0.005	0.213
	Cobertura arbórea	-0.002	0.998	0.004	0.533
	Altura del nido	-0.831	0.435	0.402	<b>0.038</b>
Marsupial					
	Intercepto (Coihue)	-5.203	0.005	1.991	<b>0.009</b>
	Lenga	-0.231	0.794	0.846	0.785
	Ñire	-0.188	0.829	0.681	0.783
	Cobertura arbustiva	0.018	1.018	0.010	0.061*
	Cobertura arbórea	0.003	1.004	0.009	0.690
	Altura del nido	1.276	3.583	1.145	0.265
Ratones					
	Intercepto (Coihue)	-1.918	0.147	1.321	0.147
	Lenga	0.869	2.385	0.671	0.195
	Ñire	0.772	2.163	0.621	0.214
	Cobertura arbustiva	0.015	1.015	0.009	0.081
	Cobertura arbórea	-0.004	0.996	0.008	0.604
	Altura del nido	-0.840	0.432	0.769	0.275

1733

1734

Cap. 5B - Efectos interactivos del hábitat y la identidad del depredador sobre los patrones de depredación de nidos de aves



1735  
1736

1737 **Figura 5B.3.** Influencia de los tipos de bosque y las condiciones de microhábitat sobre cada tipo de  
 1738 depredador. La probabilidad de depredación de nidos por aves y pequeños mamíferos fue diferente entre  
 1739 los tres tipos de bosque (panel A). La cobertura arbustiva (%) tuvo una influencia marginal, aumentando  
 1740 la probabilidad de depredación por el marsupial (panel B) y la altura del nido (m) disminuyó la  
 1741 probabilidad de depredación por las aves (panel C). En el panel A, los cuadrados, puntos y triángulos  
 1742 muestran el valor medio de los datos para cada grupo de depredadores según cada tipo de bosque.  
 1743 Específicamente, los cuadrados representan a las aves, los círculos al marsupial D. gliroides y los  
 1744 triángulos a los ratones. Las barras de error muestran el error estándar. Los valores p significativos ( $p <$   
 1745  $0,05$ ) se destacan en **negrita** y la significación marginal ( $0,05 \leq p < 0,07$ ) se marca con \*.

1746

1747 **Discusión**

1748 Encontramos una asociación entre la frecuencia de depredación de nidos de aves en el bosque  
 1749 templado de Patagonia y los efectos interactivos del tipo de bosque, las condiciones de microhábitat  
 1750 y el ensamble de depredadores. La depredación de nidos fue variable entre los diferentes tipos de  
 1751 bosque. El riesgo de que un nido sea depredado fue más bajo en los bosques de coihue que en los  
 1752 de lenga y ñire. Estos hallazgos sugieren que el tipo de bosque perenne (coihue) posee una ventaja

Cap. 5B - Efectos interactivos del hábitat y la identidad del depredador sobre los patrones de depredación de nidos de aves

1753 potencial para las aves pequeñas que nidifican en nidos abiertos, ya que parecen estar menos  
1754 expuestas al riesgo de depredación que en los bosques deciduos (lenga y ñire). Específicamente,  
1755 encontramos efectos distintos de la cobertura arbórea sobre la probabilidad de depredación de nidos  
1756 entre los tres tipos de bosques. En lenga y ñire, donde las aves fueron los depredadores dominantes,  
1757 la probabilidad de depredación disminuyó a medida que aumentaba la cobertura arbórea. Por el  
1758 contrario, en coihue, donde la proporción de nidos depredados por aves fue más baja, el aumento  
1759 de la cobertura arbórea se tradujo en un incremento en la probabilidad de depredación de nidos.  
1760 Estos resultados podrían estar relacionados a las posibilidades de ocultamiento del nido. Martin  
1761 (1993b) propuso la hipótesis del follaje total que afirma que el aumento de la densidad de la  
1762 vegetación puede proporcionar ocultamiento y ayudar a proteger los nidos al inhibir las señales  
1763 olfativas, auditivas y visuales utilizadas por los depredadores para lograr la detección. Entonces,  
1764 las aves podrían reducir la probabilidad de depredación nidificando en áreas de mayor cobertura  
1765 (Rangel-Salazar et al. 2008; Segura et al. 2012; Buehler et al. 2017). En nuestro caso, encontramos  
1766 una mayor proporción de nidos depredados por depredadores visualmente orientados (aves) en los  
1767 bosques de lenga y ñire.

1768         Los efectos de las condiciones de microhábitat (cobertura vegetal y altura del nido) sobre  
1769 la depredación de nidos difirieron entre los distintos tipos de depredadores (aves, *D. gliroides* y  
1770 ratones). Las aves depredaron predominantemente los nidos situados más cerca del suelo y *D.*  
1771 *gliroides* prefirió actuar en sitios con alta cobertura arbustiva. En cambio, los ratones no mostraron  
1772 ninguna respuesta a las diferentes condiciones de microhábitat. Muchos estudios también han  
1773 señalado que los depredadores de nidos seleccionan diferentes características del sitio-nido, como  
1774 la cubierta vegetal y la altura del nido (Remeš 2005; Colombelli-Négrel & Kleindorfer 2009; Cox  
1775 et al. 2012). En nuestro estudio, las aves pueden haber detectado más frecuentemente los nidos mas  
1776 bajos desde arriba cuando se desplazaban o se posaban en los arbustos, ya sea buscando  
1777 activamente nidos o localizándolos incidentalmente cuando buscaban otros alimentos (Söderström  
1778 et al. 1998). La falta de cuidado parental debido al uso de nidos artificiales podría ser otra  
1779 explicación plausible. La altura del nido podría afectar la intensidad de defensa por parte de las  
1780 aves progenitoras que aumentan su protección en los nidos vulnerables (por ejemplo, nidos bajos)  
1781 o incluso modifican las respuestas de defensa según el tipo de depredador (Kleindorfer et al. 2003,  
1782 2005). Por último, al igual que otros micromamíferos (Dion et al. 2000; Cox et al. 2012), *D.*  
1783 *gliroides* fue más propenso a depredar nidos en zonas con alta cobertura arbustiva. *Dromiciops*

Cap. 5B - Efectos interactivos del hábitat y la identidad del depredador sobre los patrones de depredación de nidos de aves

1784 *gliroides* puede permanecer cerca de la cubierta vegetal de arbustos mientras se desplaza por el  
1785 bosque para refugiarse y protegerse de sus depredadores (Rodríguez-Cabal & Branch 2011), por lo  
1786 que es más probable que encuentre nidos incidentalmente bajo una cubierta espesa.

1787 Solo unos pocos estudios, a nuestro conocimiento, han descripto la depredación de nidos y  
1788 los depredadores en el bosque templado de Patagonia (Willson et al. 2001; Vergara & Simonetti  
1789 2003; Vazquez et al. 2018). Aquí encontramos a las aves como los principales depredadores de  
1790 nidos dentro del bosque templado de Patagonia. Las aves también aparecen como los depredadores  
1791 dominantes en otras áreas del mundo, como el Neotrópico (Menezes & Marini 2017). En un  
1792 experimento previo en el que utilizamos nidos artificiales en un solo tipo de bosque (coihue),  
1793 encontramos que el Chimango era el ave depredadora dominante y reportamos a *D. gliroides* como  
1794 depredador de nidos de copa abierta por primera vez (Capítulo 5A). En otras áreas del bosque  
1795 templado de Patagonia en Chile, se identificaron como principales depredadores de nidos a rapaces  
1796 y pequeños mamíferos, excluyendo a *D. gliroides*. Aquí pudimos ampliar nuestro conocimiento  
1797 sobre la identidad de los depredadores de nidos y extenderlo a diferentes tipos de bosques.  
1798 Encontramos nidos depredados por *D. gliroides* en todos los tipos de bosque estudiados, lo que  
1799 extiende su rol como depredador de nidos a todo el bosque templado de Patagonia. Otros  
1800 marsupiales arborícolas, como *Petaurus breviceps* (Petauridae) ya han sido reportados como  
1801 depredadores ocasionales de huevos en el sureste de Australia (Guppy et al. 2017). Por último, el  
1802 uso de cámaras-trampa asociadas a los nidos artificiales nos permitió identificar a las aves  
1803 depredadoras a nivel de especie y observar algunos de sus comportamientos depredadores. Por  
1804 ejemplo, observamos Ratonas tomando el huevo con el pico y sacándolo del nido. Estas  
1805 observaciones coinciden con otros hallazgos en los que se reportaron aves retirando huevos de los  
1806 nidos (Rangen et al. 1999; Weidinger 2010). Registramos también varias especies (Ratonas, Fío-  
1807 fio, Comesebo patagónico, Huet huet y Rayadito) robando material de nidificación con el que  
1808 habían sido construidos los nidos artificiales.

1809 Nuestros resultados están en consonancia con estudios previos que mostraron que tanto el  
1810 paisaje y las características del microhábitat como la identidad y comportamiento de los  
1811 depredadores determinan el riesgo de depredación de los nidos de aves (Benson et al. 2010; Cox et  
1812 al. 2012; Chiavacci et al. 2018). Nuestro trabajo aporta evidencia acerca de dos riesgos principales  
1813 asociados a la nidificación de las aves. Por un lado, la elección primaria del lugar de nidificación a  
1814 nivel de paisaje, ya que los diferentes tipos de bosque mostraron diferentes probabilidades de

Cap. 5B - Efectos interactivos del hábitat y la identidad del depredador sobre los patrones de depredación de nidos de aves

1815 depredación. Por otro lado, la selección del sitio-nido a nivel de microhábitat, ya que las  
1816 características del microhábitat que rodeaban a los nidos determinaron el grupo de depredadores  
1817 que accedieron a ellos. Futuras investigaciones podrían evaluar la variación espacial en el riesgo  
1818 de depredación generado por el "paisaje del miedo" (Brown et al. 2001; Bleicher 2017; Gaynor et  
1819 al. 2019). En este marco se podría estudiar a las aves nidificantes teniendo que decidir  
1820 estratégicamente dónde nidificar en función de un balance de costos y beneficios, como la  
1821 disponibilidad de recursos alimenticios y el riesgo que representan los depredadores a los que se  
1822 enfrentan.

1823

1824 **Conclusiones principales**

1825 *Dromiciops gliroides* actúa como depredador ocasional de nidos de copa abierta. En la primera  
1826 sección de este capítulo (Cap. 5A) detectamos este rol del marsupial en bosque de coihue y aquí,  
1827 si bien su incidencia fue muy baja (<10%) lo extendimos a los tres tipos de bosque estudiados. Este  
1828 rol ecológico de *D. gliroides* aún era desconocido dentro del bosque templado de Patagonia en  
1829 Argentina. También encontramos que las características estructurales ambientales ejercen una  
1830 influencia sobre el rol de *D. gliroides* como depredador de nidos. Este marsupial prefirió depredar  
1831 nidos ubicados en sitios con alta cobertura arbustiva. Esto sugiere que *D. gliroides* está eligiendo  
1832 lugares seguros, protegido de sus propios depredadores (principalmente aéreos) o que está asociado  
1833 a su selección de sitios con una desarrollada vegetación del sotobosque, que podría aumentar la  
1834 disponibilidad de recursos alimenticios (frutos carnosos e insectos) así como facilitar sus vías de  
1835 movimiento (Fontúrbel & Jiménez 2011; Rodriguez-Cabal & Branch 2011).

## CAPÍTULO 6

### Discusión y conclusiones finales

Aunque muchas especies pueden coexistir en las comunidades locales, una o unas pocas pueden tener efectos desproporcionados sobre otras especies y procesos ecosistémicos, y desarrollar funciones ecológicas claves (Ellison et al. 2005). La pérdida de estas especies, que por sus atributos estructurales o funcionales crean y definen toda una comunidad ecológica, puede tener efectos dramáticos y amplias consecuencias para la biota asociada a ellas y la estabilidad del ecosistema (Rodríguez-Cabal et al. 2013). Este es el caso del pequeño marsupial endémico, el monito del monte (*Dromiciops gliroides*), un actor clave para la conservación del bosque templado de Patagonia. En estos bosques es considerado un "arquitecto ecológico" porque es el principal dispersor de varias especies de plantas nativas (Amico et al. 2009; esta tesis) e incluso es capaz de determinar la distribución espacial de algunas de ellas, como el muérdago *Tristerix corymbosus* (García et al. 2009; Fontúrbel & Jiménez 2011; Tiribelli et al. 2017). A pesar de ese rol extendido, las poblaciones de *D. gliroides* se han estudiado principalmente asociadas a bosques de coihue (*Nothofagus dombeyi*) con presencia del muérdago *Tristerix corymbosus* (Rodríguez-Cabal et al. 2008; Amico et al. 2009; Smith-Ramirez et al. 2010; Celis-Diez et al. 2012; Di Virgilio et al. 2014; Balazote Oliver et al. 2017; Fontúrbel et al. 2017a). En Argentina, las investigaciones se concentraron en cercanías de la ciudad de Bariloche (Rodríguez-Cabal et al. 2008; Amico et al. 2009; Di Virgilio et al. 2014; Balazote Oliver et al. 2017). Ningún estudio anterior ha investigado los factores que determinan la distribución, abundancia y rol ecológico de este marsupial a lo largo de todo su rango de distribución. Esta falta de estudios básicos sobre su ecología y estado de conservación ha dificultado el desarrollo de estrategias de gestión para su conservación. En esta tesis logramos ampliar el conocimiento sobre la distribución geográfica del género *Dromiciops* en Argentina y aportar evidencia científica sobre el rol ecológico de *D. gliroides* en diferentes tipos de bosque. Los resultados de esta tesis aportan conocimiento novedoso y ayudarán a las distintas administraciones encargadas de la conservación y el manejo de áreas protegidas (e.g. Parques Nacionales) a desarrollar y aplicar programas de conservación de esta especie declarada de valor especial (Ojeda & Pastore 2016).

Hasta hace poco tiempo *D. gliroides* era considerado una especie rara debido a las bajas abundancias poblacionales que se reportaban dentro de los bosques patagónicos. Sin embargo, esta

1866 apreciación no se debía tanto a su baja abundancia sino a los métodos utilizados para estimarla  
1867 (trampas Sherman) (Rodríguez-Cabal et al. 2008; Fontúrbel & Jiménez 2009). Además, no se hizo  
1868 un esfuerzo de muestreo de la extensión e intensidad suficiente para estimar su ocurrencia, lo que  
1869 dio lugar a una subestimación del área de distribución de la especie. En los últimos años han  
1870 aumentado los estudios sobre las poblaciones de *Dromiciops* y, si bien han surgido algunas  
1871 actualizaciones en Chile (Uribe et al. 2017; Oda et al. 2019; Mejías et al. 2021), los datos  
1872 demográficos en Argentina son aún muy escasos y provienen principalmente del área de  
1873 concentración de estudios ya mencionada, en el centro-sur de su distribución (Martin 2010;  
1874 Balazote Oliver et al. 2017). Recientemente, se estableció en base a diferenciación genética  
1875 (Quintero-Galvis et al. 2021) y morfológica (D'Elía et al. 2016) que el género *Dromiciops*, hasta  
1876 entonces considerado monoespecífico, tiene dos especies: *D. bozinovici*, que corresponde al clado  
1877 norte (35,2°S a 39,3°S) y *D. gliroides*, el clado sur (39,6°S a 43,4°S). Esto cambió radicalmente el  
1878 estatus taxonómico de *Dromiciops*, y creó, a su vez, un vacío en el conocimiento de la nueva  
1879 especie, *D. bozinovici*, considerablemente menos descripta y estudiada. En esta tesis (Capítulo 2)  
1880 realizamos relevamientos con cámaras-trampa en la zona norte de su área probable de ocurrencia  
1881 en Argentina y registramos cinco nuevas localidades (Moquehue, Chañy, Caviahue y dos sitios en  
1882 Epu Lauquen, todas en la provincia de Neuquén) con presencia de *Dromiciops*. Estos nuevos  
1883 registros amplían el rango de distribución conocido para el género *Dromiciops* casi 300 km al norte  
1884 del límite previamente reportado (Lago Quillén, al suroeste de la localidad de Aluminé, Neuquén;  
1885 Martin 2010). Según la hipótesis de Quintero-Galvis et al. (2021) para la delimitación de las  
1886 especies del género *Dromiciops*, las cinco nuevas localidades corresponderían a *D. bozinovici*, algo  
1887 que está pendiente de confirmación en base a los caracteres taxonómicos utilizados para la  
1888 identificación específica. Nuestro estudio muestra la ventaja que tiene el uso de cámaras-trampa  
1889 ubicadas en altura sobre otros métodos tradicionales usados, como trampas Sherman colocadas en  
1890 el suelo, para el registro de la ocurrencia de esta especie (Fontúrbel & Jiménez 2009). A su vez,  
1891 destacamos la importancia de extender las áreas de estudio, sobre todo hacia los márgenes de las  
1892 distribuciones conocidas. Tanto el uso de técnicas inadecuadas como la falta de esfuerzo de  
1893 muestreo en especies elusivas podrían resultar en subestimaciones de sus áreas de distribución.

1894 La destrucción del hábitat es la principal amenaza para la conservación de la biodiversidad  
1895 en todo el mundo. En particular, la biodiversidad del bosque templado patagónico está amenazada  
1896 por las mayores tasas de destrucción, fragmentación y degradación del hábitat jamás

1897 experimentadas por este sistema (Lara et al. 1996; Echeverría et al. 2006). Su porción norte tiene  
 1898 la mayor biodiversidad y número de especies endémicas pero la mayor tasa de disturbio y la menor  
 1899 proporción de áreas protegidas (Armesto et al. 1998; Rodríguez-Cabal et al. 2008). Considerando  
 1900 esta tendencia de pérdida de hábitat (Echeverría et al. 2006), es imprescindible gestionar los  
 1901 fragmentos de bosque que quedan adecuadamente. *Dromiciops gliroides* es una especie  
 1902 dependiente del bosque, con un importante rol ecológico y el conocimiento actual sobre su ecología  
 1903 y conservación puede ser utilizado para generar políticas ambientales (Fonturbel & Jimenez 2011).  
 1904 En esta tesis encontramos que la estructura del sotobosque es primordial para el desarrollo de las  
 1905 actividades de *D. gliroides*. La alta cobertura de arbustos fue, en todos los bosques estudiados, el  
 1906 principal determinante espacial de sus patrones de actividad. La complejidad del sotobosque le  
 1907 puede ofrecer refugio contra sus depredadores e incluso ofrecer un mayor abastecimiento de ítems  
 1908 alimenticios. Por otro lado, las variaciones estacionales (asociadas en esta tesis con el número de  
 1909 días posteriores a la hibernación) también influyeron sobre los patrones de actividad de *D.*  
 1910 *gliroides*, seguramente debido a las condiciones climáticas y a la disponibilidad de sus recursos  
 1911 alimenticios. En líneas generales, nuestros resultados apoyan la importancia de la conservación del  
 1912 sotobosque denso para la supervivencia de esta especie y advierten sobre las consecuencias  
 1913 negativas que tendría sobre la especie, y sobre los roles ecológicos que cumple, la degradación del  
 1914 hábitat.

1915           En regiones con faunas empobrecidas, como el bosque templado de Patagonia, unas pocas  
 1916 especies se vuelven esenciales para el mantenimiento de la comunidad. La dispersión de semillas  
 1917 por parte de animales vertebrados es fundamental para el establecimiento de especies vegetales de  
 1918 fruto carnosos (Aizen & Ezcurra 1998). En esta tesis evaluamos el rol ecológico de *D. gliroides*  
 1919 como dispersor de semillas y aportamos evidencia sobre sus posibles efectos en la estructura  
 1920 vegetal del bosque templado de Patagonia. Encontramos que el paso de las semillas por el tracto  
 1921 digestivo de *D. gliroides* aumentó el porcentaje y disminuyó el tiempo de germinación de las  
 1922 semillas de especies nativas, pero no de las de origen exótico. Las semillas defecadas por el  
 1923 marsupial tendrían la ventaja de establecerse pronto y beneficiarse de un período más largo de  
 1924 condiciones favorables para el crecimiento de las plántulas antes del final de la temporada de  
 1925 crecimiento, que es relativamente corta en estas latitudes (Amico et al. 2017). Si bien hacen falta  
 1926 estudios complementarios con un mayor número de especies, nuestros hallazgos sugieren que la  
 1927 dispersión de semillas por parte de *D. gliroides* promueve el reclutamiento de especies de plantas

1928 nativas, pero que no favorece a las exóticas. Además, encontramos que el efecto de *D. gliroides* es  
 1929 generalizado ya que dispersa a todas las epífitas, a casi una cuarta parte de las enredaderas y  
 1930 parásitas, y podría dispersar cerca de la mitad de las plantas leñosas presentes en el bosque  
 1931 templado de Patagonia. Si bien su importante rol ecológico como dispersor de semillas de algunas  
 1932 especies era conocido (Amico et al. 2009), aquí lo extendimos a un rol clave en la reproducción de  
 1933 gran parte de las especies de plantas que forman los principales estratos de varios tipos de bosque  
 1934 dentro del bosque templado de Patagonia. Esto destaca la importancia de su conservación para la  
 1935 preservación de esta flora altamente endémica.

1936 Mientras que la mayor parte de la atención de los estudios previos se centró en su rol como  
 1937 dispersor y en sus interacciones positivas (Amico et al. 2009; Rodríguez-Cabal et al. 2013), muy  
 1938 poco o casi nada se sabía sobre sus interacciones negativas. En esta tesis nos propusimos estudiar  
 1939 el impacto de *D. gliroides* como depredador de nidos de aves, ya que debido a su dieta generalista  
 1940 y oportunista y sus hábitos arbóreos esperábamos un alto consumo de huevos para cubrir sus  
 1941 necesidades proteicas. Para evaluarlo desarrollamos dos estudios con nidos artificiales. Primero  
 1942 realizamos un estudio local con un enfoque metodológico donde utilizamos huevos de dos tamaños  
 1943 diferentes (codorniz y canario). Las aves y los roedores depredaron ambos tipos de huevo, pero el  
 1944 marsupial *D. gliroides* consumió principalmente los huevos pequeños y resultó incapaz de  
 1945 manipular o romper la cáscara de un huevo más grande, como el de codorniz. En consecuencia,  
 1946 realizamos un segundo estudio en tres tipos de bosques (coihue, ñire y lenga) utilizando solo huevos  
 1947 pequeños, del tamaño estandar de los passeriformes de esta región. Si bien su incidencia fue muy  
 1948 baja (menor al 10%), encontramos que el monito depredó nidos en todos los tipos de bosques, lo  
 1949 cual revela un nuevo rol ecológico para este marsupial en Argentina. Las características  
 1950 estructurales del sotobosque afectaron la probabilidad de sus eventos de depredación: prefirió  
 1951 depredar nidos ubicados en sitios con alta cobertura arbustiva, lo cual sugiere que elige lugares  
 1952 seguros, protegido contra sus propios depredadores, o con mayor disponibilidad de frutos e  
 1953 insectos. Estos resultados coinciden con aquellos hallados al evaluar sus patrones de actividad  
 1954 (donde encontramos mayor actividad en sitios con alta cobertura de arbustos) y confirman la  
 1955 importancia de la estructura del sotobosque, y particularmente la densidad de arbustos, para este  
 1956 pequeño marsupial.

1957 En conclusión, esta tesis aporta datos novedosos sobre la distribución geográfica del género  
 1958 *Dromiciops* y la posible ocurrencia de una nueva especie en Argentina: *D. bozinovici*. A partir de

1959 estos datos recomendamos realizar estudios que evalúen los roles ecológicos específicos de esta  
1960 especie recientemente reconocida, para poder compararlos con el clado sur, del que se tiene más  
1961 información. También actualizamos el conocimiento de los patrones de actividad y roles ecológicos  
1962 de *D. gliroides*. Demostramos su influencia como dispersor de semillas sobre la reproducción de  
1963 las plantas nativas y detectamos su rol como depredador ocasional de nidos de aves, aunque con  
1964 incidencia muy baja y por lo tanto probablemente sin un impacto negativo significativo sobre las  
1965 comunidades de aves nativas del bosque. Podemos decir entonces que el rol ecológico de *D.*  
1966 *gliroides* es casi exclusivamente positivo y resulta una especie esencial para el bosque templado de  
1967 Patagonia. Nuestros resultados también resaltan la importancia del sotobosque para esta especie,  
1968 evidenciado por sus mayores tasas de actividad (incluyendo la depredación de nidos) en sitios con  
1969 alta cobertura arbustiva. Se vuelve primordial para la conservación de esta especie preservar la  
1970 estructura del sotobosque e impedir la degradación del hábitat a través de la disminución de la  
1971 complejidad estructural. Todos estos datos constituyen un valioso aporte para el conocimiento y la  
1972 planificación de estrategias de conservación de esta esta especie emblemática para el bosque  
1973 templado de Patagonia.

1974

## APÉNDICE 1: Material suplementario capítulo 3. Detalles de muestreo

1975 *Tabla SI.1: ubicación, tipo de bosque y variables medidas en cada sitio de muestreo. Abreviaciones:*1976 *Días exp. = días de exposición, Cob. Arbu = cobertura arbustiva, Cob. Arbo = cobertura arbórea,*1977 *Acc. = accesibilidad, Altit. = altitud, # reg. = número de registros, Valdiv. = Selva valdiviana.*

1978

Sitio	Cam/ Trampa	Días exp.	Estación	Bosque	Cob. Arbu	Cob. Arbo	Acc.	Latitud	Longitud	Altit. (m)	# reg.	Muestreo
1	1	8	primavera	Ñire	50	60	7	-41.4299	-71.4857	858	0	Cámara
1	2	8	primavera	Ñire	70	0	7	-41.4299	-71.4857	858	0	Cámara
1	3	8	primavera	Ñire	60	40	7	-41.4299	-71.4857	858	0	Cámara
1	4	8	primavera	Ñire	70	0	6	-41.4299	-71.4857	858	0	Cámara
2	5	22	verano	Valdiv.	10	100	2	-42.1014	-71.7164	225	6	Cámara
2	6	22	verano	Valdiv.	20	80	3	-42.1014	-71.7164	225	0	Cámara
2	7	22	verano	Valdiv.	10	70	3	-42.1014	-71.7164	225	0	Cámara
2	8	22	verano	Valdiv.	60	60	3	-42.1014	-71.7164	225	0	Cámara
3	9	22	verano	Valdiv.	70	80	3	-42.0973	-71.6934	195	0	Cámara
3	10	22	verano	Valdiv.	60	80	3	-42.0973	-71.6934	195	1	Cámara
3	11	22	verano	Valdiv.	50	80	3	-42.0973	-71.6934	195	0	Cámara
3	12	22	verano	Valdiv.	10	90	3	-42.0973	-71.6934	195	0	Cámara
4	13	15	verano	Coihue	40	30	4	-42.8584	-71.6026	536	0	Cámara
4	14	15	verano	Coihue	0	80	3	-42.8584	-71.6026	536	0	Cámara
4	15	15	verano	Coihue	50	30	6	-42.8584	-71.6026	536	0	Cámara
4	16	15	verano	Coihue	90	70	7	-42.8584	-71.6026	536	0	Cámara
5	17	11	verano	Lenga	100	80	3	-40.2069	-71.3405	1161	0	Cámara
5	18	11	verano	Lenga	50	40	4	-40.2069	-71.3405	1161	0	Cámara
5	19	11	verano	Lenga	70	0	2	-40.2069	-71.3405	1161	14	Cámara
5	20	11	verano	Lenga	100	0	8	-40.2069	-71.3405	1161	2	Cámara
6	21	11	verano	Lenga	100	90	8	-40.1998	-71.3249	1226	12	Cámara
6	22	11	verano	Lenga	90	60	7	-40.1998	-71.3249	1226	0	Cámara
6	23	11	verano	Lenga	50	80	3	-40.1998	-71.3249	1226	9	Cámara
6	24	11	verano	Lenga	100	20	2	-40.1998	-71.3249	1226	3	Cámara
7	25	12	verano	Coihue	30	50	3	-41.5127	-71.4954	273	0	Cámara
7	26	12	verano	Coihue	10	60	4	-41.5127	-71.4954	273	0	Cámara
7	27	12	verano	Coihue	10	10	5	-41.5127	-71.4954	273	0	Cámara
7	28	12	verano	Coihue	10	30	7	-41.5127	-71.4954	273	0	Cámara
8	29	12	verano	Coihue	100	0	8	-41.5119	-71.5012	256	1	Cámara
8	30	12	verano	Coihue	10	100	7	-41.5119	-71.5012	256	0	Cámara
8	31	12	verano	Coihue	10	100	7	-41.5119	-71.5012	256	0	Cámara
8	32	12	verano	Coihue	100	0	7	-41.5119	-71.5012	256	0	Cámara
9	33	12	verano	Coihue	10	70	3	-41.5134	-71.5086	259	0	Cámara
9	34	12	verano	Coihue	40	90	4	-41.5134	-71.5086	259	0	Cámara
9	35	12	verano	Coihue	50	40	2	-41.5134	-71.5086	259	0	Cámara

9	36	12	verano	Coihue	30	60	5	-41.5134	-71.5086	259	0	Cámara
10	37	17	otoño	Coihue	10	100	4	-41.0908	-71.5467	1058	2	Cámara
10	38	17	otoño	Coihue	80	0	6	-41.0908	-71.5467	1058	3	Cámara
10	39	17	otoño	Coihue	40	30	5	-41.0908	-71.5467	1058	1	Cámara
10	40	17	otoño	Coihue	10	90	6	-41.0908	-71.5467	1058	10	Cámara
11	41	8	verano	Coihue	80	60	3	-39.7528	-71.3822	970	8	Cámara
11	42	8	verano	Coihue	100	30	4	-39.7528	-71.3822	970	7	Cámara
11	43	8	verano	Coihue	80	40	3	-39.7528	-71.3822	970	0	Cámara
11	44	8	verano	Coihue	90	0	3	-39.7528	-71.3822	970	0	Cámara
12	45	9	primavera	Coihue	20	100	6	-41.4195	-71.4797	879	0	Cámara
12	46	9	primavera	Coihue	40	70	6	-41.4195	-71.4797	879	1	Cámara
12	47	9	primavera	Coihue	30	60	3	-41.4195	-71.4797	879	0	Cámara
12	48	10	primavera	Lenga	10	80	3	-41.2463	-71.4149	1349	0	Cámara
13	49	10	primavera	Lenga	50	90	5	-41.2463	-71.4149	1349	0	Cámara
13	50	10	primavera	Lenga	40	60	4	-41.2463	-71.4149	1349	0	Cámara
13	51	10	primavera	Lenga	60	30	2	-41.2463	-71.4149	1349	0	Cámara
14	52	15	verano	Coihue	0	50	4	-42.8827	-71.5939	520	0	Cámara
14	53	15	verano	Coihue	10	30	5	-42.8827	-71.5939	520	0	Cámara
14	54	15	verano	Coihue	40	30	7	-42.8827	-71.5939	520	0	Cámara
14	55	15	verano	Coihue	80	20	7	-42.8827	-71.5939	520	0	Cámara
15	56	8	verano	Coihue	90	100	2	-39.7477	-71.3713	1064	0	Cámara
15	57	8	verano	Coihue	30	100	5	-39.7477	-71.3713	1064	0	Cámara
15	58	8	verano	Coihue	40	0	4	-39.7477	-71.3713	1064	0	Cámara
15	59	8	verano	Coihue	10	100	2	-39.7477	-71.3713	1064	0	Cámara
16	60	15	verano	Ñire	20	60	3	-40.5925	-71.7094	814	0	Cámara
16	61	15	verano	Ñire	100	10	8	-40.5925	-71.7094	814	0	Cámara
16	62	15	verano	Ñire	60	0	7	-40.5925	-71.7094	814	0	Cámara
16	63	15	verano	Ñire	70	20	8	-40.5925	-71.7094	814	0	Cámara
17	64	15	verano	Ñire	100	60	4	-40.655	-71.7028	842	0	Cámara
17	65	15	verano	Ñire	80	30	5	-40.655	-71.7028	842	8	Cámara
17	66	15	verano	Ñire	100	10	6	-40.655	-71.7028	842	11	Cámara
17	67	15	verano	Ñire	20	50	2	-40.655	-71.7028	842	5	Cámara
18	68	17	otoño	Coihue	100	80	4	-41.3556	-71.5241	860	7	Cámara
18	69	17	otoño	Coihue	100	40	8	-41.3556	-71.5241	860	2	Cámara
18	70	17	otoño	Coihue	20	100	2	-41.3556	-71.5241	860	0	Cámara
18	71	8	primavera	Coihue	30	80	4	-41.3608	-71.5058	881	0	Cámara
19	72	8	primavera	Coihue	20	70	4	-41.3608	-71.5058	881	0	Cámara
19	73	8	primavera	Coihue	40	70	4	-41.3608	-71.5058	881	0	Cámara
19	74	8	primavera	Coihue	40	70	4	-41.3608	-71.5058	881	0	Cámara
20	75	15	primavera	Ñire	100	10	7	-41.3617	-71.5051	865	0	Cámara
20	76	15	primavera	Ñire	90	0	7	-41.3617	-71.5051	865	0	Cámara
20	77	15	primavera	Ñire	60	60	6	-41.3617	-71.5051	865	1	Cámara
20	78	15	primavera	Ñire	80	40	5	-41.3617	-71.5051	865	6	Cámara
21	79	15	verano	Coihue	90	50	8	-42.6453	-71.6702	645	0	Cámara

21	80	15	verano	Coihue	100	10	8	-42.6453	-71.6702	645	0	Cámara
21	81	15	verano	Coihue	100	80	7	-42.6453	-71.6702	645	0	Cámara
21	82	15	verano	Coihue	60	10	8	-42.6453	-71.6702	645	0	Cámara
22	83	15	verano	Ñire	100	0	5	-42.6892	-71.6958	528	0	Cámara
22	84	15	verano	Ñire	10	50	8	-42.6892	-71.6958	528	0	Cámara
22	85	15	verano	Ñire	50	0	8	-42.6892	-71.6958	528	0	Cámara
22	86	15	verano	Ñire	90	0	6	-42.6892	-71.6958	528	0	Cámara
23	87	17	otoño	Lenga	90	10	4	-41.0975	-71.5498	1327	0	Cámara
23	88	17	otoño	Lenga	60	20	8	-41.0975	-71.5498	1327	0	Cámara
23	89	17	otoño	Lenga	0	40	3	-41.0975	-71.5498	1327	0	Cámara
23	90	17	otoño	Lenga	0	0	6	-41.0975	-71.5498	1327	0	Cámara
24	91	17	otoño	Lenga	20	0	5	-41.0952	-71.5494	1243	0	Cámara
24	92	17	otoño	Lenga	100	0	8	-41.0952	-71.5494	1243	11	Cámara
24	93	17	otoño	Lenga	100	0	6	-41.0952	-71.5494	1243	16	Cámara
24	94	17	otoño	Lenga	90	10	5	-41.0952	-71.5494	1243	0	Cámara
25	95	22	verano	Lenga	0	100	3	-41.1561	-71.3883	1312	0	Cámara
25	96	22	verano	Lenga	100	0	2	-41.1561	-71.3883	1312	0	Cámara
25	97	22	verano	Lenga	10	40	4	-41.1561	-71.3883	1312	0	Cámara
25	98	22	verano	Lenga	0	80	4	-41.1561	-71.3883	1312	0	Cámara
26	99	22	verano	Lenga	50	0	4	-41.1584	-71.3845	1098	0	Cámara
26	100	22	verano	Lenga	40	30	4	-41.1584	-71.3845	1098	2	Cámara
26	101	22	verano	Lenga	60	60	2	-41.1584	-71.3845	1098	12	Cámara
26	102	22	verano	Lenga	50	70	3	-41.1584	-71.3845	1098	0	Cámara
27	103	15	primavera	Coihue	40	60	6	-41.0468	-71.5441	863	6	Cámara
27	104	15	primavera	Coihue	50	80	4	-41.0468	-71.5441	863	2	Cámara
27	105	15	primavera	Coihue	40	60	4	-41.0468	-71.5441	863	4	Cámara
27	106	15	primavera	Coihue	50	80	4	-41.0468	-71.5441	863	3	Cámara
28	107	15	primavera	Coihue	40	60	4	-41.0468	-71.5441	863	3	Cámara
28	108	11	verano	Ñire	80	10	7	-40.3284	-71.3983	1014	15	Cámara
28	109	11	verano	Ñire	100	0	5	-40.3284	-71.3983	1014	0	Cámara
28	110	11	verano	Ñire	70	40	4	-40.3284	-71.3983	1014	9	Cámara
28	111	11	verano	Ñire	100	60	8	-40.3284	-71.3983	1014	11	Cámara
29	112	12	verano	Ñire	90	0	3	-41.5189	-71.4713	292	0	Cámara
29	113	12	verano	Ñire	50	0	4	-41.5189	-71.4713	292	0	Cámara
29	114	12	verano	Ñire	50	0	3	-41.5189	-71.4713	292	0	Cámara
29	115	12	verano	Ñire	90	0	4	-41.5189	-71.4713	292	0	Cámara
30	116	12	verano	Ñire	20	0	7	-41.5189	-71.4713	292	0	Cámara
30	117	12	verano	Ñire	80	0	7	-41.5189	-71.4713	292	0	Cámara
30	118	12	verano	Ñire	100	0	3	-41.5189	-71.4713	292	0	Cámara
30	119	12	verano	Ñire	90	0	5	-41.5189	-71.4713	292	0	Cámara
31	120	12	verano	Ñire	30	0	5	-41.5207	-71.4626	288	0	Cámara
31	121	12	verano	Ñire	70	0	4	-41.5207	-71.4626	288	0	Cámara
31	122	12	verano	Ñire	90	0	8	-41.5207	-71.4626	288	0	Cámara
31	123	12	verano	Ñire	60	0	3	-41.5207	-71.4626	288	0	Cámara

32	124	17	otoño	Ñire	0	90	4	-41.3489	-71.6946	808	0	Cámara
32	125	17	otoño	Ñire	30	50	3	-41.3489	-71.6946	808	0	Cámara
32	126	17	otoño	Ñire	100	20	3	-41.3489	-71.6946	808	0	Cámara
32	127	17	otoño	Ñire	70	40	3	-41.3489	-71.6946	808	0	Cámara
33	128	11	verano	Coihue	90	20	3	-40.4905	-71.6008	906	0	Cámara
33	129	11	verano	Coihue	90	20	4	-40.4905	-71.6008	906	0	Cámara
33	130	11	verano	Coihue	30	70	3	-40.4905	-71.6008	906	0	Cámara
33	131	11	verano	Coihue	100	30	8	-40.4905	-71.6008	906	0	Cámara
34	132	15	verano	Coihue	40	10	3	-40.6046	-71.6424	996	0	Cámara
34	133	15	verano	Coihue	100	5	2	-40.6046	-71.6424	996	4	Cámara
34	134	15	verano	Coihue	100	10	5	-40.6046	-71.6424	996	8	Cámara
34	135	15	verano	Coihue	90	20	4	-40.6046	-71.6424	996	0	Cámara
35	136	22	verano	Valdiv.	70	10	4	-42.1649	-71.6505	238	1	Cámara
35	137	22	verano	Valdiv.	50	20	4	-42.1649	-71.6505	238	0	Cámara
35	138	22	verano	Valdiv.	90	90	3	-42.1649	-71.6505	238	1	Cámara
35	139	22	verano	Valdiv.	50	90	3	-42.1649	-71.6505	238	0	Cámara
36	140	15	verano	Coihue	100	40	6	-40.6827	-71.7202	869	2	Cámara
36	141	15	verano	Coihue	90	90	4	-40.6827	-71.7202	869	0	Cámara
36	142	15	verano	Coihue	90	30	4	-40.6827	-71.7202	869	10	Cámara
36	143	15	verano	Coihue	100	100	7	-40.6827	-71.7202	869	2	Cámara
37	144	22	verano	Valdiv.	30	100	3	-42.0966	-71.6111	208	0	Cámara
37	145	22	verano	Valdiv.	10	80	3	-42.0966	-71.6111	208	0	Cámara
37	146	22	verano	Valdiv.	10	100	3	-42.0966	-71.6111	208	0	Cámara
37	147	22	verano	Valdiv.	10	100	4	-42.0966	-71.6111	208	0	Cámara
38	148	17	otoño	Coihue	100	10	3	-41.3571	-71.5349	855	0	Cámara
38	149	17	otoño	Coihue	100	70	3	-41.3571	-71.5349	855	0	Cámara
38	150	17	otoño	Coihue	100	0	3	-41.3571	-71.5349	855	0	Cámara
38	151	17	otoño	Coihue	30	0	2	-41.3571	-71.5349	855	0	Cámara
39	152	11	verano	Ñire	30	0	2	-40.4306	-71.5231	1005	0	Cámara
39	153	11	verano	Ñire	50	10	3	-40.4306	-71.5231	1005	0	Cámara
39	154	11	verano	Ñire	30	70	4	-40.4306	-71.5231	1005	0	Cámara
39	155	11	verano	Ñire	50	80	3	-40.4306	-71.5231	1005	0	Cámara
40	156	13	primavera	Valdiv.	10	90	2	-41.0263	-71.8139	791	0	Cámara
40	157	13	primavera	Valdiv.	10	80	4	-41.0263	-71.8139	791	0	Cámara
40	158	13	primavera	Valdiv.	0	90	3	-41.0263	-71.8139	791	0	Cámara
40	159	13	primavera	Valdiv.	30	100	2	-41.0263	-71.8139	791	0	Cámara
41	160	13	primavera	Valdiv.	30	100	2	-41.0263	-71.8139	791	1	Cámara
41	161	13	primavera	Valdiv.	10	30	5	-41.0263	-71.8139	791	0	Cámara
41	162	13	primavera	Valdiv.	20	90	4	-41.0263	-71.8139	791	0	Cámara
41	163	13	primavera	Valdiv.	0	80	2	-41.0263	-71.8139	791	0	Cámara
42	164	21	otoñ-prim	Lenga	50	20	3	-41.1582	-71.3831	1092	0	Trampa
42	165	21	otoñ-prim	Lenga	20	90	4	-41.1582	-71.3831	1092	0	Trampa
42	166	21	otoñ-prim	Lenga	70	0	3	-41.1582	-71.3831	1092	0	Trampa
42	167	21	otoñ-prim	Lenga	100	0	8	-41.1582	-71.3831	1092	0	Trampa

42	168	21	otoñ-prim	Lenga	10	100	3	-41.1582	-71.3831	1092	0	Trampa
42	169	21	otoñ-prim	Lenga	10	50	6	-41.1582	-71.3831	1092	0	Trampa
42	170	21	otoñ-prim	Lenga	40	0	3	-41.1582	-71.3831	1092	0	Trampa
42	171	21	otoñ-prim	Lenga	50	100	2	-41.1582	-71.3831	1092	0	Trampa
42	172	21	otoñ-prim	Lenga	80	90	8	-41.1582	-71.3831	1092	0	Trampa
42	173	21	otoñ-prim	Lenga	10	10	4	-41.1582	-71.3831	1092	0	Trampa
42	174	21	otoñ-prim	Lenga	10	30	4	-41.1582	-71.3831	1092	1	Trampa
42	175	21	otoñ-prim	Lenga	80	80	4	-41.1582	-71.3831	1092	0	Trampa
42	176	21	otoñ-prim	Lenga	10	50	8	-41.1582	-71.3831	1092	0	Trampa
42	177	21	otoñ-prim	Lenga	20	90	7	-41.1582	-71.3831	1092	0	Trampa
42	178	21	otoñ-prim	Lenga	30	10	8	-41.1582	-71.3831	1092	0	Trampa
42	179	21	otoñ-prim	Lenga	100	90	8	-41.1582	-71.3831	1092	0	Trampa
42	180	21	otoñ-prim	Lenga	10	100	8	-41.1582	-71.3831	1092	0	Trampa
43	181	21	otoñ-prim	Ñire	60	0	7	-41.3617	-71.5054	865	1	Trampa
43	182	21	otoñ-prim	Ñire	100	0	8	-41.3617	-71.5054	865	0	Trampa
43	183	21	otoñ-prim	Ñire	50	30	5	-41.3617	-71.5054	865	3	Trampa
43	184	21	otoñ-prim	Ñire	50	10	7	-41.3617	-71.5054	865	0	Trampa
43	185	21	otoñ-prim	Ñire	70	80	7	-41.3617	-71.5054	865	2	Trampa
43	186	21	otoñ-prim	Ñire	20	70	3	-41.3617	-71.5054	865	0	Trampa
43	187	21	otoñ-prim	Ñire	70	0	7	-41.3617	-71.5054	865	0	Trampa
43	188	21	otoñ-prim	Ñire	60	10	8	-41.3617	-71.5054	865	1	Trampa
43	189	21	otoñ-prim	Ñire	10	20	7	-41.3617	-71.5054	865	3	Trampa
43	190	21	otoñ-prim	Ñire	20	30	4	-41.3617	-71.5054	865	0	Trampa
43	191	21	otoñ-prim	Ñire	20	50	2	-41.3617	-71.5054	865	1	Trampa
43	192	21	otoñ-prim	Ñire	70	10	2	-41.3617	-71.5054	865	1	Trampa
43	193	21	otoñ-prim	Ñire	40	60	4	-41.3617	-71.5054	865	0	Trampa
43	194	21	otoñ-prim	Ñire	70	10	7	-41.3617	-71.5054	865	0	Trampa
43	195	21	otoñ-prim	Ñire	60	50	5	-41.3617	-71.5054	865	2	Trampa
43	196	21	otoñ-prim	Ñire	20	50	4	-41.3617	-71.5054	865	0	Trampa
43	197	21	otoñ-prim	Ñire	10	60	3	-41.3617	-71.5054	865	0	Trampa
44	198	21	otoñ-prim	Coihue	60	50	3	-41.3598	-71.5059	881	0	Trampa
44	199	21	otoñ-prim	Coihue	20	80	6	-41.3598	-71.5059	881	0	Trampa
44	200	21	otoñ-prim	Coihue	50	80	8	-41.3598	-71.5059	881	2	Trampa
44	201	21	otoñ-prim	Coihue	30	10	4	-41.3598	-71.5059	881	0	Trampa
44	202	21	otoñ-prim	Coihue	10	30	3	-41.3598	-71.5059	881	2	Trampa
44	203	21	otoñ-prim	Coihue	80	40	8	-41.3598	-71.5059	881	0	Trampa
44	204	21	otoñ-prim	Coihue	30	90	7	-41.3598	-71.5059	881	1	Trampa
44	205	21	otoñ-prim	Coihue	80	10	2	-41.3598	-71.5059	881	3	Trampa
44	206	21	otoñ-prim	Coihue	30	100	6	-41.3598	-71.5059	881	4	Trampa
44	207	21	otoñ-prim	Coihue	20	10	8	-41.3598	-71.5059	881	2	Trampa
44	208	21	otoñ-prim	Coihue	30	10	7	-41.3598	-71.5059	881	0	Trampa
44	209	21	otoñ-prim	Coihue	70	20	4	-41.3598	-71.5059	881	0	Trampa
44	210	21	otoñ-prim	Coihue	10	0	4	-41.3598	-71.5059	881	0	Trampa
44	211	21	otoñ-prim	Coihue	40	90	5	-41.3598	-71.5059	881	0	Trampa

44	212	21	otoñ-prim	Coihue	80	10	4	-41.3598	-71.5059	881	0	Trampa
44	213	21	otoñ-prim	Coihue	50	30	7	-41.3598	-71.5059	881	1	Trampa
44	214	21	otoñ-prim	Coihue	0	80	4	-41.3598	-71.5059	881	0	Trampa
45	215	9	otoñ-prim	Valdiv	10	70	8	-41.0223	-71.8239	810	0	Trampa
45	216	9	otoñ-prim	Valdiv.	80	10	6	-41.0223	-71.8239	810	0	Trampa
45	217	9	otoñ-prim	Valdiv.	90	30	8	-41.0223	-71.8239	810	0	Trampa
45	218	9	otoñ-prim	Valdiv.	10	100	2	-41.0223	-71.8239	810	0	Trampa
45	219	9	otoñ-prim	Valdiv.	10	100	4	-41.0223	-71.8239	810	2	Trampa
45	220	9	otoñ-prim	Valdiv.	20	40	4	-41.0223	-71.8239	810	0	Trampa
45	221	9	otoñ-prim	Valdiv.	10	10	8	-41.0223	-71.8239	810	0	Trampa
45	222	9	otoñ-prim	Valdiv.	30	20	6	-41.0223	-71.8239	810	1	Trampa
45	223	9	otoñ-prim	Valdiv.	10	0	6	-41.0223	-71.8239	810	0	Trampa
45	224	9	otoñ-prim	Valdiv.	10	100	7	-41.0223	-71.8239	810	0	Trampa
45	225	9	otoñ-prim	Valdiv.	10	90	2	-41.0223	-71.8239	810	0	Trampa
45	226	9	otoñ-prim	Valdiv.	50	100	4	-41.0223	-71.8239	810	0	Trampa
45	227	9	otoñ-prim	Valdiv.	20	70	3	-41.0223	-71.8239	810	0	Trampa
45	228	9	otoñ-prim	Valdiv.	10	100	5	-41.0223	-71.8239	810	0	Trampa
45	229	9	otoñ-prim	Valdiv.	10	90	5	-41.0223	-71.8239	810	0	Trampa
45	230	9	otoñ-prim	Valdiv.	60	50	3	-41.0223	-71.8239	810	0	Trampa
45	231	9	otoñ-prim	Valdiv.	0	90	6	-41.0223	-71.8239	810	0	Trampa
46	232	9	otoñ-prim	Valdiv.	10	100	7	-41.0254	-71.8233	798	3	Trampa
46	233	9	otoñ-prim	Valdiv.	20	100	5	-41.0254	-71.8233	798	0	Trampa
46	234	9	otoñ-prim	Valdiv.	0	70	3	-41.0254	-71.8233	798	0	Trampa
46	235	9	otoñ-prim	Valdiv.	100	70	3	-41.0254	-71.8233	798	1	Trampa
46	236	9	otoñ-prim	Valdiv.	90	10	2	-41.0254	-71.8233	798	3	Trampa
46	237	9	otoñ-prim	Valdiv.	0	80	6	-41.0254	-71.8233	798	0	Trampa
46	238	9	otoñ-prim	Valdiv.	0	70	8	-41.0254	-71.8233	798	2	Trampa
46	239	9	otoñ-prim	Valdiv.	10	90	8	-41.0254	-71.8233	798	0	Trampa
46	240	9	otoñ-prim	Valdiv.	80	50	1	-41.0254	-71.8233	798	1	Trampa
46	241	9	otoñ-prim	Valdiv.	20	100	3	-41.0254	-71.8233	798	0	Trampa
46	242	9	otoñ-prim	Valdiv.	60	10	3	-41.0254	-71.8233	798	1	Trampa
46	243	9	otoñ-prim	Valdiv.	30	100	2	-41.0254	-71.8233	798	0	Trampa
46	244	9	otoñ-prim	Valdiv.	0	100	3	-41.0254	-71.8233	798	0	Trampa
46	245	9	otoñ-prim	Valdiv.	10	40	6	-41.0254	-71.8233	798	0	Trampa
46	246	9	otoñ-prim	Valdiv.	70	100	2	-41.0254	-71.8233	798	1	Trampa
46	247	9	otoñ-prim	Valdiv.	20	100	3	-41.0254	-71.8233	798	0	Trampa
46	248	9	otoñ-prim	Valdiv.	50	70	4	-41.0254	-71.8233	798	2	Trampa

1979  
1980  
1981  
1982  
1983  
1984

*Tabla S1.2: Resultados del modelo bayesiano jerárquico generados por JAGS con variables predictoras a escala temporal, espacial de micrositio y espacial de macrositio.*

	Media	2,5%	50%	97,5%	Superpone a 0	f	Rhat	Num. efectivo
Luna llena	-0,365	-0,96	-0,367	0,237	SI	0,879	1,021	149
Luna media	0,035	-0,533	0,031	0,606	SI	0,540	1,036	90
Luna nueva	-0,132	-0,711	-0,138	0,446	SI	0,675	1,044	75
Días post hib.	0,443	0,169	0,44	0,734	NO	0,999	1,004	1073
Exp. Cebo	-0,84	-1,068	-0,838	-0,611	NO	1,000	1,002	1492
Desv. Estándar nivel punto	1,385	1,061	1,375	1,757	NO	1,000	1,012	473
Cob. Arbus-tiva	0,421	0,046	0,42	0,803	NO	0,987	1,006	512
Cob. Arbórea	0,09	-0,266	0,091	0,445	SI	0,691	1,001	4658
Accesibilidad	0,077	-0,238	0,077	0,389	SI	0,685	1,002	1340
Desv. Estándar nivel sitio	1,817	1,206	1,787	2,621	NO	1,000	1,036	100
Altitud	0,174	-0,552	0,177	0,879	SI	0,685	1,002	1736
Altitud $\wedge$ 2	-0,547	-1,179	-0,545	0,077	SI	0,959	1,001	9177
Latitud	0,514	-0,113	0,515	1,131	SI	0,947	1,001	5258
Longitud	0,189	-0,46	0,19	0,839	SI	0,718	1,002	1908
Desv. Estándar nivel bosque	2,244	1,323	2,208	3,33	NO	1,000	1,004	825
Coihue	-0,144	-1,016	-0,141	0,727	SI	0,630	1,000	25000
Lenga	-0,117	-0,984	-0,115	0,745	SI	0,605	1,000	10577
Ñire	-0,161	-1,041	-0,159	0,706	SI	0,641	1,000	25000
S. valdiviana	-0,095	-0,944	-0,095	0,764	SI	0,584	1,000	25000
Psi (infl en cero)	0,468	0,38	0,466	0,562	NO	1,000	1,004	1391

1986 **APÉNDICE 2: Material suplementario capítulo 5b. Detalle sitios de muestreo y**

1987 **variables medidas**

1988 *Tabla S2.1. Detalles del diseño de muestreo y de las variables medidas. Seleccionamos tres sitios*  
 1989 *principales de cada tipo de bosque, dentro de los cuales delimitamos ocho parcelas (excepto para el*  
 1990 *cerro López). Para cada parcela mostramos su localización (latitud y longitud), tipo de bosque, el*  
 1991 *número de días que los nidos estuvieron expuestos y los valores medios de las características del*  
 1992 *microhábitat: cobertura arbustiva (%), cobertura arbórea (%) y altura del nido (m).*

Sitio	Parcela	Latitud	Longitud	Tipo de bosque	Días exposición	Cob. arbustiva (%) (media ± DE)	Cob. arbórea (%) (media ± DE)	Altura nido (m) (media ± DE)
Lag. Ceferino	1	-40.65528	-71.70337	ñire	12	48 ± 25	36 ± 30	1.5 ± 0.2
Lag. Ceferino	2	-40.65476	-71.70266	ñire	12	54 ± 34	30 ± 45	1.4 ± 0.3
Lag. Ceferino	3	-40.65355	-71.70294	ñire	12	22 ± 12	58 ± 33	1.3 ± 0.6
Lag. Ceferino	4	-40.65609	-71.70485	ñire	12	60 ± 35	25 ± 32	1.1 ± 0.4
Lag. Ceferino	5	-40.65551	-71.70421	ñire	15	58 ± 28	5 ± 8	1.4 ± 0.1
Lag. Ceferino	6	-40.65499	-71.70308	ñire	15	28 ± 8	2 ± 4	1.2 ± 0.3
Lag. Ceferino	7	-40.65414	-71.70261	ñire	15	42 ± 27	52 ± 32	1.5 ± 0.4
Lag. Ceferino	8	-40.65292	-71.70314	ñire	15	17 ± 8	75 ± 27	1.4 ± 0.1
Cam. tronador	1	-41.3492	-71.66137	ñire	14	72 ± 26	4 ± 9	1.5 ± 0.1
Cam. tronador	2	-41.34828	-71.66282	ñire	14	48 ± 28	0 ± 0	1.5 ± 0.1
Cam. tronador	3	-41.34861	-71.66179	ñire	13	58 ± 34	0 ± 0	1.6 ± 0.1
Cam. tronador	4	-41.34802	-71.66347	ñire	13	75 ± 26	0 ± 0	1.5 ± 0.1
Cam. tronador	5	-41.34711	-71.66381	ñire	11	68 ± 27	0 ± 0	1.6 ± 0.2
Cam. tronador	6	-41.34946	-71.66153	ñire	11	40 ± 21	0 ± 0	1.2 ± 0.3
Cam. tronador	7	-41.34921	-71.65981	ñire	11	47 ± 21	0 ± 0	1.6 ± 0.1

Cam. tronador	8	-41.34895	-71.6577	ñire	11	63 ± 33	0 ± 0	1.3 ± 0.3
Lag. Verde	1	-41.36146	-71.50651	ñire	14	23 ± 16	62 ± 39	1.6 ± 0.4
Lag. Verde	2	-41.36153	-71.50503	ñire	14	62 ± 35	27 ± 23	1.6 ± 0.2
Lag. Verde	3	-41.36243	-71.50370	ñire	14	38 ± 19	2 ± 4	1.3 ± 0.1
Lag. Verde	4	-41.36383	-71.50330	ñire	14	38 ± 17	0 ± 0	1.4 ± 0.2
Lag. verde	5	-41.36319	-71.50297	ñire	9	42 ± 12	0 ± 0	1.4 ± 0.1
Lag. verde	6	-41.36316	-71.50335	ñire	9	50 ± 18	0 ± 0	1.3 ± 0.2
Lag. verde	7	-41.36187	-71.50405	ñire	9	40 ± 27	8 ± 16	1.4 ± 0.3
Lag. verde	8	-41.36189	-71.50569	ñire	9	50 ± 33	32 ± 29	1.5 ± 0.1
Chalhuaco	1	-41.23884	-71.28943	lenga	14	56 ± 39	34 ± 42	1.1 ± 0.3
Chalhuaco	2	-41.24058	-71.28815	lenga	14	20 ± 14	55 ± 25	1.1 ± 0.3
Chalhuaco	3	-41.24213	-71.28662	lenga	14	15 ± 11	53 ± 45	1.4 ± 0.2
Chalhuaco	4	-41.24777	-71.28332	lenga	14	10 ± 0	35 ± 47	1.2 ± 0.3
Chalhuaco	5	-41.23964	-71.28865	lenga	9	28 ± 22	15 ± 25	1.1 ± 0.2
Chalhuaco	6	-41.24153	-71.28741	lenga	9	23 ± 14	32 ± 26	1.3 ± 0.4
Chalhuaco	7	-41.24299	-71.28647	lenga	9	18 ± 31	60 ± 48	1.2 ± 0.4
Chalhuaco	8	-41.24850	-71.28245	lenga	9	23 ± 29	60 ± 43	1.3 ± 0.5
Cerro Lopez	1	-41.10047	-71.55169	lenga	20	24 ± 17	40 ± 55	1.3 ± 0.4
Cerro Lopez	2	-41.09913	-71.54997	lenga	20	48 ± 39	58 ± 47	1 ± 0.5
Cerro Lopez	3	-41.0975	-71.55004	lenga	20	40 ± 24	30 ± 44	0.9 ± 0.4
Cerro Lopez	4	-41.096	-71.54962	lenga	20	48 ± 34	0 ± 0	1.3 ± 0.4
Arelauquen	1	-41.15700	-71.38040	lenga	13	10 ± 13	62 ± 34	1.6 ± 0.2
Arelauquen	2	-41.15818	-71.38144	lenga	13	52 ± 38	2 ± 4	1.5 ± 0.1
Arelauquen	3	-41.15822	-71.38287	lenga	13	20 ± 19	82 ± 27	1.4 ± 0.3
Arelauquen	4	-41.15835	-71.38414	lenga	13	68 ± 31	32 ± 43	1.3 ± 0.3
Arelauquen	5	-41.15825	-71.38233	lenga	9	22 ± 20	73 ± 21	1.4 ± 0.2
Arelauquen	6	-41.15823	-71.38367	lenga	9	5 ± 12	93 ± 16	1.1 ± 0.3
Arelauquen	7	-41.15821	-71.38543	lenga	9	65 ± 30	5 ± 8	1.3 ± 0.3
Arelauquen	8	-41.15760	-71.38004	lenga	9	45 ± 31	18 ± 29	1.4 ± 0.1
Abuelo	1	-40.68246	-71.72013	coihue	12	65 ± 21	33 ± 29	1.4 ± 0.4
Abuelo	2	-40.68369	-71.72081	coihue	12	52 ± 26	46 ± 15	1.7 ± 0.1
Abuelo	3	-40.68519	-71.72142	coihue	12	53 ± 23	15 ± 16	1.5 ± 0.3
Abuelo	4	-40.68626	-71.72324	coihue	12	48 ± 29	25 ± 27	1.4 ± 0.1
Abuelo	5	-40.68312	-71.72051	coihue	15	67 ± 24	50 ± 21	1.4 ± 0.3
Abuelo	6	-40.68431	-71.72088	coihue	15	63 ± 30	22 ± 34	1.6 ± 0.2
Abuelo	7	-40.68565	-71.72185	coihue	15	33 ± 27	42 ± 39	1.7 ± 0.1
Abuelo	8	-40.68675	-71.72389	coihue	15	53 ± 39	43 ± 34	1.5 ± 0.1
Lag. Juventus	1	-41.3554	-71.52371	coihue	14	37 ± 27	67 ± 27	1.7 ± 0.2
Lag. Juventus	2	-41.35666	-71.52497	coihue	14	43 ± 23	42 ± 34	1.6 ± 0.2

Lag.									
Juventus	3	-41.35781	-71.52528	coihue	14	18 ± 8	52 ± 24	1.9 ± 0.4	
Lag.									
Juventus	4	-41.35938	-71.52477	coihue	14	58 ± 31	20 ± 30	1.4 ± 0.4	
Lag.									
Juventus	5	-41.35558	-71.52485	coihue	11	30 ± 33	57 ± 42	1.6 ± 0.1	
Lag.									
Juventus	6	-41.35699	-71.52484	coihue	11	7 ± 5	42 ± 24	1.7 ± 0.3	
Lag.									
Juventus	7	-41.35842	-71.52520	coihue	11	35 ± 26	47 ± 32	1.4 ± 0.2	
Lag.									
Juventus	8	-41.35988	-71.52444	coihue	11	58 ± 33	48 ± 41	1.4 ± 0.5	
Lag. verde	1	-41.35999	-71.50576	coihue	14	35 ± 21	65 ± 23	1.6 ± 0.1	
Lag. verde	2	-41.35976	-71.50761	coihue	14	28 ± 26	90 ± 9	1.6 ± 0.2	
Lag. verde	3	-41.35899	-71.50878	coihue	14	8 ± 4	76 ± 15	1.4 ± 0.5	
Lag. verde	4	-41.35804	-71.51033	coihue	14	46 ± 23	86 ± 15	1.5 ± 0.4	
Lag. verde	5	-41.36077	-71.50604	coihue	9	10 ± 6	58 ± 29	1.3 ± 0.2	
Lag. verde	6	-41.35997	-71.50713	coihue	9	8 ± 12	73 ± 20	1.5 ± 0.3	
Lag. verde	7	-41.35930	-71.50833	coihue	9	20 ± 32	68 ± 32	1.3 ± 0.2	
Lag. verde	8	-41.35843	-71.50964	coihue	9	20 ± 20	68 ± 34	1.2 ± 0.2	

## BIBLIOGRAFÍA

- 1995 ABELI, T., J. C. VAMOSI, & S. ORSENIGO. 2018. The importance of marginal population hotspots of  
 1996 cold-adapted species for research on climate change and conservation. *Journal of*  
 1997 *Biogeography* 45:977-985.
- 1998 AIZEN, M. A. 2003. Influences of animal pollination and seed dispersal on winter flowering in a  
 1999 temperate mistletoe. *Ecology* 84:2613-2627.
- 2000 AIZEN, M. A. 2005. Breeding system of *Tristerix corymbosus* (Loranthaceae), a winter-flowering  
 2001 mistletoe from the southern Andes. *Australian Journal of Botany* 53:357-361.
- 2002 AIZEN, M. A., & C. EZCURRA. 1998. High incidence of plant-animal mutualisms in the woody flora  
 2003 of the temperate forest of southern South America: biogeographical origin and present  
 2004 ecological significance. *Ecología Austral* 8:217-236.
- 2005 AIZEN, M. A., & C. EZCURRA. 2008. Do leaf margins of the temperate forest flora of southern South  
 2006 America reflect a warmer past? *Global Ecology and Biogeography* 17:164-174.
- 2007 AIZEN, M. A., D. P. VÁZQUEZ, & C. SMITH-RAMÍREZ. 2002. Historia natural y conservación de los  
 2008 mutualismos planta-animal del Bosque Templado de Sudamérica Austral. *Revista Chilena*  
 2009 *de Historia Natural* 75:79-97.
- 2010 ALTAMIRANO, T. A., et al. 2019. Elevation has contrasting effects on avian and mammalian nest  
 2011 traits in the Andean temperate mountains. *Austral Ecology* 44:691-701.
- 2012 ALTAMIRANO, T. A., F. HERNANDEZ, M. DE LA MAZA, & C. BONACIC. 2013. Güiña (*Leopardus*  
 2013 *guigna*) preys on cavity-nesting nestlings. *Revista Chilena de Historia Natural* 86:501-504.
- 2014 AMICO, G., & M. A. AIZEN. 2000. Mistletoe seed dispersal by a marsupial. *Nature* 408:929-930.
- 2015 AMICO, G. C. 2007. Dispersión del quintral (*Tristerix corymbosus*) por el Monito del Monte  
 2016 (*Dromiciops australis*). Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional del Comahue,  
 2017 Bariloche, Río Negro, Argentina.
- 2018 AMICO, G. C., & M. A. AIZEN. 2005. Dispersión de semillas por aves en un bosque templado de  
 2019 Sudamérica austral: ¿quién dispersa a quién? *Ecología Austral* 15:89-100.
- 2020 AMICO, G. C., M. A. RODRÍGUEZ-CABAL, & M. A. AIZEN. 2009. The potential key seed-dispersing  
 2021 role of the arboreal marsupial *Dromiciops gliroides*. *Acta Oecologica* 35:8-13.
- 2022 AMICO, G. C., M. A. RODRIGUEZ-CABAL, & M. A. AIZEN. 2011. Geographic variation in fruit colour  
 2023 is associated with contrasting seed disperser assemblages in a south-Andean mistletoe.  
 2024 *Ecography* 34:318-326.
- 2025 AMICO, G. C., Y. SASAL, R. VIDAL-RUSSELL, M. A. AIZEN, & J. M. MORALES. 2017. Consequences  
 2026 of disperser behaviour for seedling establishment of a mistletoe species. *Austral Ecology*  
 2027 42:900-907.
- 2028 ANDERSON, S. H., D. KELLY, J. J. LADLEY, S. MOLLOY, & J. TERRY. 2011. Cascading effects of bird  
 2029 functional extinction reduce pollination and plant density. *Science* 331:1068-1071.
- 2030 ARANA, M. D., et al. 2021. Esquema biogeográfico de la República Argentina. Fundación Miguel  
 2031 Lillo, Tucuman, Argentina.
- 2032 ARCESE, P., J. SMITH, & M. I. HATCH. 1996. Nest predation by cowbirds and its consequences for  
 2033 passerine demography. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 93:4608-4611.
- 2034 ARENA, M. E., E. GIORDANI, & S. RADICE. 2011. Flowering, fruiting and leaf and seed variability in  
 2035 *Berberis buxifolia*, a native Patagonian fruit species in Native species: identification,  
 2036 conservation and restoration. (L. Marin & D. Kovac, eds.). Nova Sciences Publishers, New  
 2037 York.

- 2038 ARMESTO, J. J., R. ROZZI, C. SMITH-RAMIREZ, & M. ARROYO. 1998. Conservation targets in South  
2039 American temperate forests. *Science* 282:1271-1272.
- 2040 ARMESTO, J. J., C. SMITH-RAMÍREZ, & C. SABAG. 1996. The importance of plant-bird mutualisms in  
2041 the temperate rainforest of southern South America. Pp. 248-265 in *High-latitude*  
2042 *rainforests and associated ecosystems of the west coast of the Americas*. Springer, New  
2043 York.
- 2044 BALAZOTE OLIVER, A. 2018. Efectos del comportamiento de dispersores en la dinámica de la  
2045 plantas: selección de hábitat y patrones de movimiento del Monito del Monte (*Dromiciops*  
2046 *gliroides*) y sus efectos en la dinámica poblacional de la planta parásita aérea *Tristerix*  
2047 *corymbosus* Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires.
- 2048 BALAZOTE OLIVER, A., G. C. AMICO, M. D. RIVAROLA, & J. M. MORALES. 2017. Population  
2049 dynamics of *Dromiciops gliroides* (Microbiotheriidae) in an austral temperate forest. *Journal*  
2050 *of Mammalogy* 98:1179-1184.
- 2051 BALKO, E. A., & B. H. UNDERWOOD. 2005. Effects of forest structure and composition on food  
2052 availability for *Varecia variegata* at Ranomafana National Park, Madagascar. *American*  
2053 *Journal of Primatology* 66:45-70.
- 2054 BARROS, O. G., & R. CINTRA. 2009. The effects of forest structure on occurrence and abundance of  
2055 three owl species (Aves: Strigidae) in the Central Amazon forest. *Zoologia (Curitiba)* 26:85-  
2056 96.
- 2057 BARROS, V. R., V. CORDÓN, C. MOYANO, R. MÉNDEZ, J. FORQUERA, & O. PIZZIO. 1983. Cartas de  
2058 precipitación de la zona oeste de las provincias de Río Negro y Neuquén, primera  
2059 contribución. Facultad de Ciencias Agrarias, Cinco Saltos, Neuquén, Argentina.
- 2060 BATEMAN, P., P. FLEMING, & A. WOLFE. 2017. A different kind of ecological modelling: the use of  
2061 clay model organisms to explore predator–prey interactions in vertebrates. *Journal of*  
2062 *Zoology* 301:251-262.
- 2063 BATES, D., M. MAECHLER, B. BOLKER, & S. WALKER. 2015. Fitting linear mixed-effects models  
2064 using lme4. *Journal of Statistical Software* 67:1-48.
- 2065 BAYNE, E. M., & K. A. HOBSON. 1999. Do Clay Eggs Attract Predators to Artificial Nests? *Journal*  
2066 *of Field Ornithology* 70:1-7.
- 2067 BECERRA SERIAL, R. M., & D. GRIGERA. 2005. Dinámica estacional del ensamble de aves de un  
2068 bosque norpatagónico de lenga (*Nothofagus pumilio*) y su relación con la disponibilidad de  
2069 sustratos de alimentación. *El Hornero* 20:131-139.
- 2070 BENSON, T. J., J. D. BROWN, & J. C. BEDNARZ. 2010. Identifying predators clarifies predictors of  
2071 nest success in a temperate passerine. *Journal of Animal Ecology* 79:225-234.
- 2072 BERRY, L., & A. LILL. 2003. Do predation rates on artificial nests accurately predict predation rates  
2073 on natural nests? The effects of nest type, egg type and nest-site characteristics. *Emu*  
2074 103:207-214.
- 2075 BLEICHER, S. S. 2017. The landscape of fear conceptual framework: definition and review of current  
2076 applications and misuses. *PeerJ* 5:e3772.
- 2077 BOLKER, B. 2012. Generalized linear models for disease ecologists  
2078 [http://ms.mcmaster.ca/~bolker/eeid/ecology/GLM\\_intro.pdf](http://ms.mcmaster.ca/~bolker/eeid/ecology/GLM_intro.pdf).
- 2079 BOTERO-DELGADILLO, E., et al. 2020. Range-wide genetic structure in the thorn-tailed rayadito  
2080 suggests limited gene flow towards peripheral populations. *Scientific Reports* 10:1-14.
- 2081 BOZINOVIC, F., G. RUIZ, & M. ROSENMAN. 2004. Energetics and torpor of a South American  
2082 “living fossil”, the microbiotheriid *Dromiciops gliroides*. *Journal of Comparative*  
2083 *Physiology B* 174:293-297.

- 2084 BRAWN, J. D., G. ANGEHR, N. DAVROS, W. D. ROBINSON, J. N. STYRSKY, & C. E. TARWATER. 2011.  
 2085 Sources of variation in the nesting success of understory tropical birds. *Journal of Avian*  
 2086 *Biology* 42:61-68.
- 2087 BRION, C., J. PUNTIERI, D. GRIGERA, & S. CALVELO. 1988. Flora de Puerto Blest y sus alrededores.  
 2088 Universidad Nacional del Comahue, Centro Regional Universitario Bariloche.
- 2089 BRO-JØRGENSEN, J. 2008. Dense habitats selecting for small body size: a comparative study on  
 2090 bovids. *Oikos* 117:729-737.
- 2091 BROWN, J. H., G. C. STEVENS, & D. M. KAUFMAN. 1996. The geographic range: size, shape,  
 2092 boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:597-623.
- 2093 BROWN, J. S., B. P. KOTLER, & A. BOUSKILA. 2001. Ecology of fear: foraging games between  
 2094 predators and prey with pulsed resources. *Annales Zoologici Fennici* 38:71-87.
- 2095 BUEHLER, R., L. BOSCO, R. ARLETTAZ, & A. JACOT. 2017. Nest site preferences of the Woodlark  
 2096 (*Lullula arborea*) and its association with artificial nest predation. *Acta Oecologica* 78:41-  
 2097 46.
- 2098 BULER, J. J., & R. B. HAMILTON. 2000. Predation of natural and artificial nests in a southern pine  
 2099 forest. *The Auk* 117:739-747.
- 2100 BURHANS, D. E., D. DEARBORN, F. R. THOMPSON III, & J. FAABORG. 2002. Factors affecting  
 2101 predation at songbird nests in old fields. *The Journal of Wildlife Management* 66:240-249.
- 2102 CÁCERES, N. C. 2002. Food habits and seed dispersal by the white-eared opossum, *Didelphis*  
 2103 *albiventris*, in southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 37:97-104.
- 2104 CACERES, N. C., & E. L. ARAUJO MONTEIRO-FILHO. 2000. The common opossum, *Didelphis aurita*,  
 2105 as a seed disperser of several plants in southern Brazil. *Ciência e Cultura* 52:41-44.
- 2106 CÁCERES, N. C., & E. L. D. A. MONTEIRO-FILHO. 2007. Germination in seed species ingested by  
 2107 opossums: implications for seed dispersal and forest conservation. *Brazilian Archives of*  
 2108 *Biology and technology* 50:921-928.
- 2109 CAIN III, J. W., M. L. MORRISON, & H. L. BOMBAY. 2003. Predator activity and nest success of  
 2110 willow flycatchers and yellow warblers. *The Journal of Wildlife Management* 67:600-610.
- 2111 CARAVAGGI, A., et al. 2018. Seasonal and predator-prey effects on circadian activity of free-ranging  
 2112 mammals revealed by camera traps. *PeerJ* 6:e5827.
- 2113 CELIS-DIEZ, J. L., et al. 2012. Population abundance, natural history, and habitat use by the arboreal  
 2114 marsupial *Dromiciops gliroides* in rural Chiloé Island, Chile. *Journal of Mammalogy*  
 2115 93:134-148.
- 2116 CHALFOUN, A. D., M. J. RATNASWAMY, & F. R. THOMPSON. 2002. Songbird nest predators in forest-  
 2117 pasture edge and forest interior in a fragmented landscape. *Ecological Applications* 12:858-  
 2118 867.
- 2119 CHIAVACCI, S. J., T. J. BENSON, & M. P. WARD. 2018. Linking landscape composition to predator-  
 2120 specific nest predation requires examining multiple landscape scales. *Journal of Applied*  
 2121 *Ecology* 55:2082-2092.
- 2122 CIECHANOWSKI, M., T. ZAJĄC, A. BILAS, & R. DUNAJSKI. 2007. Spatiotemporal variation in activity  
 2123 of bat species differing in hunting tactics: effects of weather, moonlight, food abundance,  
 2124 and structural clutter. *Canadian Journal of Zoology* 85:1249-1263.
- 2125 CLARK, J. S. 2005. Why environmental scientists are becoming Bayesians. *Ecology Letters* 8:2-14.
- 2126 CLARKE, J. A. 1983. Moonlight's influence on predator/prey interactions between short-eared owls  
 2127 (*Asio flammeus*) and deermice (*Peromyscus maniculatus*). *Behavioral Ecology and*  
 2128 *Sociobiology* 13:205-209.

- 2129 COLOMBELLI-NÉGREL, D., & S. KLEINDORFER. 2009. Nest height, nest concealment, and predator  
2130 type predict nest predation in superb fairy-wrens (*Malurus cyaneus*). *Ecological Research*  
2131 24:921-928.
- 2132 CONNOLLY, B. M., & J. L. ORROCK. 2018. Habitat-specific capture timing of deer mice (*Peromyscus*  
2133 *maniculatus*) suggests that predators structure temporal activity of prey. *Ethology* 124:105-  
2134 112.
- 2135 COPPEDGE, B. R., L. G. TALENT, & D. M. ENGLE. 2007. Effects of olfactory attributes and size of  
2136 egg on rates of predation of artificial ground nests in tallgrass prairie. *The Southwestern*  
2137 *Naturalist* 52:453-460.
- 2138 CORREA, M. N. 1984. *Flora Patagonica*. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Buenos  
2139 Aires, Argentina.
- 2140 CORTÉS, P. A., M. FRANCO, P. SABAT, S. A. QUIJANO, & R. F. NESPOLO. 2011. Bioenergetics and  
2141 intestinal phenotypic flexibility in the microbiotherid marsupial (*Dromiciops gliroides*) from  
2142 the temperate forest in South America. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A:*  
2143 *Molecular & Integrative Physiology* 160:117-124.
- 2144 COX, W. A., F. R. THOMPSON, & J. FAABORG. 2012. Landscape forest cover and edge effects on  
2145 songbird nest predation vary by nest predator. *Landscape Ecology* 27:659-669.
- 2146 D'ELÍA, G., N. HURTADO, & A. D'ANATRO. 2016. Alpha taxonomy of *Dromiciops*  
2147 (*Microbiotheriidae*) with the description of 2 new species of monito del monte. *Journal of*  
2148 *Mammalogy* 97:1136-1152.
- 2149 DAVISON, W. B., & E. BOLLINGER. 2000. Predation rates on real and artificial nests of grassland  
2150 birds. *The Auk* 117:147-153.
- 2151 DE LA PEÑA, M. 2013. *Nidos y reproducción de las aves argentinas*. Ediciones Biológica. Serie  
2152 *Naturaleza, Conservación y Sociedad* N° 8, Santa Fe, Argentina.
- 2153 DELIBES-MATEOS, M., F. DÍAZ-RUIZ, J. CARO, & P. FERRERAS. 2014. Activity patterns of the  
2154 vulnerable guiña (*Leopardus guigna*) and its main prey in the Valdivian rainforest of  
2155 southern Chile. *Mammalian Biology* 79:393-397.
- 2156 DEGRAAF, R., & T. MAIER. 1996. Effect of egg size on predation by white-footed mice. *The Wilson*  
2157 *Bulletin* 108:535-539.
- 2158 DENNIS, A. J. 2003. Scatter-hoarding by musky rat-kangaroos, *Hypsiprymnodon moschatus*, a  
2159 tropical rain-forest marsupial from Australia: implications for seed dispersal. *Journal of*  
2160 *Tropical Ecology* 19:619-627.
- 2161 DI VIRGILIO, A., G. C. AMICO, & J. M. MORALES. 2014. Behavioral traits of the arboreal marsupial  
2162 *Dromiciops gliroides* during *Tristerix corymbosus* fruiting season. *Journal of Mammalogy*  
2163 95:1189-1198.
- 2164 DIAZ-MARTIN, Z., V. SWAMY, J. TERBORGH, P. ALVAREZ-LOAYZA, & F. CORNEJO. 2014. Identifying  
2165 keystone plant resources in an Amazonian forest using a long-term fruit-fall record. *Journal*  
2166 *of Tropical Ecology* 30:291-301.
- 2167 DIETE, R. L., P. D. MEEK, C. R. DICKMAN, A. LISLE, & L. K.-P. LEUNG. 2017. Diel activity patterns  
2168 of northern Australian small mammals: variation, fixity, and plasticity. *Journal of*  
2169 *Mammalogy* 98:848-857.
- 2170 DIMITRI, M. J. 1974. *Pequeña flora ilustrada de los parques nacionales andino-patagónicos*.  
2171 Ministerio de Economía de la Nación, Buenos Aires, Argentina.
- 2172 DION, N., K. A. HOBSON, & S. LARIVIÈRE. 2000. Interactive effects of vegetation and predators on  
2173 the success of natural and simulated nests of grassland songbirds. *The Condor* 102:629-634.

- 2174 DONATI, G., et al. 2016. Ecological and anthropogenic correlates of activity patterns in *Eulemur*.  
 2175 International Journal of Primatology 37:29-46.
- 2176 ECHEVERRÍA, C., D. COOMES, J. SALAS, J. M. REY-BENAYAS, A. LARA, & A. NEWTON. 2006. Rapid  
 2177 deforestation and fragmentation of Chilean temperate forests. Biological conservation  
 2178 130:481-494.
- 2179 EGGERS, S., M. GRIESSER, T. ANDERSSON, & J. EKMAN. 2005. Nest predation and habitat change  
 2180 interact to influence Siberian jay numbers. Oikos 111:150-158.
- 2181 ELLISON, A. M., et al. 2005. Loss of foundation species: consequences for the structure and  
 2182 dynamics of forested ecosystems. Frontiers in Ecology and the Environment 3:479-486.
- 2183 FAABORG, J. 2004. Truly artificial nest studies. Conservation Biology 18:369-370.
- 2184 ESTES, J. A., & J. F. PALMISANO. 1974. Sea otters: their role in structuring nearshore communities.  
 2185 Science 185:1058-1060.
- 2186 FONTAINE, J. J., M. MARTEL, H. M. MARKLAND, A. M. NIKLISON, K. L. DECKER, & T. E. MARTIN.  
 2187 2007. Testing ecological and behavioral correlates of nest predation. Oikos 116:1887-1894.
- 2188 FONTÚRBEL, F. E., A. B. CANDIA, & C. BOTTO-MAHAN. 2014. Nocturnal activity patterns of the  
 2189 monito del monte (*Dromiciops gliroides*) in native and exotic habitats. Journal of  
 2190 Mammalogy 95:1199-1206.
- 2191 FONTÚRBEL, F. E., M. FRANCO, M. A. RODRÍGUEZ-CABAL, M. D. RIVAROLA, & G. C. AMICO. 2012.  
 2192 Ecological consistency across space: a synthesis of the ecological aspects of *Dromiciops*  
 2193 *gliroides* in Argentina and Chile. Naturwissenschaften 99:873-881.
- 2194 FONTURBEL, F., et al. 2022. The ecology and evolution of the Monito del monte, a relict species  
 2195 from the southern South America temperate forests. Ecology and Evolution 12:e8645.
- 2196 FONTÚRBEL, F. E., & J. JIMÉNEZ. 2011. Environmental and ecological architects: Guidelines for the  
 2197 Chilean temperate rainforest management derived from the monito del monte (*Dromiciops*  
 2198 *gliroides*) conservation. Revista Chilena de Historia Natural 84:203-211.
- 2199 FONTÚRBEL, F. E., & J. E. JIMÉNEZ. 2009. Underestimation of abundances of the monito del monte  
 2200 (*Dromiciops gliroides*) due to a sampling artifact. Journal of Mammalogy 90:1357-1362.
- 2201 FONTÚRBEL, F. E., J. I. ORELLANA, G. B. RODRÍGUEZ-GÓMEZ, C. A. TABILO, & G. J. CASTAÑO-  
 2202 VILLA. 2021. Habitat disturbance can alter forest understory bird activity patterns: A  
 2203 regional-scale assessment with camera-traps. Forest Ecology and Management 479:118618.
- 2204 FONTÚRBEL, F. E., D. A. SALAZAR, & R. MEDEL. 2017a. Increased resource availability prevents the  
 2205 disruption of key ecological interactions in disturbed habitats. Ecosphere 8:e01768.
- 2206 FONTÚRBEL, F. E., D. A. SALAZAR, & R. MEDEL. 2017b. Why mistletoes are more aggregated in  
 2207 disturbed forests? The role of differential host mortality. Forest Ecology and Management  
 2208 394:13-19.
- 2209 FONTÚRBEL, F. E., E. A. SILVA-RODRÍGUEZ, N. H. CÁRDENAS, & J. E. JIMÉNEZ. 2010. Spatial  
 2210 ecology of monito del monte (*Dromiciops gliroides*) in a fragmented landscape of southern  
 2211 Chile. Mammalian Biology 75:1-9.
- 2212 FRANCO, M., A. QUIJANO, & M. SOTO-GAMBOA. 2011. Communal nesting, activity patterns, and  
 2213 population characteristics in the near-threatened monito del monte, *Dromiciops gliroides*.  
 2214 Journal of Mammalogy 92:994-1004.
- 2215 FREY, S., J. T. FISHER, A. C. BURTON, & J. P. VOLPE. 2017. Investigating animal activity patterns  
 2216 and temporal niche partitioning using camera-trap data: challenges and opportunities.  
 2217 Remote Sensing in Ecology and Conservation 3:123-132.

- 2218 FRICKE, E. C., J. J. TEWKSBURY, E. M. WANDRAG, & H. S. ROGERS. 2017. Mutualistic strategies  
 2219 minimize coextinction in plant–disperser networks. *Proceedings of the Royal Society B:*  
 2220 *Biological Sciences* 284:20162302.
- 2221 FULTON, G. R., & H. A. FORD. 2003. Quail eggs, modelling clay eggs, imprints and small mammals  
 2222 in an Australian woodland. *Emu* 103:255-258.
- 2223 GARCÍA, D., M. A. RODRÍGUEZ-CABAL, & G. C. AMICO. 2009. Seed dispersal by a frugivorous  
 2224 marsupial shapes the spatial scale of a mistletoe population. *Journal of Ecology* 97:217-229.
- 2225 GAYNOR, K. M., J. S. BROWN, A. D. MIDDLETON, M. E. POWER, & J. S. BRASHARES. 2019.  
 2226 Landscapes of fear: spatial patterns of risk perception and response. *Trends in Ecology &*  
 2227 *Evolution* 34:355-368.
- 2228 GELMAN, A. 2006. Prior distributions for variance parameters in hierarchical models (comment on  
 2229 article by Browne and Draper). *Bayesian Analysis* 1:515-534.
- 2230 GELMAN, A., & J. HILL. 2006. *Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models.*  
 2231 Cambridge University Press, Cambridge, England.
- 2232 GIBBS, J. P. 1991. Avian nest predation in tropical wet forest: an experimental study. *Oikos* 60:155-  
 2233 161.
- 2234 GODOY-GÜINAO, J., I. A. DÍAZ, & J. L. CELIS-DIEZ. 2018. Confirmation of arboreal habits in  
 2235 *Dromiciops gliroides*: a key role in Chilean Temperate Rainforests. *Ecosphere* 9:e02424.
- 2236 GOIN, F. J., & M. A. ABELLO. 2013. South american metatherians from the begining of the neogene  
 2237 (early miocene, colhuehuapian land-mammal age). *Microbiotheria and polydolopimorphia.*  
 2238 *Ameghiniana* 50:51-78.
- 2239 GOIN, F. J., M. O. WOODBURNE, A. N. ZIMICZ, G. M. MARTIN, & L. CHORNOGUBSKY. 2016. South  
 2240 American living Metatherians: physiological ecology and constraints. Pp. 37-75 in *A brief*  
 2241 *history of South American Metatherians: evolutionary contexts and intercontinental*  
 2242 *dispersals.* Springer.
- 2243 GORINI, L., et al. 2012. Habitat heterogeneity and mammalian predator–prey interactions. *Mammal*  
 2244 *review* 42:55-77.
- 2245 GRIFFIN, P. C., S. C. GRIFFIN, C. WAROQUIERS, & L. S. MILLS. 2005. Mortality by moonlight:  
 2246 predation risk and the snowshoe hare. *Behavioral Ecology* 16:938-944.
- 2247 GRIGERA, D., & C. PAVIC. 2007. Ensambls de aves en un sitio quemado y en un sitio no alterado en  
 2248 un área forestal del noroeste de la Patagonia argentina. *Hornero* 22:29-37.
- 2249 GRIGERA, D., C. A. UBEDA, & S. CALI. 1994. Caracterización ecológica del ensamble de tretápodos  
 2250 del Parque y Reserva Nacional Nahuel Huapi, Argentina. *Revista Chilena de Historia*  
 2251 *Natural* 67:273-298.
- 2252 GUÉLAT, J., & M. KÉRY. 2018. Effects of spatial autocorrelation and imperfect detection on species  
 2253 distribution models. *Methods in Ecology and Evolution* 9:1614-1625.
- 2254 GUIDEN, P. W., & J. L. ORROCK. 2019. Invasive shrubs modify rodent activity timing, revealing a  
 2255 consistent behavioral rule governing diel activity. *Behavioral Ecology* 30:1069-1075.
- 2256 GUPPY, M., S. GUPPY, R. MARCHANT, D. PRIDDEL, N. CARLILE, & P. FULLAGAR. 2017. Nest  
 2257 predation of woodland birds in south-east Australia: importance of unexpected predators.  
 2258 *Emu-Austral Ornithology* 117:92-96.
- 2259 GUROVICH, Y., H. J. STANNARD, & J. M. OLD. 2015. The presence of the marsupial *Dromiciops*  
 2260 *gliroides* in Parque Nacional Los Alerces, Chubut, Southern Argentina, after the  
 2261 synchronous maturation and flowering of native bamboo and subsequent rodent irruption.  
 2262 *Revista chilena de historia natural* 88:1-12.

- 2263 HALLE, S., & N. C. STENSETH. 2012. Activity patterns in small mammals: an ecological approach.  
2264 Springer, Germany. 141.
- 2265 HALUPKA, K., & H. F. GREENEY. 2009. The influence of parental behavior on vulnerability to nest  
2266 predation in tropical thrushes of an Andean cloud forest. *Journal of Avian Biology* 40:658-  
2267 661.
- 2268 HAMPE, A., & R. J. PETIT. 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge  
2269 matters. *Ecology Letters* 8:461-467.
- 2270 HASKELL, D. G. 1995. Forest fragmentation and nest predation: Are experiments with Japanese  
2271 Quail eggs misleading? *The Auk* 112:767-770.
- 2272 HATCHWELL, B., A. F. RUSSELL, M. FOWLIE, & D. ROSS. 1999. Reproductive success and nest-site  
2273 selection in a cooperative breeder: effect of experience and a direct benefit of helping. *The*  
2274 *Auk* 116:355-363.
- 2275 HERSHKOVITZ, P. 1999. *Dromiciops gliroides* Thomas, 1894, last of the Microbiotheria  
2276 (Marsupialia), with a review of the family Microbiotheriidae. *Fieldiana Zoology* 93:1-60.
- 2277 HOLT, R. D. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities.  
2278 *Theoretical Population Biology* 12:197-229.
- 2279 HONORATO, M. T., T. A. ALTAMIRANO, J. T. IBARRA, M. DE LA MAZA, C. BONACIC, & K. MARTIN.  
2280 2016. Composición y preferencia de materiales en nidos de vertebrados nidificadores de  
2281 cavidades en el bosque templado andino de Chile. *Bosque* 37:485-492.
- 2282 HOTHORN, T., et al. 2016. Package ‘multcomp’. Simultaneous inference in general parametric  
2283 models. Project for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- 2284 IBARRA, J. T., T. A. ALTAMIRANO, A. VERMEHREN, F. H. VARGAS, & K. MARTIN. 2017.  
2285 Observations of a tree-cavity nest of the Rufous-legged Owl and predation of an Owl  
2286 nestling by a *Chimango caracara* in Andean temperate forests. *Journal of Raptor Research*  
2287 51:85-89.
- 2288 IKEDA, T., et al. 2016. Seasonal and diel activity patterns of eight sympatric mammals in northern  
2289 Japan revealed by an intensive camera-trap survey. *PloS one* 11:e0163602.
- 2290 JARA, R. F., et al. 2019. Breeding strategies of open-cup-nesting birds in sub-Antarctic forests of  
2291 Navarino Island, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 92:2-11.
- 2292 JEDLIKOWSKI, J., P. CHIBOWSKI, T. KARASEK, & M. BRAMBILLA. 2016. Multi-scale habitat selection  
2293 in highly territorial bird species: exploring the contribution of nest, territory and landscape  
2294 levels to site choice in breeding rallids (Aves: Rallidae). *Acta Oecologica* 73:10-20.
- 2295 JENSEN, S. P., S. J. GRAY, & J. L. HURST. 2005. Excluding neighbours from territories: effects of  
2296 habitat structure and resource distribution. *Animal Behaviour* 69:785-795.
- 2297 JENSEN, S. P., & P. HONESS. 1995. The influence of moonlight on vegetation height preference and  
2298 trappability of small mammals. *Mammalia* 59:35-42.
- 2299 JIMENEZ, J., & R. RAGEOT. 1979. Notas sobre la biología del monito del monte (*Dromiciops*  
2300 *australis* Philippi 1893). *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* 12:83-88.
- 2301 JIMÉNEZ, J., C. SMITH-RAMÍREZ, J. ARMESTO, & C. VALDOVINOS. 2005. Monito de monte  
2302 (*Dromiciops gliroides*), fósil viviente y único marsupial gondwánico del orden  
2303 Microbiotheridae. *Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile.*  
2304 Editorial Universitaria, Santiago de Chile:541-543.
- 2305 JOBBÁGY, E. G., J. M. PARUELO, & R. J. LEÓN. 1995. Estimación del régimen de precipitación a  
2306 partir de la distancia a la cordillera en el noroeste de la Patagonia. *Ecología Austral* 5:47-53.

- 2307 KAISER-BUNBURY, C. N., S. MUFF, J. MEMMOTT, C. B. MÜLLER, & A. CAFLISCH. 2010. The  
 2308 robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: a quantitative  
 2309 approach incorporating pollinator behaviour. *Ecology Letters* 13:442-452.
- 2310 KELLY, J. K., K. A. SCHMIDT, & R. S. OSTFELD. 2017. Not all nesting guild members are alike: nest  
 2311 predators and conspecific abundance differentially influence nest survival in the ground-  
 2312 nesting Ovenbird (*Seiurus aurocapilla*) and Veery (*Catharus fuscescens*). *The Wilson*  
 2313 *Journal of Ornithology* 129:112-121.
- 2314 KEYSER, A. J., G. E. HILL, & E. C. SOEHREN. 1998. Effects of forest fragment size, nest density, and  
 2315 proximity to edge on the risk of predation to ground-nesting passerine birds. *Conservation*  
 2316 *Biology* 12:986-994.
- 2317 KING, D. I., R. M. DEGRAAF, C. R. GRIFFIN, & T. J. MAIER. 1999. Do Predation Rates on Artificial  
 2318 Nests Accurately Reflect Predation Rates on Natural Bird Nests? *Journal of Field*  
 2319 *Ornithology* 70:257-262.
- 2320 KITZBERGER, T. 2012. Ecotones as complex arenas of disturbance, climate, and human impacts: the  
 2321 trans-Andean forest-steppe ecotone of northern Patagonia. Pp. 59-88 in *Ecotones between*  
 2322 *forest and grassland* (R. W. Myster, ed.). Springer, New York.
- 2323 KLEINDORFER, S., B. FESSL, & H. HOI. 2003. The role of nest site cover for parental nest defence  
 2324 and fledging success in two Acrocephalus warblers. *Avian Science* 3:21-30.
- 2325 KLEINDORFER, S., B. FESSL, & H. HOI. 2005. Avian nest defence behaviour: assessment in relation  
 2326 to predator distance and type, and nest height. *Animal Behaviour* 69:307-313.
- 2327 KNEITEL, J. M., & J. M. CHASE. 2004. Disturbance, predator, and resource interactions alter  
 2328 container community composition. *Ecology* 85:2088-2093.
- 2329 KOTLER, B. P., J. BROWN, S. MUKHERJEE, O. BERGER-TAL, & A. BOUSKILA. 2010. Moonlight  
 2330 avoidance in gerbils reveals a sophisticated interplay among time allocation, vigilance and  
 2331 state-dependent foraging. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*  
 2332 277:1469-1474.
- 2333 LARA, A., C. DONOSO, & J. C. ARAVENA. 1996. La conservación del bosque nativo en Chile:  
 2334 Problemas y desafíos. Pp. 335-362 in *Ecología de los bosques nativos de Chile* (J. J.  
 2335 Armesto, C. Villagrán & M. K. Arroyo, eds.). Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- 2336 LARA, A., et al. 2000. Vegetación de la Eco-región de los Bosques Valdivianos. Escala 1: 500.000.  
 2337 Informe Final Proyecto Binacional Chile-Argentina, UACH-INTA-APN-FVSA. Boletín  
 2338 Técnico, Fundación Vida Silvestre Argentina 51:1-29.
- 2339 LAUNDRÉ, J. W., L. HERNÁNDEZ, & K. B. ALTENDORF. 2001. Wolves, elk, and bison: reestablishing  
 2340 the "landscape of fear" in Yellowstone National Park, USA. *Canadian Journal of Zoology*  
 2341 79:1401-1409.
- 2342 LEDIUK, K. D., M. A. DAMASCOS, J. G. PUNTERI, & M. SVRIZ. 2014. Differences in phenology and  
 2343 fruit characteristic between invasive and native woody species favor exotic species  
 2344 invasiveness. *Plant ecology* 215:1455-1467.
- 2345 LESICA, P., & F. W. ALLENDORF. 1995. When are peripheral populations valuable for conservation?  
 2346 *Conservation Biology* 9:753-760.
- 2347 LESSA, L. G., L. GEISE, & F. N. COSTA. 2013. Effects of gut passage on the germination of seeds  
 2348 ingested by didelphid marsupials in a neotropical savanna. *Acta Botanica Brasilica* 27:519-  
 2349 525.
- 2350 LI, X., W. V. BLEISCH, & X. JIANG. 2018. Using large spatial scale camera trap data and hierarchical  
 2351 occupancy models to evaluate species richness and occupancy of rare and elusive wildlife  
 2352 communities in southwest China. *Diversity and Distributions* 24:1560-1572.

- 2353 LIMA, S. L. 2009. Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the  
2354 risk of predation. *Biological Reviews* 84:485-513.
- 2355 LINDELL, C. 2000. Egg type influences predation rates in artificial nest experiment. *Journal of Field*  
2356 *Ornithology* 71:16-21.
- 2357 LOBOS, G., A. CHARRIER, G. CARRASCO, & R. PALMA. 2005. Presence of *Dromiciops gliroides*  
2358 (Microbiotheria: Microbiotheriidae) in the deciduous forests of central Chile. *Mammalian*  
2359 *Biology* 6:376-380.
- 2360 MAIER, T. J., & R. M. DEGRAAF. 2000. Predation on Japanese Quail vs. House Sparrow eggs in  
2361 artificial nests: small eggs reveal small predators. *The Condor* 102:325-332.
- 2362 MAIER, T. J., & R. M. DEGRAAF. 2001. Differences in depredation by small predators limit the use  
2363 of plasticine and zebra finch eggs in artificial-nest studies. *The Condor* 103:180-183.
- 2364 MAJOR, R. E. 1990. The effect of human observers on the intensity of nest predation. *Ibis* 132:608-  
2365 612.
- 2366 MAJOR, R. E., & C. E. KENDAL. 1996. The contribution of artificial nest experiments to  
2367 understanding avian reproductive success: a review of methods and conclusions. *Ibis*  
2368 138:298-307.
- 2369 MARINI, M. Â. 1997. Predation-mediated bird nest diversity: an experimental test. *Canadian Journal*  
2370 *of Zoology* 75:317-323.
- 2371 MARTIN-ALBARRACIN, V. L., M. A. NUÑEZ, & G. C. AMICO. 2018. Non-redundancy in seed  
2372 dispersal and germination by native and introduced frugivorous birds: implications of  
2373 invasive bird impact on native plant communities. *Biodiversity and Conservation* 27:3793-  
2374 3806.
- 2375 MARTIN, G. 2019a. *Dromiciops gliroides*. Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina  
2376 según su riesgo de extinciónin Lista Roja de los mamíferos de Argentina.
- 2377 MARTIN, G., D. FLORES, & P. TETA. 2015. *Dromiciops gliroides*. The IUCN Red List of Threatened  
2378 Species
- 2379 MARTIN, G. M. 2010. Geographic distribution and historical occurrence of *Dromiciops gliroides*  
2380 Thomas (Metatheria: Microbiotheria). *Journal of Mammalogy* 91:1025-1035.
- 2381 MARTIN, G. M. 2018. Variability and variation in *Dromiciops* Thomas, 1894 (Marsupialia,  
2382 Microbiotheria, Microbiotheriidae). *Journal of Mammalogy* 99:159-173.
- 2383 MARTIN, G. M. 2019b. The palmar and plantar anatomy of *Dromiciops gliroides* Thomas, 1894  
2384 (Marsupialia, Microbiotheria) and its relationship to Australian marsupials. *Journal of*  
2385 *Mammalian Evolution* 26:51-60.
- 2386 MARTIN, J. L., & M. JORON. 2003. Nest predation in forest birds: influence of predator type and  
2387 predator's habitat quality. *Oikos* 102:641-653.
- 2388 MARTIN, T. E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of*  
2389 *Ecology and Systematics* 18:453-487.
- 2390 MARTIN, T. E. 1988. Processes organizing open-nesting bird assemblages: competition or nest  
2391 predation? *Evolutionary Ecology* 2:37-50.
- 2392 MARTIN, T. E. 1993a. Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the  
2393 dogmas. *The American Naturalist* 141:897-913.
- 2394 MARTIN, T. E. 1993b. Nest predation and nest sites. *BioScience* 43:523-532.
- 2395 MARTIN, T. E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food.  
2396 *Ecological monographs* 65:101-127.
- 2397 MARTIN, T. E., & J. CLOBERT. 1996. Nest predation and avian life-history evolution in Europe  
2398 versus North America: a possible role of humans? *The American Naturalist* 147:1028-1046.

- 2399 MARTIN, T. E., et al. 2011. Growth rate variation among passerine species in tropical and temperate  
2400 sites: an antagonistic interaction between parental food provisioning and nest predation risk.  
2401 Evolution 65:1607-1622.
- 2402 MARTIN, T. E., P. MARTIN, C. OLSON, B. HEIDINGER, & J. FONTAINE. 2000a. Parental care and  
2403 clutch sizes in North and South American birds. Science 287:1482-1485.
- 2404 MARTIN, T. E., J. SCOTT, & C. MENGE. 2000b. Nest predation increases with parental activity:  
2405 separating nest site and parental activity effects. Proceedings of the Royal Society of  
2406 London B: Biological Sciences 267:2287-2293.
- 2407 MARTÍNEZ, D., & F. JAKSIC. 1997. Selective predation on scansorial and arboreal mammals by  
2408 Rufous-legged Owls (*Strix rufipes*) in southern Chilean rainforest. Journal of Raptor  
2409 Research 31:370-375.
- 2410 MATYSIOKOVÁ, B., & V. REMEŠ. 2022. Stronger negative species interactions in the tropics  
2411 supported by a global analysis of nest predation in songbirds. Journal of Biogeography  
2412 49:511-522.
- 2413 MCNAIR, J. N., A. SUNKARA, & D. FROBISH. 2012. How to analyse seed germination data using  
2414 statistical time-to-event analysis: non-parametric and semi-parametric methods. Seed  
2415 Science Research 22:77-95.
- 2416 MEJÍAS, C., et al. 2021. Natural history of the relict marsupial Monito del Monte at the most  
2417 extreme altitudinal and latitudinal location. Ecosphere 12:e03577.
- 2418 MELLO, M. A. R., et al. 2015. Keystone species in seed dispersal networks are mainly determined by  
2419 dietary specialization. Oikos 124:1031-1039.
- 2420 MENEZES, J. C., & M. Â. MARINI. 2017. Predators of bird nests in the Neotropics: a review. Journal  
2421 of Field Ornithology 88:99-114.
- 2422 MERMOZ, M., & C. MARTIN. 1987. Mapa de vegetación del parque y la Reserva Nacional Nahuel  
2423 Huapi. Administración de Parques Nacionales. Delegación Regional Patagonia. Secretaría  
2424 de Ciencia y Técnica de la Nación. Buenos Aires.
- 2425 MESERVE, P. L., D. A. KELT, & D. R. MARTINEZ. 1991. Geographical ecology of small mammals in  
2426 continental Chile Chico, South America. Journal of Biogeography 18:179-187.
- 2427 MEZQUIDA, E. T., & L. MARONE. 2002. Microhabitat structure and avian nest predation risk in an  
2428 open Argentinean woodland: an experimental study. Acta Oecologica 23:313-320.
- 2429 MEZQUIDA, E. T., & L. MARONE. 2003. Are results of artificial nest experiments a valid indicator of  
2430 success of natural nests? The Wilson Bulletin 115:270-276.
- 2431 MILLS, L. S., M. E. SOULÉ, & D. F. DOAK. 1993. The keystone-species concept in ecology and  
2432 conservation. BioScience 43:219-224.
- 2433 MITCHELL, K. J., et al. 2014. Molecular phylogeny, biogeography, and habitat preference evolution  
2434 of marsupials. Molecular Biology and Evolution 31:2322-2330.
- 2435 MONADJEM, A. 1999. Geographic distribution patterns of small mammals in Swaziland in relation  
2436 to abiotic factors and human land-use activity. Biodiversity & Conservation 8:223-237.
- 2437 MONTEVECCHI, W. A. 1976. Egg size and the egg predatory behaviour of crows. Behaviour 57:307-  
2438 320.
- 2439 MOORE, R. P., & W. D. ROBINSON. 2004. Artificial bird nests, external validity, and bias in  
2440 ecological field studies. Ecology 85:1562-1567.
- 2441 MORA, J. P., & M. SOTO-GAMBOA. 2011. Legítima dispersión de semillas *Ugni molinae* Turcz.  
2442 (Myrtaceae), por monito del monte, *Dromiciops gliroides*. Gayana Botánica 68:309-312.
- 2443 MORRONE, J. J. 2015. Biogeographical regionalisation of the Andean region. Zootaxa 3936:207-  
2444 236.

- 2445 MULUNGU, L. S., R. H. MAKUNDI, A. W. MASSAWE, R. S. MACHANG'U, & N. E. MBIJE. 2008.  
 2446 Diversity and distribution of rodent and shrew species associated with variations in altitude  
 2447 on Mount Kilimanjaro, Tanzania. *Mammalia* 72:178-185.
- 2448 MUÑOZ-PEDREROS, A., B. K. LANG, M. BRETOS, & P. L. MESERVE. 2005. Reproduction and  
 2449 development of *Dromiciops gliroides* (Marsupialia: Microbiotheriidae) in temperate  
 2450 rainforests of southern Chile. *Gayana* 69:225-233.
- 2451 MURPHY, M. T., M. J. GARKAKLIS, & G. E. S. J. HARDY. 2005. Seed caching by woylies *Bettongia*  
 2452 *penicillata* can increase sandalwood *Santalum spicatum* regeneration in Western Australia.  
 2453 *Austral Ecology* 30:747-755.
- 2454 NESPOLO, R., et al. 2020. A mesocosm experiment in ecological physiology: adaptive modulation of  
 2455 energy budget in a hibernating marsupial under chronic caloric restriction. bioRxiv.
- 2456 NESPOLO, R. F., et al. 2018. A functional transcriptomic analysis in the relict marsupial *Dromiciops*  
 2457 *gliroides* reveals adaptive regulation of protective functions during hibernation. *Molecular*  
 2458 *ecology* 27:4489-4500.
- 2459 NESPOLO, R. F., et al. 2021. Non-Conventional Mammal Species in Marsupials (Metatheria) and  
 2460 Placentals (Eutheria) especies Issues in Toxicology (M. L. Larramendy & G. E. Liwszyc,  
 2461 eds.). The Royal Society of Chemistry, Cambridge UK.
- 2462 NESPOLO, R. F., C. VERDUGO, P. A. CORTÉS, & L. D. BACIGALUPE. 2010. Bioenergetics of torpor in  
 2463 the microbiotherid marsupial, monito del monte (*Dromiciops gliroides*): the role of  
 2464 temperature and food availability. *Journal of Comparative Physiology B* 180:767-773.
- 2465 NILSSON, M. A., et al. 2010. Tracking marsupial evolution using archaic genomic retroposon  
 2466 insertions. *PLoS Biol* 8:e1000436.
- 2467 NORRIS, D., F. MICHALSKI, & C. A. PERES. 2010. Habitat patch size modulates terrestrial mammal  
 2468 activity patterns in Amazonian forest fragments. *Journal of Mammalogy* 91:551-560.
- 2469 NUNES, F. L., F. RIGAL, S. F. DUBOIS, & F. VIARD. 2021. Looking for diversity in all the right  
 2470 places? Genetic diversity is highest in peripheral populations of the reef-building polychaete  
 2471 *Sabellaria alveolata*. *Marine Biology* 168:1-16.
- 2472 O'BRIEN, T. G., M. F. KINNAIRD, & H. T. WIBISONO. 2003. Crouching tigers, hidden prey: Sumatran  
 2473 tiger and prey populations in a tropical forest landscape. *Animal Conservation* 6:131-139.
- 2474 ODA, E., G. B. RODRÍGUEZ-GÓMEZ, F. FONTÚRBEL, M. SOTO-GAMBOA, & R. NESPOLO. 2020.  
 2475 Southernmost records of *Dromiciops gliroides*: extending its distribution beyond the  
 2476 Valdivian rainforest. *Gayana* 83:145-149.
- 2477 ODA, E., G. B. RODRÍGUEZ GÓMEZ, F. E. FONTÚRBEL, M. SOTO-GAMBOA, & R. F. NESPOLO. 2019.  
 2478 Southernmost records of *Dromiciops gliroides*: extending its distribution beyond the  
 2479 Valdivian rainforest. *Gayana* 83:145-149.
- 2480 OJEDA, V., & H. PASTORE. 2016. Vertebrados de Valor Especial del Parque Nacional Nahuel Huapi.  
 2481 *Macroscofia* 5:7-13.
- 2482 OLIVEIRA, C. W. D. S., G. P. ALMEIDA, L. V. D. PAIVA, & L. F. FRANÇA. 2013. Predation on artificial  
 2483 nests in open habitats of central Brazil: effects of time and egg size. *Biota Neotropica*  
 2484 13:142-146.
- 2485 ORROCK, J. L., B. J. DANIELSON, & R. J. BRINKERHOFF. 2004. Rodent foraging is affected by  
 2486 indirect, but not by direct, cues of predation risk. *Behavioral Ecology* 15:433-437.
- 2487 OTAVO, S., & C. ECHEVERRÍA. 2017. Fragmentación progresiva y pérdida de hábitat de bosques  
 2488 naturales en uno de los hotspot mundiales de biodiversidad. *Revista Mexicana de*  
 2489 *Biodiversidad* 88:924-935.

- 2490 PAGON, N., S. GRIGNOLIO, A. PIPIA, P. BONGI, C. BERTOLUCCI, & M. APOLLONIO. 2013. Seasonal  
2491 variation of activity patterns in roe deer in a temperate forested area. *Chronobiology*  
2492 *International* 30:772-785.
- 2493 PAINE, R. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* 100:65-75.
- 2494 PAINE, R. T. 1969. A note on trophic complexity and community stability. *The American Naturalist*  
2495 103:91-93.
- 2496 PARRA, C. R. C., & L. G. TORRES-FUENTES. 2021. Presencia de *Dromiciops* (Microbiotheriidae) en  
2497 un remanente de bosque esclerófilo mediterráneo del Santuario de la Naturaleza Península  
2498 de Hualpén, Chile. *Gayana* 85:146-152.
- 2499 PATON, P. W. 1994. The effect of edge on avian nest success: How strong is the evidence?  
2500 *Conservation Biology* 8:17-26.
- 2501 PATTERSON, B. D., P. L. MESERVE, & B. K. LANG. 1990. Quantitative habitat associations of small  
2502 mammals along an elevational transect in temperate rainforests of Chile. *Journal of*  
2503 *Mammalogy* 71:620-633.
- 2504 PEARSON, O. 1995. Annotated keys for identifying small mammals living in or near Nahuel Huapi  
2505 National Park, southern Argentina. *Journal of Neotropical Mammalogy* 2:99-148.
- 2506 PICMAN, J., M. L. MILKS, & M. LEPTICH. 1993. Patterns of predation on passerine nests in marshes:  
2507 effects of water depth and distance from edge. *The Auk* 110:89-94.
- 2508 PINHEIRO, P. S., F. M. CARVALHO, F. A. FERNANDEZ, & J. L. NESSIMIAN. 2002. Diet of the marsupial  
2509 *Micoureus demerarae* in small fragments of Atlantic Forest in southeastern Brazil. *Studies*  
2510 *on Neotropical Fauna and Environment* 37:213-218.
- 2511 PLUMMER, M. 2003. JAGS: A program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs  
2512 sampling, Pp. 1-10 in *Proceedings of the 3rd international workshop on distributed*  
2513 *statistical computing*. Vienna, Austria.
- 2514 PRESTI, P. M., G. C. AMICO, S. P. BRAVO, & V. R. CUETO. 2018. Demography of the Neotropical  
2515 austral migrant *Elaenia albiceps chilensis* (Tyrannidae) on its breeding grounds: climate and  
2516 food offer effects. *Revista Brasileira de Ornitologia* 26:240-250.
- 2517 PRUGH, L. R., & C. D. GOLDEN. 2014. Does moonlight increase predation risk? Meta-analysis  
2518 reveals divergent responses of nocturnal mammals to lunar cycles. *Journal of Animal*  
2519 *Ecology* 83:504-514.
- 2520 PURGER, J., K. KURUCZ, S. CSUKA, & P. BATÁRY. 2012. Do different plasticine eggs in artificial  
2521 ground nests influence nest survival? *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*  
2522 58:369-378.
- 2523 QUIJANO, A. 2008. Uso y selección del hábitat del monito del monte, *Dromiciops gliroides* Thomas,  
2524 1894, en el bosque experimental San Martín, centro-sur de Chile. Tesis doctoral,  
2525 Universidad Austral de Chile.
- 2526 QUINTERO-GALVIS, J. F., et al. 2021. The Biogeography of *Dromiciops* in Southern South America:  
2527 middle Miocene transgressions, speciation and associations with *Nothofagus*. *Molecular*  
2528 *Phylogenetics and Evolution* 163:107234.
- 2529 QUINTERO-GALVIS, J., P. SAENZ-AGUDELO, G. C. AMICO, M. S. VAZQUEZ, A. SHAFER, & R.  
2530 NESPOLO. 2022. Genomic diversity and Demographic History of the *Dromiciops* genus  
2531 (Marsupialia: Microbiotheriidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 168:107405.
- 2532 R CORE TEAM. 2019. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for  
2533 Statistical Computing, Vienna, Austria.
- 2534 RALPH, C. J. 1985. Habitat association patterns of forest and steppe birds of northern Patagonia,  
2535 Argentina. *Condor* 87:471-483.

- 2536 RAMOS, D. L., M. A. PIZO, M. C. RIBEIRO, R. S. CRUZ, J. M. MORALES, & O. OVASKAINEN. 2020.  
 2537 Forest and connectivity loss drive changes in movement behavior of bird species. *Ecography*  
 2538 43:1203-1214.
- 2539 RANDLER, C., & N. KALB. 2018. Distance and size matters: A comparison of six wildlife camera  
 2540 traps and their usefulness for wild birds. *Ecology and Evolution* 8:7151-7163.
- 2541 RANGEL-SALAZAR, J. L., K. MARTIN, P. MARSHALL, & R. W. ELNER. 2008. Influence of habitat  
 2542 variation, nest-site selection, and parental behavior on breeding success of Ruddy-capped  
 2543 Nightingale Thrushes (*Catharus frantzii*) in Chiapas, Mexico. *The Auk* 125:358-367.
- 2544 RANGEN, S. A., R. G. CLARK, & K. A. HOBSON. 1999. Influence of nest-site vegetation and predator  
 2545 community on the success of artificial songbird nests. *Canadian Journal of Zoology*  
 2546 77:1676-1681.
- 2547 REIDY, J. L., & F. R. THOMPSON III. 2012. Predatory identity can explain nest predation patterns. Pp.  
 2548 135-148 in *Video surveillance of nesting birds*. *Studies in Avian Biology* (C. A. Ribic, F.  
 2549 R. T. III & P. J. Pietz, eds.). University of California Press, Berkeley, CA.
- 2550 REMEŠ, V. 2005. Birds and rodents destroy different nests: a study of Blackcap *Sylvia atricapilla*  
 2551 using the removal of nest concealment. *Ibis* 147:213-216.
- 2552 RIBEIRO-SILVA, L., et al. 2018. Testing camera traps as a potential tool for detecting nest predation  
 2553 of birds in a tropical rainforest environment. *Zoologia* 35:e14678.
- 2554 RICKLEFS, R. E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to*  
 2555 *Zoology* 9:1-48.
- 2556 RINGELMAN, K. M. 2014. Predator foraging behavior and patterns of avian nest success: What can  
 2557 we learn from an agent-based model? *Ecological Modelling* 272:141-149.
- 2558 RIPPLE, W. J., E. J. LARSEN, R. A. RENKIN, & D. W. SMITH. 2001. Trophic cascades among wolves,  
 2559 elk and aspen on Yellowstone National Park's northern range. *Biological Conservation*  
 2560 102:227-234.
- 2561 ROBINSON, S. K., F. R. THOMPSON III, T. M. DONOVAN, D. R. WHITEHEAD, & J. FAABORG. 1995.  
 2562 Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science* 267:1987-  
 2563 1990.
- 2564 RODEWALD, A. D. 2002. Nest predation in forested regions: landscape and edge effects. *The Journal*  
 2565 *of Wildlife Management*:634-640.
- 2566 RODRÍGUEZ-CABAL, M. A., M. A. AIZEN, & A. J. NOVARO. 2007. Habitat fragmentation disrupts a  
 2567 plant-disperser mutualism in the temperate forest of South America. *Biological*  
 2568 *Conservation* 139:195-202.
- 2569 RODRÍGUEZ-CABAL, M. A., G. C. AMICO, A. J. NOVARO, & M. A. AIZEN. 2008. Population  
 2570 characteristics of *Dromiciops gliroides* (Philippi, 1893), an endemic marsupial of the  
 2571 temperate forest of Patagonia. *Mammalian Biology* 73:74-76.
- 2572 RODRIGUEZ-CABAL, M. A., M. N. BARRIOS-GARCIA, G. C. AMICO, M. A. AIZEN, & N. J. SANDERS.  
 2573 2013. Node-by-node disassembly of a mutualistic interaction web driven by species  
 2574 introductions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110:16503-16507.
- 2575 RODRIGUEZ-CABAL, M. A., et al. 2019. Non-native ungulates indirectly impact foliar arthropods but  
 2576 not soil function. *Biological Invasions* 21:3077-3084.
- 2577 RODRIGUEZ-CABAL, M. A., & L. C. BRANCH. 2011. Influence of habitat factors on the distribution  
 2578 and abundance of a marsupial seed disperser. *Journal of Mammalogy* 92:1245-1252.
- 2579 RODRÍGUEZ-GÓMEZ, G. B. & F. E. FONTÚRBEL. 2020. Regional-scale variation on *Dromiciops*  
 2580 *gliroides* occurrence, abundance, and activity patterns along a habitat disturbance gradient.  
 2581 *Journal of Mammalogy* 101:733-741.

2582 RODRIGUEZ-CABAL, M. A., M. A. NUNEZ, & A. S. MARTINEZ. 2008. Quantity versus quality:  
2583        endemism and protected areas in the temperate forest of South America. *Austral Ecology*  
2584        33:730-736.

2585 ROPER, J. J. 1992. Nest predation experiments with quail eggs: Too much to swallow? *Oikos*  
2586        65:528-530.

2587 ROYLE, J. A. 2005. Site occupancy models with heterogeneous detection probabilities. *Biometrics*  
2588        62:97-102.

2589 ROZZI, R., D. MARTÍNEZ, M. F. WILLSON, & C. SABAG. 1996. Avifauna de los bosques templados de  
2590        Sudamérica. Pp. 135-152 in *Ecología de los bosques nativos de Chile* (J. J. Armesto, C.  
2591        Villagrán & M. T. Kalin, eds.). Editorial Universitaria, Santiago, Chile.

2592 RUDNICKY, T. C., & M. L. HUNTER. 1993. Avian nest predation in clearcuts, forests, and edges in a  
2593        forest-dominated landscape. *The Journal of Wildlife Management*:358-364.

2594 SALAZAR, D. A., & F. E. FONTURBEL. 2016. Beyond habitat structure: landscape heterogeneity  
2595        explains the monito del monte (*Dromiciops gliroides*) occurrence and behavior at habitats  
2596        dominated by exotic trees. *Integrative Zoology* 11:413-421.

2597 SANTOS, M., L. ALENCAR, & E. GUILHERME. 2022. Black Manakin (*Xenopipo atronitens*) as a  
2598        keystone species for seed dispersal in a white-sand vegetation enclave in Southwest  
2599        Amazonia. *Community Ecology*:1-8.

2600 SASAL, Y., G. C. AMICO, & J. M. MORALES. 2021. Host spatial structure and disperser activity  
2601        determine mistletoe infection patterns. *Oikos* 130:440-452.

2602 SCHMIDT, K. A., R. S. OSTFELD, & K. N. SMYTH. 2006. Spatial heterogeneity in predator activity,  
2603        nest survivorship, and nest-site selection in two forest thrushes. *Oecologia* 148:22-29.

2604 SEGURA, L. N., D. A. MASSON, & M. G. GANTCHOFF. 2012. Microhabitat nest cover effect on nest  
2605        survival of the Red-crested Cardinal. *The Wilson Journal of Ornithology* 124:506-512.

2606 SIEVING, K. E. 1992. Nest predation and differential insular extinction among selected forest birds  
2607        of central Panama. *Ecology* 73:2310-2328.

2608 SIEVING, K. E., M. F. WILLSON, & T. L. DE SANTO. 1996. Habitat barriers to movement of  
2609        understory birds in fragmented south-temperate rainforest. *The Auk* 113:944-949.

2610 SIH, A. 2013. Understanding variation in behavioural responses to human-induced rapid  
2611        environmental change: a conceptual overview. *Animal Behaviour* 85:1077-1088.

2612 SIKES, R. S., A. CARE, & U. C. O. T. A. S. O. MAMMALOGISTS. 2016. 2016 Guidelines of the  
2613        American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education.  
2614        *Journal of Mammalogy* 97:663-688.

2615 SKUTCH, A. F. 1985. Clutch size, nesting success, and predation on nests of Neotropical birds,  
2616        reviewed. *Ornithological Monographs* 36:575-594.

2617 SMITH-RAMÍREZ, C. 1993. Los picaflores y su recurso floral en el bosque templado de la isla de  
2618        Chiloé, Chile. *Revista chilena de historia natural* 66:65-73.

2619 SMITH-RAMIREZ, C., J. L. CELIS-DIEZ, E. VON JENSTCHYK, J. E. JIMENEZ, & J. J. ARMESTO. 2010.  
2620        Habitat use of remnant forest habitats by the threatened arboreal marsupial *Dromiciops*  
2621        *gliroides* (Microbiotheria) in a rural landscape of southern Chile. *Wildlife Research* 37:249-  
2622        254.

2623 SÖDERSTRÖM, B., T. PÄRT, & J. RYDÉN. 1998. Different nest predator faunas and nest predation risk  
2624        on ground and shrub nests at forest ecotones: an experiment and a review. *Oecologia*  
2625        117:108-118.

- 2626 SOSA, R. A., & J. LOPEZ DE CASENAVE. 2017. Edge effect on bird nest predation in the fragmented  
2627 caldén (*Prosopis caldenia*) forest of central Argentina: an experimental analysis. *Ecological*  
2628 *Research* 32:129-134.
- 2629 STACHOWICZ, J. J. 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities:  
2630 positive interactions play a critical, but underappreciated, role in ecological communities by  
2631 reducing physical or biotic stresses in existing habitats and by creating new habitats on  
2632 which many species depend. *Bioscience* 51:235-246.
- 2633 STIRNEMANN, R. L., M. A. POTTER, D. BUTLER, & E. O. MINOT. 2015. Compounding effects of  
2634 habitat fragmentation and predation on bird nests. *Austral Ecology* 40:974-981.
- 2635 STOKES, M. K., N. A. SLADE, & S. M. BLAIR. 2001. Influences of weather and moonlight on activity  
2636 patterns of small mammals: a biogeographical perspective. *Canadian Journal of Zoology*  
2637 79:966-972.
- 2638 SUÁREZ-VILLOTA, E. Y., C. A. QUERCIA, J. J. NUÑEZ, M. H. GALLARDO, C. M. HIMES, & G.  
2639 KENAGY. 2018. Monotypic status of the South American relictual marsupial *Dromiciops*  
2640 *gliroides* (Microbiotheria). *Journal of Mammalogy* 99:803-812.
- 2641 SUWEIS, S., F. SIMINI, J. R. BANAVAR, & A. MARITAN. 2013. Emergence of structural and dynamical  
2642 properties of ecological mutualistic networks. *Nature* 500:449-452.
- 2643 SWANSON, L., R. A. SANYAOLU, T. GNOSKE, C. J. WHELAN, E. V. LONSDORF, & N. J. CORDEIRO.  
2644 2012. Differential response of nest predators to the presence of a decoy parent in artificial  
2645 nests. *Bird Study* 59:96-101.
- 2646 SZALAY, F. S. 1994. Evolutionary history of the marsupials and an analysis of osteological  
2647 characters. Cambridge University Press, New York.
- 2648 TANNER, J. E., T. P. HUGHES, & J. H. CONNELL. 1994. Species coexistence, keystone species, and  
2649 succession: a sensitivity analysis. *Ecology* 75:2204-2219.
- 2650 TEJO, C. F., & F. E. FONTÚRBEL. 2019. A vertical forest within the forest: millenary trees from the  
2651 Valdivian rainforest as biodiversity hubs. *Ecology* 100:e02584.
- 2652 TEWS, J., et al. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the  
2653 importance of keystone structures. *Journal of biogeography* 31:79-92.
- 2654 THOMPSON, F. R. 2007. Factors affecting nest predation on forest songbirds in North America. *Ibis*  
2655 149:98-109.
- 2656 THOMPSON, F. R., & D. E. BURHANS. 2004. Differences in predators of artificial and real songbird  
2657 nests: evidence of bias in artificial nest studies. *Conservation Biology* 18:373-380.
- 2658 TIRIBELLI, F., G. C. AMICO, Y. SASAL, & J. M. MORALES. 2017. The effect of spatial context and  
2659 plant characteristics on fruit removal. *Acta Oecologica* 82:69-74.
- 2660 TOBLER, M. W., A. ZÚÑIGA HARTLEY, S. E. CARRILLO-PERCASTEGUI, & G. V. POWELL. 2015.  
2661 Spatiotemporal hierarchical modelling of species richness and occupancy using camera trap  
2662 data. *Journal of Applied Ecology* 52:413-421.
- 2663 TRNKA, A., P. PROKOP, & P. BATÁRY. 2008. Dummy birds in artificial nest studies: an experiment  
2664 with Red-backed Shrike *Lanius collurio*. *Bird Study* 55:329-331.
- 2665 URIBE, S. V., R. G. CHIAPPE, & C. F. ESTADES. 2017. Persistence of *Dromiciops gliroides* in  
2666 landscapes dominated by *Pinus radiata* plantations. *Revista Chilena de Historia Natural*  
2667 90:1-5.
- 2668 VALLADARES-GÓMEZ, A., J. L. CELIS-DIEZ, R. E. PALMA, & G. S. MANRÍQUEZ. 2017. Cranial  
2669 morphological variation of *Dromiciops gliroides* (Microbiotheria) along its geographical  
2670 distribution in south-central Chile: a three-dimensional analysis. *Mammalian Biology*  
2671 87:107-117.

- 2672 VAZQUEZ, M. S., J. T. IBARRA, & T. A. ALTAMIRANO. 2020. Austral Opossum adjusts to life in  
2673 second-growth forests by nesting outside cavities. *Austral Ecology* 45:1179-1182.
- 2674 VAZQUEZ, M. S., M. A. RODRIGUEZ-CABAL, & G. C. AMICO. en revision. The forest gardener: a  
2675 marsupial with a key seed-dispersing role in the Patagonian temperate forest. *Ecological*  
2676 *Research*.
- 2677 VAZQUEZ, M. S., M. A. RODRÍGUEZ-CABAL, D. V. GONZALEZ, G. S. PACHECO, & G. C. AMICO. 2018.  
2678 Different nest predator guild associated with egg size in the Patagonian temperate forest.  
2679 *Bird Study* 65:478-483.
- 2680 VAZQUEZ, M. S., L. B. ZAMORA-NASCA, M. A. RODRIGUEZ-CABAL, & G. C. AMICO. 2021.  
2681 Interactive effects of habitat attributes and predator identity explain avian nest predation  
2682 patterns. *Emu-Austral Ornithology* 121:250-260.
- 2683 VEBLÉN, T., C. DONOSO, T. KITZBERGER, & A. REBERTUS. 1996. Ecology of southern Chilean and  
2684 Argentinean Nothofagus forests Pp. 293-353 in *The ecology and biogeography of*  
2685 *Nothofagus forests* (TT Veblen, RS Hill, and J. Read, editors). Yale University Press, New  
2686 Haven, UK.
- 2687 VENABLES, W., & B. RIPLEY. 2002. *Modern applied statistics with S* Fourth edition. Springer, New  
2688 York.
- 2689 VERGARA, P. M., & J. A. SIMONETTI. 2003. Forest fragmentation and rhinocryptid nest predation in  
2690 central Chile. *Acta Oecologica* 24:285-288.
- 2691 VITALI, A., Y. SASAL, D. VÁZQUEZ, & M. RODRIGUEZ-CABAL. 2022. The disruption of a keystone  
2692 interaction erodes pollination and seed dispersal networks. *Ecology* 103:e03547.
- 2693 WAUTERS, L., C. SWINNEN, & A. DHONDT. 1992. Activity budget and foraging behaviour of red  
2694 squirrels (*Sciurus vulgaris*) in coniferous and deciduous habitats. *Journal of Zoology*  
2695 227:71-86.
- 2696 WEERAKOON, M. K., et al. 2014. Can camera traps be used to estimate small mammal population  
2697 size?. In *Camera trapping: wildlife management and research* (P. Fleming, P. Meek, P. B.  
2698 Banks, A. Claridge, J. Sanderson & D. Swann, eds.). CSIRO Publishing, Collingwood,  
2699 Australia.
- 2700 WEIDINGER, K. 2010. Foraging behaviour of nest predators at open-cup nests of woodland  
2701 passerines. *Journal of Ornithology* 151:729-735.
- 2702 WEIDINGER, K., & R. KOČVARA. 2010. Repeatability of nest predation in passerines depends on  
2703 predator species and time scale. *Oikos* 119:138-146.
- 2704 WELDON, P. J. 2021. Does human scent bias the survival of bird nests? *Ibis* 164:1-12.
- 2705 WESOŁOWSKI, T., P. ROWIŃSKI, & M. MAZIARZ. 2009. Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix*: a  
2706 nomadic insectivore in search of safe breeding grounds? *Bird Study* 56:26-33.
- 2707 WILCOVE, D. S. 1985. Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds.  
2708 *Ecology* 66:1211-1214.
- 2709 WILLSON, M. F., J. L. MORRISON, K. E. SIEVING, T. L. DE SANTO, L. SANTISTEBAN, & I. DÍAZ. 2001.  
2710 Patterns of predation risk and survival of bird nests in a Chilean agricultural landscape.  
2711 *Conservation Biology* 15:447-456.
- 2712 ZANETTE, L. 2002. What do artificial nests tells us about nest predation? *Biological Conservation*  
2713 103:323-329.
- 2714 ZANETTE, L., J. N. SMITH, H. V. OORT, & M. CLINCHY. 2003. Synergistic effects of food and  
2715 predators on annual reproductive success in song sparrows. *Proceedings of the Royal*  
2716 *Society of London. Series B: Biological Sciences* 270:799-803.

2717 ZHAO, L., et al. 2016. Weighting and indirect effects identify keystone species in food webs.  
2718 Ecology Letters 19:1032-1040.

2719 ZIPKIN, E. F., A. DEWAN, & J. ANDREW ROYLE. 2009. Impacts of forest fragmentation on species  
2720 richness: a hierarchical approach to community modelling. Journal of Applied Ecology  
2721 46:815-822.

2722 ZIPKIN, E. F., G. V. DIRENZO, J. M. RAY, S. ROSSMAN, & K. R. LIPS. 2020. Tropical snake diversity  
2723 collapses after widespread amphibian loss. Science 367:814-816.

2724 ZUUR, A., E. IENO, N. WALKER, A. SAVELIEV, & G. SMITH. 2009. Statistics for biology and health.  
2725 Springer, New York.  
2726



# Interactive effects of habitat attributes and predator identity explain avian nest predation patterns

M. Soledad Vazquez, Lucía B. Zamora-Nasca, Mariano A. Rodriguez-Cabal & Guillermo C. Amico

To cite this article: M. Soledad Vazquez, Lucía B. Zamora-Nasca, Mariano A. Rodriguez-Cabal & Guillermo C. Amico (2021): Interactive effects of habitat attributes and predator identity explain avian nest predation patterns, *Emu - Austral Ornithology*, DOI: [10.1080/01584197.2021.1928519](https://doi.org/10.1080/01584197.2021.1928519)

To link to this article: <https://doi.org/10.1080/01584197.2021.1928519>



Published online: 25 May 2021.



Submit your article to this journal [↗](#)



View related articles [↗](#)



View Crossmark data [↗](#)



## Interactive effects of habitat attributes and predator identity explain avian nest predation patterns

M. Soledad Vazquez<sup>a</sup>, Lucía B. Zamora-Nasca<sup>a</sup>, Mariano A. Rodriguez-Cabal<sup>b,c,\*</sup> and Guillermo C. Amico<sup>a,\*</sup>

<sup>a</sup>Laboratorio Ecotono-INIBIOMA, CONICET-Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina; <sup>b</sup>Grupo de Ecología de Invasiones, INIBIOMA, CONICET-Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina; <sup>c</sup>Rubenstein School of Environment and Natural Resources, University of Vermont, Burlington, VT, USA

### ABSTRACT

Predation is the main cause of nest failure among birds. Habitat characteristics play a critical role in affecting nest predation by modifying nest conspicuousness and ease of access to predators. Here, using artificial nests containing a canary egg and a model clay egg we examined and compared nest predation rates and the principal nest predators in three different Patagonian forest stand types. Also, we evaluated how vegetation cover and nest height affected the different nest predators. We found lower nest predation rates in evergreen than deciduous forests, suggesting the forest type as a key factor modulating the risk of nest predation. We identified birds, an arboreal marsupial (*Dromiciops gliroides*), and mice as the main nest predators in the study area. These nest predators responded differently to the microhabitat conditions around the nest. Predation by birds was mainly related to nests placed closer to the ground, while marsupial nest predation was linked to greater shrub cover and mice showed no response to microhabitat conditions. Together, our results suggest that predation rates result from the interplay between large and small scale habitat characteristics, in addition to predator assemblages. Comparing specific predator-prey interactions is key for understanding the underlying mechanisms influencing nest predation.

### ARTICLE HISTORY

Received 17 November 2019  
Accepted 6 May 2021

### KEYWORDS

Birds; *Dromiciops gliroides*; mice; nest height; Patagonian forests; vegetation cover

## Introduction

The primary cause influencing the reproductive success of birds is nest predation (Ricklefs 1969; Martin 1993a, 1993b). Eggs are sessile prey and thus nesting site selection becomes fundamental to achieve the survival of their offspring (Martin 1993b; Lima 2009). One factor affecting nest predation is the surrounding landscape. At first, birds select nesting sites among the available sites (Jedlikowski *et al.* 2016). In this way, different forest types may result in different predation risk, probably related to nest concealment attributes or variations in predator abundance among the different forest types (Rudnický and Hunter 1993; Rodewald 2002; Thompson 2007). The total-foilage hypothesis predicts that nest predation will decline in habitats with a well-developed vegetation structure which inhibits transmission of visual, chemical or auditory cues (Martin 1993b). This has been corroborated by some studies which showed that vegetation cover positively influences nest survival (Martin and Joron 2003; Colombelli-Négrel and Kleindorfer 2009). Thus, vegetation cover can be considered as another major factor affecting risk of nest

predation. Yet another factor that influences nest predation probability is nest height (Colombelli-Négrel and Kleindorfer 2009). The height of the nest from the ground has been shown to have contrasting effects. For example, in Long-tailed Tits (*Aegithalos caudatus*), nests closer to the ground were significantly more successful than nest posited higher from the ground (Hatchwell *et al.* 1999). On the contrary, Field Sparrows (*Spizella pusilla*) and Indigo Buntings (*Passerina cyanea*) nests far from ground were less likely to be depredated in contrast to nests situated closer to the ground (Burhans *et al.* 2002). Nest height is a critical factor because it may influence the types of predators preying upon the eggs (Reidy and Thompson III 2012). Nest predation is determined by the likelihood of reaching the nest, with mammals more restricted from reaching elevated nests (Rangen *et al.* 1999). Consequently, nest height is a good proxy for measuring the likelihood of a nest being depredated by mammals (Colombelli-Négrel and Kleindorfer 2009).

Nest predation risk also depends on the diversity and abundance of each predator species (e.g. birds and

**CONTACT** M. Soledad Vazquez  vazquezm@comahue-conicet.gob.ar

\*Both senior authors.

© 2021 BirdLife Australia

arboreal mammals) living in the surrounding landscape (Thompson 2007; Kelly *et al.* 2017). Thus, variation in nest predation rates may be related not only to vegetation cover and nest height but also to another factor which is the composition of the predator assemblages (Söderström *et al.* 1998; Chalfoun *et al.* 2002). Predator assemblages often include species varying in size, diet, behaviour, and habitat use (Martin 1993a; Cain III *et al.* 2003), leading to different responses of each predator to the habitat. Thus, nest losses are strongly influenced by the behaviour of nest predators (Schmidt *et al.* 2006; Fontaine *et al.* 2007; Ringelman 2014). In order to understand nest predation patterns, landscape and microhabitat attributes need to be linked to the predator assemblage present in the habitat (Thompson 2007; Chiavacci *et al.* 2018). Here, we examined nest predation and the main nest predators in three different forest stand types (Coigue, Lenga beech, and Antarctic beech) of Argentinean Patagonia. Specifically, we: 1) determined the differences in nest predation rates according to forest stand types and microhabitat variables (tree cover, shrub cover and nest height), and 2) evaluated how the predator assemblage is partitioned according to forest stand types and microhabitat variables (tree cover, shrub cover and nest height). We expect that forest stand types with greater vegetation cover will have lower nest predation rates due to attributes of nest concealment. Consequently, we expect that birds prey upon nests with less coverage because these sites would favour the perception of visual cues. Conversely, we expect that small arboreal mammals prey upon nests located in areas with high cover vegetation. Finally, we expect that small mammals due to their arboreal or scansorial habits might depredate nests located closer to the ground and in the forest understory (Fontúrbel 2010; Rodríguez-Cabal and Branch 2011).

## Materials and methods

### Study sites

We carried out this study in different forest stand types of the Nahuel Huapi National Park (710,000 hectares) located in the northwest of Patagonia, Argentina. We chose the three most common types of forests from the genus *Nothofagus* inside of Patagonian temperate forest: Antarctic beech (*Nothofagus antarctica*, Fagaceae), Lenga beech (*N. pumilio*, Fagaceae) and Coigue (*N. dombeyi*, Fagaceae). Among the three forest types, the Coigue stand has greater species richness and vegetation cover while the other two deciduous stands (Lenga beech and Antarctic beech) are less complex (Personal observations; Veblen *et al.* 1996; Lara *et al.*

2000). We selected three main sites for each forest stand type, where we established a total of 68 plots (Fig. S1). We had 24 plots in Antarctic beech, 24 in Coigue, and 20 in Lenga beech forests. These forest stand types are described in more detail below.

*Lenga beech forest* – a deciduous forest that occurs in cooler and drier sites at high elevations (above 1000 m.a.s.l.), where much of the precipitation falls as snow (1500–2500 mm). In general, the understory is open and it is composed of perennial short shrubs among which predominate *Maytenus boaria*, *Schinus patagonicus*, *Aristotelia chilensis*, *Berberis* spp. and *M. chubutensis* (*Chusquea tenuiflora* and *C. culeou*) (Veblen *et al.* 1996; Lara *et al.* 2000).

*Antarctic beech forest* – a deciduous forest that occurs both in the form of trees and shrubs and forms dense thickets on steep xeric slopes with shallow soils (Veblen *et al.* 1996). The main species forming the shrub layer are *Schinus patagonicus*, *Aristotelia chilensis*, *Maytenus boaria*, *Diostea juncea*, *Berberis* spp. and *Maytenus chubutensis* (Lara *et al.* 2000).

*Coigue forest* – an evergreen forest that occurs in valleys and slopes (below 1100 m.a.s.l.) accompanying lakes and streams, in sectors with rainfall between 1500 mm and 2500 mm per year. These perennial forests have canopies that exceed 30 m in height (Lara *et al.* 2000). Understories are overwhelmingly dominated by the bamboo *C. culeou*, which forms nearly impenetrable three-to-six-metre-tall thickets (Veblen *et al.* 1996). Other common species in this stratum are *Aristotelia chilensis*, *Schinus patagonicus*, *Berberis* spp., *Azara microphylla*, *Ribes magellanicum*, and *Maytenus* spp. (Lara *et al.* 2000).

Regarding the avifauna, ~50 bird species have been described inhabiting these temperate forests, with more than 50% being endemic (Ralph 1985; Grigera *et al.* 1994; Rozzi *et al.* 1996). The most common species inhabiting and nesting in these forests are the open-cup nester White-crested Elaenia (*Elaenia albiceps*, Tyrannidae) and the cavity-nester Thorn-tailed Rayadito (*Aphrastura spinicauda*, Furnariidae) (Amico and Aizen 2005; Ralph 1985; Presti *et al.* 2018). The House Wren (*Troglodytes aedon*, Troglodytidae) and Patagonian Sierra-finch (*Phrygilus patagonicus*, Thraupidae) are next in abundance (Ralph 1985). In Patagonian forests, both the richness and abundance of birds decrease with the increasing complexity of vegetation (Ralph 1985). Among the main nest predators that can be found in these forest stand types, there are different species of birds and small arboreal mammals such as native rodents (Ralph 1985; Pearson 1995; Vazquez *et al.* 2018). Recently, an endemic nocturnal and arboreal marsupial, the Monito del Monte

(*Dromiciops gliroides*) has been reported as a nest predator in Patagonian temperate forests (Vazquez *et al.* 2018). Other possible nest predators in the area include snakes, lizards, and foxes (Grigera *et al.* 1994).

### Sampling design

We have chosen the White-crested Elaenia as the model species in our study because this passerine bird is the most abundant open-cup nester in the three forest stand types selected for this study (Ralph 1985; Becerra Serial and Grigera 2005; Grigera and Pavic 2007). White-crested Elaenias build open nests, in the shape of a cup (with an approximate diameter of 9 cm and a height of 6 cm), made up of vegetable fibres, stems, leaves, and mosses. The nests are located in branches of trees or shrubs, at low and medium height (Mean 1.2 m above ground; range 0.4–3.6 m) (Jara *et al.* 2019). The nest contains between 2 and 3 ovoid eggs (diameter = 14 mm; length = 20 mm) white in colour, with reddish spots on one end, incubated only by the female (Altamirano *et al.* 2012; De la Peña 2013; Jara *et al.* 2019). We used 408 artificial nests simulating White-crested Elaenia open-cup nests, constructed with natural forest materials (grasses and mosses). The nests were built using kitchen bowls as a base mould, whose dimensions were 10 cm in diameter and 6 cm high. We collected stems, leaves and mosses from the forests where we carried out the study to build the open-cup nests. We wore gloves, both during the construction procedure and the placement of artificial nests, to avoid possible biases in the predator's attraction due to human odour. We chose to use artificial nests because of the difficulties of locating suitable numbers of natural nests in our study area. Artificial nests have been criticised for not reliably reflecting natural nests owing to many biases as nest type, egg type, concealment, nest spacing, odour or missing adults (Zanette 2002; Faaborg 2004). Here we tried to minimise most of the biases by making a great effort to mimic natural nesting as faithfully as possible (e.g. similar nest type, location, and egg size). Besides, this technique is widely known and it has been used to study nest predation in different ecosystems around the world (e.g. Oliveira *et al.* 2013; Stirnemann *et al.* 2015; Buehler *et al.* 2017; Sosa and Lopez de Casenave 2017).

To compare nest predation rates between the different forest stand types, we randomly selected three main sites of each forest stand type from a set of different forest sites. At each forest site, we randomly placed eight plots of 70 × 70 metres, except for a Lenga beech site (Lopez mountain, see map) where, due to difficulties in accessing this forest stand type, we could only establish

four plots (Fig S1, Table S1). We separated each plot at least by 300 metres to minimise the chances of a single predator visiting more than one plot. At each plot, we placed randomly six artificial nests, separated by at least 25 metres, on different plant species that are commonly used as nesting substrates for White-crested Elaenia and other birds in the area (Jara *et al.* 2019). Nests were randomly located at different heights between 0.5 metres and 3 metres above the ground, mimicking the range typically used by White-crested Elaenia (Jara *et al.* 2019). We placed each nest between the foliage adhered and supported by the branches (or tied with wire only if necessary), trying to reproduce the natural nesting positions. Nesting sites were chosen based on previous personal observations about the location details of natural nests found in the study area. All the nests were placed and checked during the breeding season of White-crested Elaenia, in the austral spring, during November and December of 2017 (De la Peña 2013).

To describe the microhabitat conditions of the nests, in a 2 metres-radius centred on each nest (~12 m<sup>2</sup>), we measured tree cover and shrub cover. We quantified tree cover (> 5 metres height) as the percentage of canopy cover over the nest and shrub cover as the percentage of understory cover (1–5 metres) above the nest. Both the tree and shrub cover were visually estimated, ranging from 0 to 100%, in steps of 5%. In order to minimise bias, all the measurements were taken by the same person. Additionally, we recorded the nest height, in centimetres, as the distance between the ground and the bottom of the nest.

We baited each nest with a small light blue canary egg (*Serinus canaria*, Fringillidae) (mean ± SE diameter = 14 ± 0.65 mm, length = 18.1 ± 1.27 mm, n = 20) and a non-toxic model clay-egg (®playcolor) of the same colour and size (mean ± SE, diameter = 13.6 ± 1.25 mm, length = 18.8 ± 1.23 mm, n = 20). We chose the canary egg because its size is comparable to the White-crested Elaenia and most of the passerines inhabiting the Patagonian temperate forest (De la Peña 2013). We used clay eggs to identify the nest predators by marks left by bills and/or teeth. This technique has proven to be effective in evaluating predator-prey interactions and it has been successfully used in other parts of the world (i.e. Söderström *et al.* 1998; Dion *et al.* 2000; Bateman *et al.* 2017) and in Patagonia (Willson *et al.* 2001; Vazquez *et al.* 2018). Although some authors have questioned the use of artificial eggs arguing that surrogate eggs do not accurately reflect the predation rates of natural eggs (Maier and Degraaf 2001; Purger *et al.* 2012), others suggested that there is no difference in the probability of depredation between clay and real eggs (Bayne and Hobson 1999; Berry and Lill

2003). We registered the number of depredated nests after a variable period (9–20 days) around average incubation time (15 days) of White-crested Elaenia (De la Peña 2013). The exposure time of the nests differed because the sites were too far apart from each other to check them all in the same dates (Table S1, Fig. S1). We visited the nests only once after the exposure period had elapsed. We considered a nest depredated when at least one of the eggs was not inside the nest, showed signs of marks and/or damage, and when the cameras showed some animal consuming the eggs.

Additionally, we recorded predators using camera traps facing 30 nests randomly selected in the three forest stand types (Bushnell \* Trophy Cam Infra-Red). Nine of them were placed in Coigue, 12 in Lenga beech, and 9 in Antarctic beech. Camera traps were placed 1–2 m from the nest to capture details of the predator species (Randler and Kalb 2018). We set the cameras to record videos of 60 seconds with a 5 minute interval between each video to avoid filming the same predation event. Moreover, the videos allowed us to analyse predator's behaviour and even discriminated between individuals that preyed upon the eggs or only landed on the nest without consuming the eggs.

### Statistical analysis

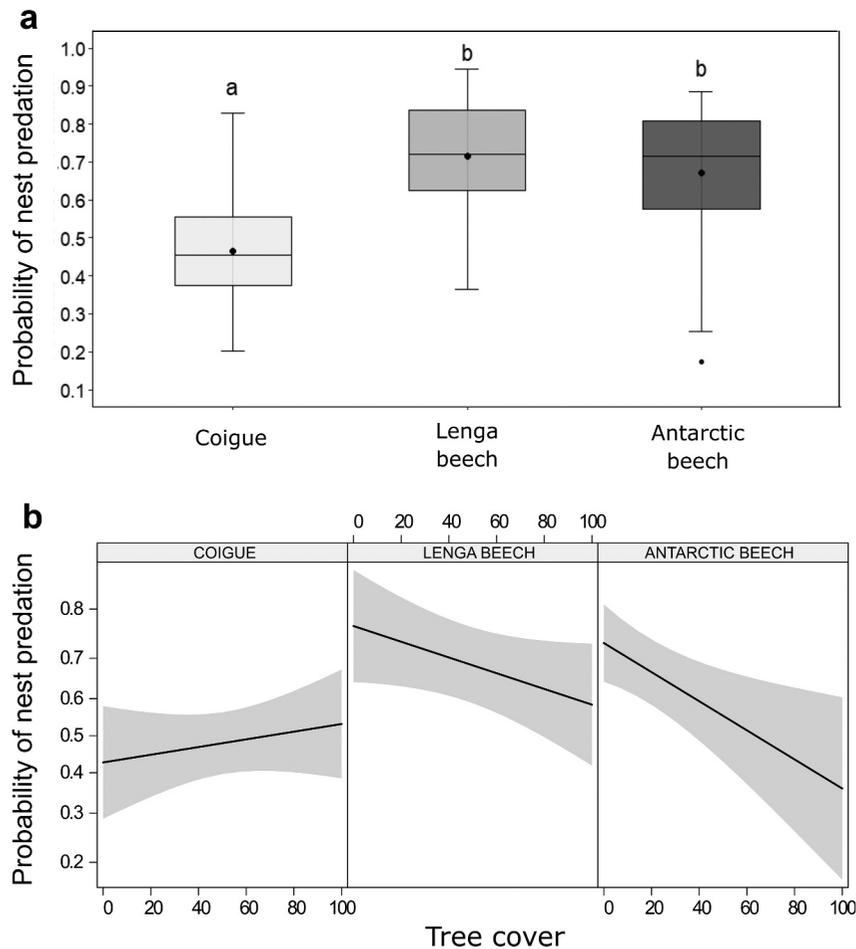
We calculated the total nest predation rate as the number of attacked nests divided by the number of total nests for all plots ( $n = 408$ ). Then, we compared nest predation rates according to the different forest stand types and microhabitat conditions (tree cover, shrub cover, and nest height) using GLMM's, applying the 'glmer' command from lme4 R package (Bates *et al.* 2015). Predation rates were modelled as a Bernoulli process with a binomial error distribution. The models included the nest fate (0 = success, 1 = failure) as a response variable and tree cover, shrub cover, and nest height as candidate predictor variables. All predictor variables were modelled as interactions with forest stand type to see if these features influenced predation rates among the forests (Table S2). The models were fitted with a *logit* link function and considered the plot nested within site as a random factor and exposure days as an offset. Since we are not specifically interested in the time until the predation event but we are aware the time nests were exposed was not the same in all plots due to logistical issues (Table S1) and this could affect nest fate (Buler and Hamilton 2000; Weidinger and Kočvara 2010; Sosa and Lopez de Casenave 2017), we included the exposure days as an offset. The offset adds a term to the linear predictor, without fitting the parameters (Bolker 2012).

Mixed-effects models are particularly well suited to unbalanced designs, as groups with few data will automatically get contracted towards the overall (population) mean values (Zuur *et al.* 2009). We assessed the relative support of each proposed model according to the small-sample corrected Akaike Information Criterion (AICc) (Table S2) using the 'AICctab' command from 'bbmle' R package. In order to compare nest predation rates between all the forest stand types, we made a posteriori test through the False Discovery Rate method, applying the 'glht' command from multcomp R package (Hothorn *et al.* 2016).

Finally, to assess how the predator assemblage was partitioned according to the microhabitat conditions (tree cover, shrub cover, and nest height) and forest stand types, we performed a multinomial analysis using the 'nnet' R package. For this analysis, we used a subset of data ( $n = 327$ ) containing successful nests ( $n = 160$ ) and depredated nests by a known predator ( $n = 167$ ). The response variable consisted of four levels: non depredated nests (which were used as a reference) and nests preyed by birds, marsupial and mice (see results below). The candidate explanatory variables to estimate the probability of a nest being depredated by a certain predator type were: tree cover, shrub cover, nest height and forest stand types. We started with a null model and included each new explanatory variable following a step-wise process. Then we made conditional contrasts, comparing the deviances of each model through the 'anova' function until the most parsimonious model was selected. We performed all analyses using the open-source software R, version 3.5.2 (R Core Team 2019).

### Results

We found that 61% (248 of 408 in total) of the nests were depredated. Of the 248 depredated nests, three of them (1%) contained eggs without recognisable marks and in 78 (31%) we could not assign a predator identity because they only ate the natural egg and did not leave marks on the clay-egg or because we found the empty nest. The model considering nest height, tree cover, forest stand type, and an interaction between tree cover and forest stand type was the most parsimonious and with the best relative support (Table S2). Nest predation probability was not influenced by nest height but instead, it depended marginally on the interaction between tree cover and forest stand type (Figure 1, Table 1). The probability of a nest being depredated was lower in Coigue than in Antarctic beech (Estimate = 1.49,  $z = 0.49$ ,  $p < 0.01$ ) and Lenga beech (Estimate = 1.66,  $z = 0.58$ ,  $p = 0.01$ ) forests (Figure 1



**Figure 1.** Variation in nest predation patterns according to forest stand type and tree cover. The probability of nest predation was variable between different forest stand types (panel A). In panel A, dots show the mean value of the data, the horizontal line inside the box represents the median and error bars show standard error. Different letters show a significant difference in nest predation between different forest stand types ( $P < 0.05$ ). In panel B the shaded area is a pointwise confidence band for the fitted values.

**Table 1.** Results of the model that evaluates the influence of forest stand type and habitat conditions on nest predation probability.

Predictor variables	Chisq	df	p-value
Nest height	3.149	1	0.076
Tree cover	1.608	1	0.205
Forest stand type	6.198	2	<b>0.045</b>
Tree cover : forest stand type	5.733	2	0.056*

Exposure days were added as an offset and plots nested to sites as a random factor. For each predictor variable, we show the statistical chisq, degrees of freedom (df) and its associated p-value. Significant p-values ( $p < 0.05$ ) are highlighted in bold and marginal significance ( $0.05 \leq p < 0.07$ ) is marked with\*.

(A)). The effect of tree cover was variable among the three forest stand types. In Antarctic beech and Lenga beech, nest predation decreased as tree cover increased. In Coigue, on the other hand, nest predation slightly increased as tree cover increased (Figure 1(B)).

The camera traps allowed us to visually identify predators and compare their identity with the marks left on the clay eggs, ensuring accuracy in the use of the clay egg

technique. Among the predators that could be identified ( $n = 167$ ), from the videos and marks left in the clay eggs, birds were dominant (80%), followed by mice (12%) and an arboreal marsupial, the Monito del Monte (*Dromiciops gliroides*) (8%). Camera traps recorded 59 videos showing the activity of potential predators, either interacting with the nest (that is, animals landed on the nest but were not seen consuming the eggs;  $n = 41$ ) or preying upon the eggs ( $n = 18$ ). Individuals of House Wren ( $n = 14$ ), White-crested Elaenia ( $n = 13$ ), Patagonian Sierra-finch ( $n = 7$ ), Black-throated Huet Huet (*Pteroptochos tarnii*) ( $n = 4$ ), and Thorn-tailed Rayadito ( $n = 3$ ) were seen on the nest, extracting nesting material but not preying the eggs. Patagonian Sierra-finch ( $n = 9$ ) and House Wren ( $n = 4$ ) were also seen eating the eggs inside the nests. Other animals filmed while preying on a nest were: Chimango Caracara (*Milvago chimango*) ( $n = 1$ ), Sharp-billed Canastero (*Asthenes pyrrholeuca*) ( $n = 1$ ), Plain-mantled Tit-spinetail (*Leptasthenura aegithaloides*)

(n = 1), Fire-eyed Diucon (*Xolmis pyrope*) (n = 1) and a marsupial (*Dromiciops gliroides*) (n = 1).

The best model from the multinomial analysis was the one that considered: tree cover, shrub cover, nest height, and forest stand type. Our analysis showed that nest predation by birds depended on the forest stand type and nest height (Table 2). The probability of a nest being predated by birds was 3× higher in Lenga beech (OR = 2.92) and ~2× higher in Antarctic beech (OR = 1.83) in comparison to Coigue (Figure 2(A), Table 2). The probability of a nest being predated by birds decreased 0.43× (OR = 0.43) as the height of the nest from the ground increased 1 m (Figure 2(C), Table 2). Regarding the influence of shrub cover on predation by marsupial, results are presented considering a 10% increase in the percentage of shrub cover, so the odds ratio will be equal to  $\exp(10 \times \text{coefficient})$ . Then, the probability of a nest being predated by the marsupial is multiplied by 1.2× (calculated as:  $\exp(10 \times 0.018)$ ) as the percentage of shrub cover increases by 10% (Figure 2(B), Table 2). Finally, none of the variables analysed had any influence on the probability of nest predation by mice (Table 2).

**Table 2.** Results of multinomial logistic regression model evaluating the influence of microhabitat conditions measured at the nest site and forest stand type for each predator type.

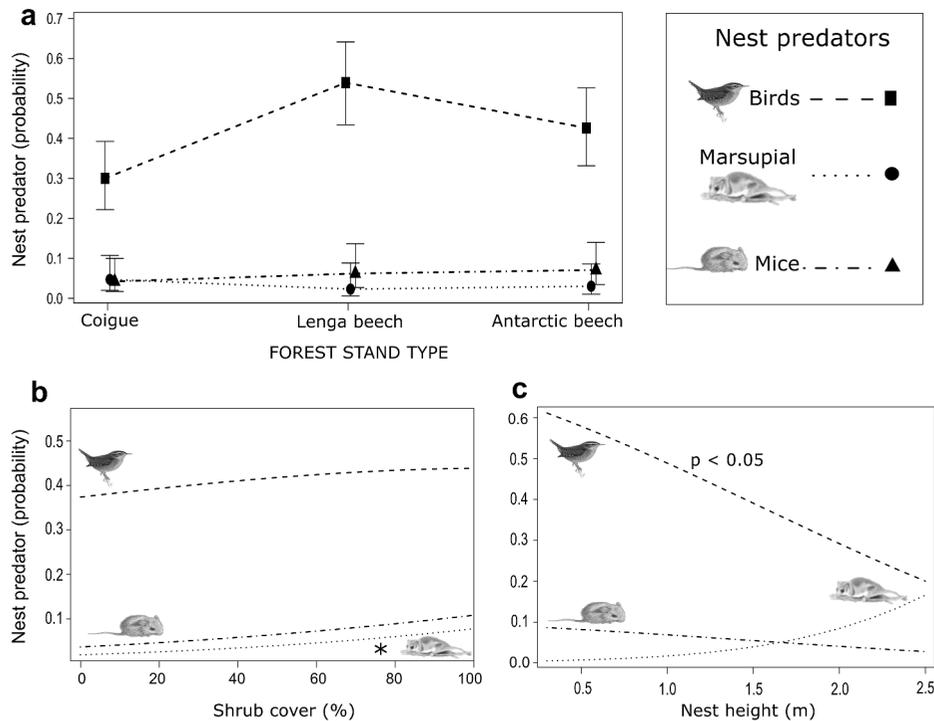
Predator type	Predictor variables	Coefficients	Odds ratios (OR)	Std. Errors	p-values
Birds	Intercept (Coigue)	0.325	1.384	0.678	0.631
	Lenga beech	1.072	2.920	0.316	<b>&lt;0.01</b>
	Antarctic beech	0.605	1.832	0.311	0.051*
	Shrub cover	0.006	1.006	0.005	0.213
	Tree cover	-0.002	0.998	0.004	0.533
	Nest height	-0.831	0.435	0.402	<b>0.038</b>
Marsupial	Intercept (Coigue)	-5.203	0.005	1.991	<b>0.009</b>
	Lenga beech	-0.231	0.794	0.846	0.785
	Antarctic beech	-0.188	0.829	0.681	0.783
	Shrub cover	0.018	1.018	0.010	0.061*
	Tree cover	0.003	1.004	0.009	0.690
	Nest height	1.276	3.583	1.145	0.265
Mice	Intercept (Coigue)	-1.918	0.147	1.321	0.147
	Lenga beech	0.869	2.385	0.671	0.195
	Antarctic beech	0.772	2.163	0.621	0.214
	Shrub cover	0.015	1.015	0.009	0.081
	Tree cover	-0.004	0.996	0.008	0.604
	Nest height	-0.840	0.432	0.769	0.275

Non depredated nests were used as a reference. We present the coefficients, odds ratios, standard error and the associated p-value. Odds ratios were calculated computing the exponential function to the value of coefficient (odd =  $\exp(\text{coefficient})$ ). Significant p-values ( $p < 0.05$ ) are highlighted in bold and marginal significance ( $0.05 \leq p < 0.07$ ) is marked with\*.

## Discussion

We found that interactive effects of forest stand type, microhabitat conditions, and predator assemblage explain nest predation patterns in Patagonian temperate forests. Nest predation was variable across the different forest stand types. The risk of a nest being depredated was lower in Coigue than in Lenga and Antarctic beech stand types. These findings suggest that evergreen forest stand type (Coigue) pose a potential advantage for nesting birds since they seem to be less exposed to predation risk than in deciduous stands (L. beech and A. beech). Specifically, we found different effects of tree cover on the probability of nest predation among the three forest stand types. In Lenga beech and Antarctic beech, where avian predators were dominant, the likelihood of predation decreased as tree cover increased. In contrast, in Coigue where the proportion of nests depredated by birds was lower, the increase in tree cover resulted in an increase in the probability of nest predation. These findings could be related to the possibilities of nest concealment. Martin (1993b) proposed the total foliage hypothesis which states that increased vegetation density may provide concealment and help to protect nests by inhibiting olfactory, auditory, and visual cues used for detection by predators. Thus, birds may reduce the probability of predation by nesting in areas of greater cover (Rangel-Salazar *et al.* 2008; Segura *et al.* 2012; Buehler *et al.* 2017). In our case, we found a higher proportion of nests depredated by visually oriented predators (birds) in Lenga beech and Antarctic beech.

At the nest-site level, the effects of microhabitat conditions (vegetation cover and nest height) on nest predation differed among predator types (birds, marsupial, and mice). Birds preyed predominantly on nests placed nearer the ground and the marsupial preferred to act upon sites with high shrub cover. In contrast, mice exhibited no response to the different microhabitat conditions, and overall rates of predation never varied across them. Many studies have also reported different nest predators selecting for different nest-site characteristics, including vegetation cover and nest height (Remeš 2005; Colombelli-Négrel and Kleindorfer 2009; Cox *et al.* 2012). In our study, birds depredated a greater proportion of nests located closer to the ground. On the one hand, birds may have detected nests from above when moving or perching in shrubs either actively searching for nests or locating nests incidentally when searching for other food items (Söderström *et al.* 1998). On the other hand, the lack of parental care due to the use of artificial nests could be another plausible explanation. There is support for the idea of nest height being a key variable for nest defence intensity since parent



**Figure 2.** Influence of forest stand types and microhabitat conditions on each predator type. The probability of nest predation by birds and small mammals was different among the three forest stand types (panel A). Shrub cover (%) had a marginal influence, increasing the probability of nest predation by the marsupial (panel B) and nest height (m) decreased the probability of nest predation by birds (panel C). In panel A, squares, dots and triangles show the mean value of the data for each predator group according to each forest stand type. Specifically, squares represent birds, the circles the marsupial *Monito del Monte* and the triangles mice. Error bars show standard error. Significant  $p$ -values ( $p < 0.05$ ) are highlighted in bold and marginal significance ( $0.05 \leq p < 0.07$ ) is marked with\*.

birds increase their defence at vulnerable nests (for example low nests) or even modify defence responses according to predator type (Kleindorfer *et al.* 2003, 2005). Lastly, similar to other small mammals (Dion *et al.* 2000; Cox *et al.* 2012), the marsupial was more likely to depredate nests in areas with high shrub cover. The marsupial may stay close to cover while moving through the forest for shelter and protection against their predators (Rodríguez-Cabal and Branch 2011), and thus was more likely to find nests under thick cover.

Only a few studies, to our knowledge, have described nest predation and predators in Patagonian forests (Willson *et al.* 2001; Vergara and Simonetti 2003; Vazquez *et al.* 2018). Here, we found birds as the main nest predators inside the Patagonian temperate forests. Birds also appear as the dominant predators in other areas of the world, such as the neotropics (Menezes and Marini 2017). In a previous experiment using artificial nests in a single type of forest (Coigue), the Chimango Caracara was found to be the dominant predatory bird and the marsupial was reported as open-cup nest predator for the first time (Vazquez *et al.* 2018). In other areas of the Patagonian temperate forest, in Chile, raptors and small mammals, excluding the marsupial, were

identified as the main nest predators (Willson *et al.* 2001; Vergara and Simonetti 2003). Here, we were able to expand our knowledge on the identity of nest predators and extend it to different forest stand types. We found nests depredated by the marsupial in all the forest stand types studied, which extends their role as nest predator throughout the Patagonian temperate forest. A role as a nest predator has also been attributed to another arboreal marsupial (*Petaurus breviceps*, Petauridae) in south-east Australia (Guppy *et al.* 2017). Finally, the use of camera traps allowed us to identify predatory birds at the species level and also to assess some issues of their predatory behaviour. For example, House Wrens were seen taking the egg with the beak and carrying it out of the nest. These observations coincide with other findings where birds were implicated in the removal of eggs from nests (Rangen *et al.* 1999; Weidinger 2010). We recorded, also, other species (House Wren, White-crested Elaenia, Patagonian Sierra-finch, Black-throated Huet Huet, and Thorn-tailed Rayadito) stealing nesting material with which nest had been built.

Several interpretations can be attributed to our results, however, they should be taken with caution

because were based on artificial nests (Zanette 2002; Faaborg 2004; Moore and Robinson 2004). Artificial nests differ from real nests in several ways such as nest type, egg type, concealment, nest spacing, odour, and missing adults (Major and Kendal 1996; King *et al.* 1999). Particularly, parental attendance could create unintended differences between patterns of real and artificial nest survival rates (Trnka *et al.* 2008; Halupka and Greeney 2009; Swanson *et al.* 2012). Additionally, the incubating parent helps to conceal the eggs in the nest. Eggs may suffer more predation by visually-oriented opportunistic predators, like birds, when the nest is left unattended (Halupka and Greeney 2009; Swanson *et al.* 2012).

Our results are in line with previous studies that showed that the landscape, microhabitat characteristics, and identity and behaviour of predators explain the risk of nest predation (Benson *et al.* 2010; Cox *et al.* 2012; Chiavacci *et al.* 2018). Here we can name two risks associated to nesting bird, although there are other factors what may influence nest placement, such as food availability – where birds place nests near high-food areas, even with the potential cost of increased predation risk (Martin 1987; Zanette *et al.* 2003). One risk evidenced in this study was the primary choice of the nesting site at the landscape level, as different forest stand types showed different probabilities of predation. Another risk was the selection of the nest-site at microhabitat level since the microhabitat characteristics surrounding the nest determine the predator group reaching the nest. Finally, we identified nest predators and microhabitat variables associated with nest predation which is important to understand avian breeding biology in Patagonian temperate forests. Future research could investigate the spatial variation in predation risk generated by the ‘landscape of fear’ (Bleicher 2017), with nesting birds having to strategically decide where to breeding based on the type of risk presented by the predators they are facing. In this framework, we propose future cost-benefit analysis of food and predation risk tradeoffs associated with habitat choice to nesting.

## Acknowledgements

We thank Hector Loretto for supplying the canary eggs, Jorgelina Guido for their helpful support with GIS techniques, Gabriel Pacheco for his assistance in the field, and Daniela Gonzalez and Silvia Quintas for making the artificial nests and clay eggs. We thank Teresa Moran Lopez and Alejandro Farji Brener for providing early comments and two anonymous reviewers for helping to improve the quality of the manuscript. We also thank Arelauquen Golf & Country Club for allowing us to access the lenga beech forest reserve and Secretary of the

Environment of Río Negro for granting the permit to work in the area. This work was supported by Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

## Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the author(s).

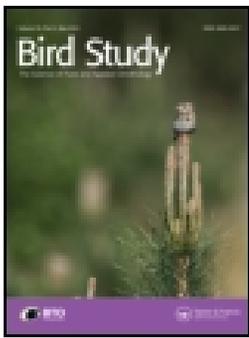
## References

- Altamirano, T. A., Ibarra, J., Hernández, F., Rojas, I., Laker, J., and Bonacic, C. (2012). ‘Hábitos de nidificación de las aves del bosque templado andino de Chile.’ (Pontificia Universidad Católica de Chile: Santiago, Chile.)
- Amico, G. C., and Aizen, M. A. (2005). Dispersión de semillas por aves en un bosque templado de Sudamérica austral: ¿quién dispersa a quién? *Ecología Austral* **15**(1), 89–100.
- Bateman, P., Fleming, P., and Wolfe, A. (2017). A different kind of ecological modelling: The use of clay model organisms to explore predator-prey interactions in vertebrates. *Journal of Zoology* **301**(4), 251–262. doi:10.1111/jzo.12415.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., and Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* **67**(1), 1–48.
- Bayne, E. M., and Hobson, K. A. (1999). Do clay eggs attract predators to artificial nests? *Journal of Field Ornithology* **70**(1), 1–7.
- Becerra Serial, R. M., and Grigera, D. (2005). Dinámica estacional del ensamble de aves de un bosque norpatagónico de lenga (*Nothofagus pumilio*) y su relación con la disponibilidad de sustratos de alimentación. *El Hornero* **20**(2), 131–139.
- Benson, T. J., Brown, J. D., and Bednarz, J. C. (2010). Identifying predators clarifies predictors of nest success in a temperate passerine. *Journal of Animal Ecology* **79**(1), 225–234. doi:10.1111/j.1365-2656.2009.01604.x.
- Berry, L., and Lill, A. (2003). Do predation rates on artificial nests accurately predict predation rates on natural nests? The effects of nest type, egg type and nest-site characteristics. *Emu - Austral Ornithology* **103**(3), 207–214. doi:10.1071/MU02054.
- Bleicher, S. S. (2017). The landscape of fear conceptual framework: Definition and review of current applications and misuses. *PeerJ* **5**, e3772. doi:10.7717/peerj.3772.
- Bolker, B. (2012) Generalized linear models for disease ecologists. Available at ([http://ms.mcmaster.ca/~bolker/eed/ecology/GLM\\_intro.pdf](http://ms.mcmaster.ca/~bolker/eed/ecology/GLM_intro.pdf))
- Buehler, R., Bosco, L., Arlettaz, R., and Jacot, A. (2017). Nest site preferences of the Woodlark (*Lullula arborea*) and its association with artificial nest predation. *Acta Oecologica* **78**, 41–46. doi:10.1016/j.actao.2016.12.004.
- Buler, J. J., and Hamilton, R. B. (2000). Predation of natural and artificial nests in a southern pine forest. *The Auk* **117**(3), 739–747. doi:10.1093/auk/117.3.739.
- Burhans, D. E., Dearborn, D., Thompson III, F. R., and Faaborg, J. (2002). Factors affecting predation at songbird nests in old fields. *The Journal of Wildlife Management* **66**(1), 240–249. doi:10.2307/3802890.
- Cain III, J. W., Morrison, M. L., and Bombay, H. L. (2003). Predator activity and nest success of willow flycatchers and

- yellow warblers. *The Journal of Wildlife Management* **67**(3), 600–610. doi:10.2307/3802717.
- Chalfoun, A. D., Ratnaswamy, M. J., and Thompson, F. R. (2002). Songbird nest predators in forest–pasture edge and forest interior in a fragmented landscape. *Ecological Applications* **12**(3), 858–867.
- Chiavacci, S. J., Benson, T. J., and Ward, M. P. (2018). Linking landscape composition to predator-specific nest predation requires examining multiple landscape scales. *Journal of Applied Ecology* **55**(4), 2082–2092. doi:10.1111/1365-2664.13090.
- Colombelli-Négrel, D., and Kleindorfer, S. (2009). Nest height, nest concealment, and predator type predict nest predation in superb fairy-wrens (*Malurus cyaneus*). *Ecological Research* **24**(4), 921–928. doi:10.1007/s11284-008-0569-y.
- Cox, W. A., Thompson, F. R., and Faaborg, J. (2012). Landscape forest cover and edge effects on songbird nest predation vary by nest predator. *Landscape Ecology* **27**(5), 659–669. doi:10.1007/s10980-012-9711-x.
- De la Peña, M. (2013). ‘Nidos y reproducción de las aves argentinas.’ (Ediciones Biológica. Serie Naturaleza, Conservación y Sociedad N° 8: Santa Fe, Argentina.)
- Dion, N., Hobson, K. A., and Larivière, S. (2000). Interactive effects of vegetation and predators on the success of natural and simulated nests of grassland songbirds. *The Condor* **102**(3), 629–634. doi:10.1093/condor/102.3.629.
- Faaborg, J. (2004). Truly artificial nest studies. *Conservation Biology* **18**(2), 369–370. doi:10.1111/j.1523-1739.2004.00486.x.
- Fontaine, J. J., Martel, M., Markland, H. M., Niklison, A. M., Decker, K. L., and Martin, T. E. (2007). Testing ecological and behavioral correlates of nest predation. *Oikos* **116**(11), 1887–1894. doi:10.1111/j.0030-1299.2007.16043.x.
- Fontúrbel, F. E. (2010). A methodological approach to assess the small mammal community diversity in the temperate rainforest of Patagonia. *Mammalian Biology* **75**(4), 294–301. doi:10.1016/j.mambio.2009.03.012.
- Grigera, D., and Pavic, C. (2007). Ensamblajes de aves en un sitio quemado y en un sitio no alterado en un área forestal del noroeste de la Patagonia argentina. *Hornero* **22**(1), 29–37.
- Grigera, D., Ubeda, C. A., and Cali, S. (1994). Caracterización ecológica de la asamblea de tetrapodos del Parque y Reserva Nacional Nahuel Huapi, Argentina. *Revista Chilena De Historia Natural* **67**, 273–298.
- Guppy, M., Guppy, S., Marchant, R., Priddel, D., Carlile, N., and Fullagar, P. (2017). Nest predation of woodland birds in south-east Australia: Importance of unexpected predators. *Emu-Austral Ornithology* **117**(1), 92–96. doi:10.1080/01584197.2016.1258997.
- Halupka, K., and Greeney, H. F. (2009). The influence of parental behavior on vulnerability to nest predation in tropical thrushes of an Andean cloud forest. *Journal of Avian Biology* **40**(6), 658–661. doi:10.1111/j.1600-048X.2009.04772.x.
- Hatchwell, B., Russell, A. F., Fowlie, M., and Ross, D. (1999). Reproductive success and nest-site selection in a cooperative breeder: Effect of experience and a direct benefit of helping. *The Auk* **116**(2), 355–363. doi:10.2307/4089370.
- Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P., Heiberger, R. M., Schuetzenmeister, A., Scheibe, S., and Hothorn, M. T. (2016) Package ‘multcomp’. *Simultaneous inference in general parametric models. Project for Statistical Computing*, Vienna, Austria.
- Jara, R. F., Crego, R. D., Arellano, F. J., Altamirano, T. A., Ibarra, J. T., Rozzi, R., and Jiménez, J. E. (2019). Breeding strategies of open-cup-nesting birds in sub-Antarctic forests of Navarino Island, Chile. *Revista Chilena De Historia Natural* **92**(2), 2–11.
- Jedlikowski, J., Chibowski, P., Karasek, T., and Brambilla, M. (2016). Multi-scale habitat selection in highly territorial bird species: Exploring the contribution of nest, territorial and landscape levels to site choice in breeding rallids (Aves: Rallidae). *Acta Oecologica* **73**, 10–20. doi:10.1016/j.actao.2016.02.003.
- Kelly, J. K., Schmidt, K. A., and Ostfeld, R. S. (2017). Not all nesting guild members are alike: Nest predators and conspecific abundance differentially influence nest survival in the ground-nesting Ovenbird (*Seiurus aurocapilla*) and Veery (*Catharus fuscescens*). *The Wilson Journal of Ornithology* **129**(1), 112–121. doi:10.1676/1559-4491-129.1.112.
- King, D. I., DeGraaf, R. M., Griffin, C. R., and Maier, T. J. (1999). Do predation rates on artificial nests accurately reflect predation rates on natural bird nests? *Journal of Field Ornithology* **70**(2), 257–262.
- Kleindorfer, S., Fessl, B., and Hoi, H. (2003). The role of nest site cover for parental nest defence and fledging success in two Acrocephalus warblers. *Avian Science* **3**(1), 21–30.
- Kleindorfer, S., Fessl, B., and Hoi, H. (2005). Avian nest defence behaviour: Assessment in relation to predator distance and type, and nest height. *Animal Behaviour* **69**(2), 307–313. doi:10.1016/j.anbehav.2004.06.003.
- Lara, A., Rutherford, P., Montory, C., Bran, D., Pérez, A., Clayton, S., Ayesa, J., et al. (2000). Vegetación de la Ecoregión de los Bosques Valdivianos. Escala 1: 500.000. Informe Final Proyecto Binacional Chile-Argentina, UACH-INTA-APN-FVSA. *Boletín Técnico, Fundación Vida Silvestre Argentina* **51**, 1–29.
- Lima, S. L. (2009). Predators and the breeding bird: Behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological Reviews* **84**(3), 485–513.
- Maier, T. J., and DeGraaf, R. M. (2001). Differences in depredation by small predators limit the use of plasticine and zebra finch eggs in artificial-nest studies. *The Condor* **103**(1), 180–183. doi:10.1093/condor/103.1.180.
- Major, R. E., and Kendal, C. E. (1996). The contribution of artificial nest experiments to understanding avian reproductive success: A review of methods and conclusions. *Ibis* **138**(2), 298–307. doi:10.1111/j.1474-919X.1996.tb04342.x.
- Martin, J. L., and Joron, M. (2003). Nest predation in forest birds: Influence of predator type and predator’s habitat quality. *Oikos* **102**(3), 641–653. doi:10.1034/j.1600-0706.2003.12040.x.
- Martin, T. E. (1987). Food as a limit on breeding birds: A life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**(1), 453–487. doi:10.1146/annurev.es.18.110187.002321.
- Martin, T. E. (1993a). Nest predation among vegetation layers and habitat types: Revising the dogmas. *The American Naturalist* **141**(6), 897–913. doi:10.1086/285515.
- Martin, T. E. (1993b). Nest predation and nest sites. *BioScience* **43**(8), 523–532. doi:10.2307/1311947.

- Menezes, J. C., and Marini, M. Â. (2017). Predators of bird nests in the Neotropics: A review. *Journal of Field Ornithology* **88**(2), 99–114. doi:10.1111/jof.12203.
- Moore, R. P., and Robinson, W. D. (2004). Artificial bird nests, external validity, and bias in ecological field studies. *Ecology* **85**(6), 1562–1567. doi:10.1890/03-0088.
- Oliveira, C. W. D. S., Almeida, G. P., Paiva, L. V. D., and França, L. F. (2013). Predation on artificial nests in open habitats of central Brazil: Effects of time and egg size. *Biota Neotropica* **13**(1), 142–146. doi:10.1590/S1676-06032013000100016.
- Pearson, O. (1995). Annotated keys for identifying small mammals living in or near Nahuel Huapi National Park, southern Argentina. *Journal of Neotropical Mammalogy* **2**, 99–148.
- Presti, P. M., Amico, G. C., Bravo, S. P., and Cueto, V. R. (2018). Demography of the Neotropical austral migrant *Elaenia albiceps chilensis* (Tyrannidae) on its breeding grounds: Climate and food offer effects. *Revista Brasileira De Ornitologia* **26**(4), 240–250. doi:10.1007/BF03544438.
- Purger, J., Kurucz, K., Csuka, S., and Batáry, P. (2012). Do different plasticine eggs in artificial ground nests influence nest survival? *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* **58**(4), 369–378.
- R Core Team. (2019). ‘R: A Language and Environment for Statistical Computing.’ R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ralph, C. J. (1985). Habitat association patterns of forest and steppe birds of northern Patagonia, Argentina. *The Condor* **87**(4), 471–483. doi:10.2307/1367943.
- Randler, C., and Kalb, N. (2018). Distance and size matters: A comparison of six wildlife camera traps and their usefulness for wild birds. *Ecology and Evolution* **8**(14), 7151–7163. doi:10.1002/ece3.4240.
- Rangel-Salazar, J. L., Martin, K., Marshall, P., and Elner, R. W. (2008). Influence of habitat variation, nest-site selection, and parental behavior on breeding success of ruddy-capped nightingale thrushes (*Catharus frantzii*) In Chiapas, Mexico. *The Auk* **125**(2), 358–367. doi:10.1525/auk.2008.06233.
- Rangen, S. A., Clark, R. G., and Hobson, K. A. (1999). Influence of nest-site vegetation and predator community on the success of artificial songbird nests. *Canadian Journal of Zoology* **77**(11), 1676–1681. doi:10.1139/z99-141.
- Reidy, J. L., and Thompson III, F. R. (2012). Predatory identity can explain nest predation patterns. ‘Video Surveillance of Nesting Birds. Studies in Avian Biology Vol. 43.’ (Eds C. A. Ribic, F. R. T. Iii, and P. J. Pietz.) pp. 135–148. (University of California Press: Berkeley.)
- Remeš, V. (2005). Birds and rodents destroy different nests: A study of Blackcap *Sylvia atricapilla* using the removal of nest concealment. *Ibis* **147**(1), 213–216. doi:10.1111/j.1474-919X.2004.00339.x.
- Ricklefs, R. E. (1969). An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology* **9**(9), 1–48. doi:10.5479/si.00810282.9.
- Ringelman, K. M. (2014). Predator foraging behavior and patterns of avian nest success: What can we learn from an agent-based model? *Ecological Modelling* **272**, 141–149. doi:10.1016/j.ecolmodel.2013.09.028.
- Rodewald, A. D. (2002). Nest predation in forested regions: Landscape and edge effects. *The Journal of Wildlife Management* **66**(3), 634–640. doi:10.2307/3803130.
- Rodriguez-Cabal, M. A., and Branch, L. C. (2011). Influence of habitat factors on the distribution and abundance of a marsupial seed disperser. *Journal of Mammalogy* **92**(6), 1245–1252. doi:10.1644/10-MAMM-A-315.1.
- Rozzi, R., Martínez, D., Willson, M. F., and Sabag, C. (1996). Avifauna de los bosques templados de Sudamérica. In ‘Ecología de Los Bosques Nativos de Chile.’ (Eds J. J. Armesto, C. Villagrán, and M. T. Kalin.) pp. 135–152. (Editorial Universitaria: Santiago, Chile.)
- Rudnický, T. C., and Hunter, M. L. (1993). Avian nest predation in clearcuts, forests, and edges in a forest-dominated landscape. *The Journal of Wildlife Management* **57**(2), 358–364. doi:10.2307/3809434.
- Schmidt, K. A., Ostfeld, R. S., and Smyth, K. N. (2006). Spatial heterogeneity in predator activity, nest survivorship, and nest-site selection in two forest thrushes. *Oecologia* **148**(1), 22–29. doi:10.1007/s00442-005-0340-9.
- Segura, L. N., Masson, D. A., and Gantchoff, M. G. (2012). Microhabitat nest cover effect on nest survival of the Red-crested Cardinal. *The Wilson Journal of Ornithology* **124**(3), 506–512. doi:10.1676/11-181.1.
- Söderström, B., Pärt, T., and Rydén, J. (1998). Different nest predator faunas and nest predation risk on ground and shrub nests at forest ecotones: An experiment and a review. *Oecologia* **117**(1–2), 108–118. doi:10.1007/s004420050638.
- Sosa, R. A., and Lopez de Casenave, J. (2017). Edge effect on bird nest predation in the fragmented caldén (*Prosopis caldenia*) forest of central Argentina: An experimental analysis. *Ecological Research* **32**(2), 129–134. doi:10.1007/s11284-016-1421-4.
- Stirnemann, R. L., Potter, M. A., Butler, D., and Minot, E. O. (2015). Compounding effects of habitat fragmentation and predation on bird nests. *Austral Ecology* **40**(8), 974–981. doi:10.1111/aec.12282.
- Swanson, L., Sanyaolu, R. A., Gnoske, T., Whelan, C. J., Lonsdorf, E. V., and Cordeiro, N. J. (2012). Differential response of nest predators to the presence of a decoy parent in artificial nests. *Bird Study* **59**(1), 96–101. doi:10.1080/00063657.2011.645799.
- Thompson, F. R. (2007). Factors affecting nest predation on forest songbirds in North America. *Ibis* **149**(s2), 98–109. doi:10.1111/j.1474-919X.2007.00697.x.
- Trnka, A., Prokop, P., and Batáry, P. (2008). Dummy birds in artificial nest studies: An experiment with Red-backed Shrike. *Lanius Collurio. Bird Study* **55**(3), 329–331. doi:10.1080/00063650809461539.
- Vazquez, M. S., Rodríguez-Cabal, M. A., Gonzalez, D. V., Pacheco, G. S., and Amico, G. C. (2018). Different nest predator guild associated with egg size in the Patagonian temperate forest. *Bird Study* **65**(4), 478–483. doi:10.1080/00063657.2018.1555572.
- Veblen, T., Donoso, C., Kitzberger, T., and Rebertus, A. (1996). Ecology of southern Chilean and Argentinean Nothofagus forests. In ‘The Ecology and Biogeography of Nothofagus Forests.’ (Eds T. T. Veblen, R. S. Hill, and J. Read.) pp. 293–353. (Yale University Press: New Haven, UK.)
- Vergara, P. M., and Simonetti, J. A. (2003). Forest fragmentation and rhinocryptid nest predation in central Chile. *Acta*

- Oecologia* **24**(5–6), 285–288. doi:10.1016/j.actao.2003.09.006.
- Weidinger, K. (2010). Foraging behaviour of nest predators at open-cup nests of woodland passerines. *Journal of Ornithology* **151**(3), 729–735. doi:10.1007/s10336-010-0512-1.
- Weidinger, K., and Kočvara, R. (2010). Repeatability of nest predation in passerines depends on predator species and time scale. *Oikos* **119**(1), 138–146. doi:10.1111/j.1600-0706.2009.17649.x.
- Willson, M. F., Morrison, J. L., Sieving, K. E., De Santo, T. L., Santisteban, L., and Díaz, I. (2001). Patterns of predation risk and survival of bird nests in a Chilean agricultural landscape. *Conservation Biology* **15**(2), 447–456. doi:10.1046/j.1523-1739.2001.015002447.x.
- Zanette, L. (2002). What do artificial nests tell us about nest predation? *Biological Conservation* **103**(3), 323–329. doi:10.1016/S0006-3207(01)00143-4.
- Zanette, L., Smith, J. N., Oort, H. V., and Clinchy, M. (2003). Synergistic effects of food and predators on annual reproductive success in song sparrows. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **270**(1517), 799–803. doi:10.1098/rspb.2002.2311.
- Zuur, A., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A., and Smith, G. M. (2009). 'Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R.' (Springer: New York.)



## Different nest predator guild associated with egg size in the Patagonian temperate forest

M. Soledad Vazquez, Mariano A. Rodríguez-Cabal, Daniela V. Gonzalez, Gabriel S. Pacheco & Guillermo C. Amico

To cite this article: M. Soledad Vazquez, Mariano A. Rodríguez-Cabal, Daniela V. Gonzalez, Gabriel S. Pacheco & Guillermo C. Amico (2018): Different nest predator guild associated with egg size in the Patagonian temperate forest, *Bird Study*, DOI: [10.1080/00063657.2018.1555572](https://doi.org/10.1080/00063657.2018.1555572)

To link to this article: <https://doi.org/10.1080/00063657.2018.1555572>



Published online: 18 Dec 2018.



Submit your article to this journal [↗](#)



View Crossmark data [↗](#)

## Different nest predator guild associated with egg size in the Patagonian temperate forest

M. Soledad Vazquez<sup>a</sup>, Mariano A. Rodríguez-Cabal<sup>b</sup>, Daniela V. Gonzalez<sup>c</sup>, Gabriel S. Pacheco<sup>c</sup> and Guillermo C. Amico<sup>a</sup>

<sup>a</sup>INIBIOMA, CONICET-Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina; <sup>b</sup>Grupo de Ecología de Invasiones, INIBIOMA, CONICET-Universidad Nacional del Comahue, Av. Bariloche, Argentina; <sup>c</sup>Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina

### ABSTRACT

**Capsule:** Studies of nest predation using artificial nests need to consider the effect of egg size on the types of predator that are detected.

**Aims:** To estimate the nest predation rate in the Patagonian temperate forest and evaluate the influence of egg size on predator guild.

**Methods:** On different plant species, we placed 108 nests each containing eggs of either Atlantic Canary *Serinus canaria* or Common Quail *Coturnix coturnix*, and a model clay egg of equal size to the real egg. Nest predators were identified from the marks left on the clay eggs or by videos recorded using camera traps.

**Results:** 86% of the nests were predated. Birds, mainly Chimango Caracara *Milvago chimango*, were the main nest predators. A marsupial, the Monito del Monte *Dromiciops gliroides*, and rodents also contributed to nest predation. Nest predation rates were similar for both egg sizes but the nest predator guild was different. Birds and rodents preyed on both eggs but the Monito del Monte consumed mainly small eggs.

**Conclusion:** Egg size did not influence the rate of nest predation but, instead, affected the nest predator guild. Consequently, in order to avoid underestimating the impacts of small predators, egg size should be considered in studies of nest predation.

### ARTICLE HISTORY

Received 6 April 2018

Accepted 29 August 2018

Nest predation has been described as a leading cause of nesting failure among a diverse range of bird species (Ricklefs 1969, Martin 1993b, Arcese *et al.* 1996), and it is an important factor in their ecology, evolution and behaviour (Martin 1995, Martin & Clobert 1996, Martin *et al.* 2011). Nest predation can be highly variable in space and time due to predator diversity and habitat features (Martin 1993a, Weidinger & Kočvara 2010). Because predation is the main cause of mortality during bird nesting (Eggers *et al.* 2005, Brawn *et al.* 2011, Ricklefs 1969), some researchers have focused on nest predation as a process that determines the structure of bird communities (e.g. Marini 1997, Martin 1988).

Studying nest predation using natural nests is complex because of the difficulty of finding nests and following their development without the observer interfering directly with nesting success (Major 1990). Furthermore, the direct observation of a natural nest predation event is rare and the presence of the observer can dissuade predators. Instead, nest

predation rates can be estimated using artificial nests containing natural and/or artificial eggs of different types (Oliveira *et al.* 2013, Montevecchi 1976, Lindell 2000). However, the size and shell thickness of eggs used in nest predation studies can affect predation frequency as well as the predator species detected (Maier & DeGraaf 2000, Roper 1992, Haskell 1995, Oliveira *et al.* 2013). For example, studies using artificial nests attempting to simulate predation in passerine nests used quail *Coturnix sp.* eggs (Keyser *et al.* 1998, Picman *et al.* 1993, Wilcove 1985, Thompson & Burhans 2004) that are thicker and 30–100% wider than the eggs of most passerine species (Haskell 1995). Consequently, some predators may not be able to effectively handle these relatively large eggs and the results of these studies could underestimate predation rates by, for example, small mammals (Roper 1992, Haskell 1995, DeGraaf & Maier 1996, Maier & DeGraaf 2000). Several studies have been published on nest predation in the tropics (Skutch 1985, Gibbs 1991, Sieving 1992) and forests from the

northern hemisphere (Wilcove 1985, Martin 1995, Martin *et al.* 2000b, Robinson *et al.* 1995) but there are few studies of nest predation for the South America temperate forests (Willson *et al.* 2001, Vergara & Simonetti 2003).

The temperate forests of South America constitute a unique floristic type and are biogeographically isolated of other forest formations (Armesto *et al.* 1998). These forests have a high degree of endemism of plant and animal species, and a remarkable proportion of their flora depends on mutualistic interactions with animals for their pollination and seed dispersal (Armesto *et al.* 1996, Aizen & Ezcurra 1998). The northern portion of these temperate forests is the one with the greatest diversity, the highest concentration of endemism, and it is also the one with the lowest proportion of surface within protected areas (Armesto *et al.* 1998). Although the ecological interactions that occur in this environment are very varied and diverse, nest predation has not yet been examined. The aim of the study was to determine the guild of nest predators in the northern part of Patagonia temperate forest and compare the nest predation rates for eggs of different sizes. The egg sizes chosen were those commonly used in most artificial nest predation studies (quail egg) and those that simulate the egg size of most of the passerines from the forest (canary egg). Specifically, we asked: (1) which are the main predators of bird nests in the northern part of Patagonia temperate forest? (2) Are there differences in nest predation according to egg size? And (3) is predator guild determined by the size of the egg? If egg size affects the nest predator guild, we expect that small eggs (canary eggs) would be consumed by all predators, and that large eggs (quail eggs) would be taken only by large predators with mouths or beaks capable of manipulating the egg or breaking the shells.

## Methods

### Study site

The study was carried out in the Llao-Llao Municipal Reserve, an area of 1226 ha of continuous forest located 25 km west of San Carlos de Bariloche, Argentina (41°08'S, 71°19' W). The vegetation of the area belongs to the sub-Antarctic biogeographic region (Morrone 2015). The dominant trees were an evergreen southern beech *Nothofagus dombeyi* and the conifer *Austrocedrus chilensis*. The understory was dominated by the bamboo *Chusquea culeou* and the shrubs *Aristotelia chilensis* and *Azara microphylla*. Mean annual precipitation in the study area is

approximately 1000 mm. Mean austral summer temperature (January) is 15°C, and mean austral winter temperature (July) is 3°C (Mermoz & Martin 1987). Regarding the avifauna, 44 bird species have been described inhabiting these temperate forests, with a high degree of endemism (66%) (Rozzi *et al.* 1996). Twenty-three bird species belonging to 16 families have been identified in the study area where the open-cup nester White-crested Elaenia *Elaenia albiceps* and the cavity nester Thorn-tailed Rayadito *Aphrastura spinicauda* were the most abundant bird species (Amico & Aizen 2005).

### Sampling design

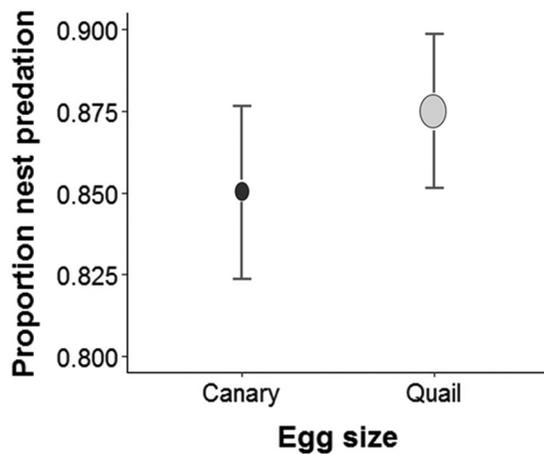
We used 108 artificial nests simulating White-crested Elaenia open-cup nests, constructed with natural forest materials (grasses and mosses), and placed them in 12 plots. To assess whether the egg size determined rate of predation and the type of predators, we baited 60 nests with the egg of Atlantic Canary *Serinus canaria* and a non-toxic model clay egg of equal size. The artificial eggs were used so that nest predators could be identified by the beak (birds) and/or teeth (mammals) marks left in the clay. The remaining 48 nests were baited with eggs of Common Quail *Coturnix coturnix* and their equivalent sized clay egg. Common Quail eggs were approximately twice the size of Atlantic Canary eggs (mean  $\pm$  se, quail eggs diameter =  $26.8 \pm 0.55$  mm, length =  $33.8 \pm 1.48$  mm,  $n = 20$ ; canary eggs diameter =  $14.0 \pm 0.65$  mm, length =  $18.1 \pm 1.27$  mm,  $n = 20$ ) and nine times heavier (mean  $\pm$  se, quail eggs weight:  $12.5 \pm 0.73$  g,  $n = 20$ ; canary eggs weight:  $1.4 \pm 0.39$  g,  $n = 20$ ). In each of the 12 plots, we placed nine nests, five contained canary eggs and four contained quail eggs, on different plant species (between 0.5 and 3 m above the ground) that are commonly used by White-crested Elaenia. We separated each of these nests at least by 15 m and each plot by at least by 150 m from other plots, to minimize the chances of a single animal visiting more than one plot. All nests were placed simultaneously and for a period of 15 days, which is the incubation period for most of the Passeriformes (Mezquida & Marone 2001). After the period, we visited each nest and recorded the number of predated eggs. To identify the predator species that were attacking the eggs, we examined the model clay eggs remaining in the nests for imprints of bills and teeth. Additionally, we recorded diurnal and nocturnal visits using camera traps (Bushnell® Trophy Cam Infra Red) facing two nests containing quail eggs and sixteen nests containing canary eggs.

### Statistical analysis

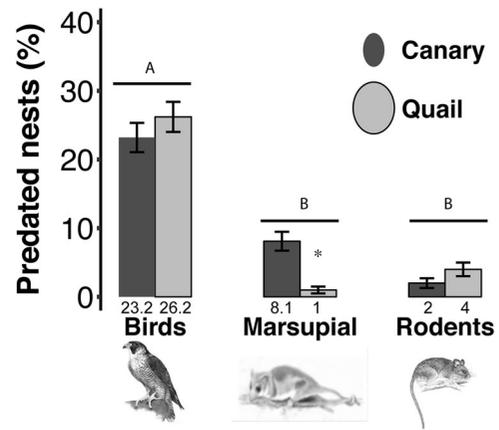
We calculated the nest predation rate as the number of attacked nests divided by the number of total nests for all plots. We also calculated that rate, in the same way, for each predator species. We compared nest predation according to the egg size using generalized linear mixed models (glmer – R package ‘lme4’) with a binomial distribution because we were measuring the proportion of successful/failed nests, which is a binary variable. In the model, we included nest fate (success or failure) as the response variable, the egg size (canary = small egg and quail = big egg) as the explanatory variable and plot as a random factor. Additionally, to evaluate if the size of the egg affected the predatory species we used generalized linear mixed models (glmer – R package ‘lme4’) with a binomial distribution. In this case, we made a subset with only predated nests and now the egg size became a binary variable (large predated egg vs. small predated egg). So, we considered the preyed egg size as a response variable, the nest predator species as an explanatory variable and plot as a random factor. We performed all analyses using the open source software R, version 3.3.2 (R Core Team 2017).

### Results

We found that 86% of the nests showed signs of being attacked by nest predators. Birds were the main nest predators (49%). The Chimango Caracara was the species detected most frequently by the cameras, then the Monito del Monte (9%) and rodents (6%) ( $X^2 = 23.7$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.001$ ). The other category, ‘unidentified’, corresponded to nests containing eggs without



**Figure 1.** Egg size and nest predation. Canary and quail eggs were preyed upon in similar proportions ( $X^2 = 0.15$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.69$ ).



**Figure 2.** Percentage of nests predated by each predator group. Birds predated both sizes of eggs in a greater proportion than mammals ( $X^2 = 23.7$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.0001$ ). Marsupials preferred to prey upon small eggs (canary) (estimate  $\pm$  se =  $-2.16 \pm 1.09$ ,  $z = -1.97$ ,  $P = 0.04$ ). Rodents did not show a preference for egg size. The numbers below the bars show the mean values. Different letters show significant differences in nest predation between predator groups ( $P < 0.05$ ) and the asterisk shows the significant difference for egg sizes taken by the Monito del Monte.

recognizable marks (12%). The remaining nests (24%) represented unavailable data, either because the clay eggs were not in the nest or because the predators ate the natural egg only and left no marks on the clay egg. In total, the camera traps recorded 18 visits by Chimango Caraca during the day, 13 visits by the Monito del Monte during the night, and one visit by a rodent during the night.

We found no significant differences in nest predation rate between the two sizes of egg ( $X^2 = 0.15$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.69$ ; Figure 1). Instead, we found that egg size determined which predator species preyed upon each egg type (quail vs. canary). Birds consumed large eggs five times more than did Monito del Monte and rodents (Figure 2). Additionally, the Monito del Monte consumed mostly small eggs (estimate  $\pm$  se =  $-2.16 \pm 1.09$ ,  $z = -1.97$ ,  $P = 0.04$ , Figure 2).

### Discussion

This study provides novel insights on nest predation in the temperate forest of Patagonia and their predator guild. The nest predation rate that we found was high, close to 90%. It is necessary to be cautious about the interpretation of the result because the artificial nests have been criticized as not reliably reflecting predators and predation rates of natural nests (Faaborg 2004). This is because artificial nests differ from real nests in a number of important ways such as nest type, egg type, concealment, nest spacing, odour, missing adults,

etc. (Major & Kendal 1996, King *et al.* 1999). However, the use of artificial nests is a good approximation to cover the lack of information on nest predation that exists in the forests of Patagonia. In turn, the percentage of nest predation found in this study was similar to that reported in other areas of the temperate forest of southern South America (Willson *et al.* 2001). This value, also, coincides with that reported for other different environments in Argentina (Mezquida & Marone 2003). The predators detected in our study were birds, a marsupial, the Monito del Monte, and rodents. Our results are similar to those of other studies, where birds appear among the main nest predators (Paton 1994, Willson *et al.* 2001, Martin *et al.* 2000a, Mezquida & Marone 2002). The Chimango Caracara was also the main nest predator reported in the temperate forest of Chile (Willson *et al.* 2001). A novel finding in our study was the influence of the Monito del Monte on bird nest predation. This marsupial is one of the most common arboreal mammals in these temperate forests (Fontúrbel *et al.* 2012) and plays a key ecological role as seed disperser (Amico *et al.* 2009). Lastly, similar to studies in other forests of South America (Willson *et al.* 2001, Vergara & Simonetti 2003), we found that rodents were also acting as nest predators. Moreover, it has been shown that the presence of rodents can cause changes in the nesting behaviour of birds as a consequence of their attempts to find safer breeding places (Wesołowski *et al.* 2009).

We found no significant differences in predation rates in relation to egg size. This finding differs from most studies that have used small eggs, which generally showed that small eggs were predated more than large ones (Oliveira *et al.* 2013, Coppedge *et al.* 2007, Davison & Bollinger 2000), possibly due to the presence of small predators. In this study, the nest predation rate was the same for both egg sizes, which could be due to a greater presence of birds capable of eating quail eggs.

Although egg size did not affect the overall predation rate, the nest predator species detected were different for each size of egg. Our results support previous studies that have also shown how the predator guild is affected by the egg type (Maier & DeGraaf 2000, DeGraaf & Maier 1996, Roper 1992). We observed that the predation rate of small and large eggs was similar for birds and rodents but the Monito del Monte preferred to prey upon small eggs. In other areas of the temperate forest, some authors (Willson *et al.* 2001, Vergara & Simonetti 2003) found that birds and rodents were the main nest predators but they did not report Monito del Monte as a nest predator. This may be because in their study the authors only used quail eggs which we found

that the Monito del Monte barely consumed. For this reason, the egg size should be considered in studies of nest predation in order to avoid underestimating the impact of small predators on bird communities. However, to date, the studies that have used artificial nests to evaluate the impacts of nest predators have frequently used eggs that are too large or thick-shelled to reveal potential small nest predators (Keyser *et al.* 1998, Picman *et al.* 1993, Wilcove 1985, Thompson & Burhans 2004). Most of these studies use commercially obtained quail eggs as bait, which have thick shells due to diet supplements (DeGraaf & Maier 1996). Studies in captivity, where small marsupials were offered quail eggs, showed that these animals failed to break the shell or refused to eat them (Fulton & Ford 2003, Roper 1992). On the other hand, Haskell (1995) measured the jaw gape of Eastern Chipmunks *Tamias striatus* and found that the mean jaw gape was smaller than average width of quail eggs, so that it would have been very difficult for the chipmunks to break or carry a quail egg with their teeth. The same could be happening with the Monito del Monte, which eats small eggs because they are within the maximum gape size of this species.

Thus, taking into account these limitations, egg size must be considered in studies of nest predation. Most studies have used quail eggs as bait but these are typically larger than eggs of the native species. Some small-mouthed mammals appear to be unable to eat the relatively large eggs. Therefore, quail egg experiments may not accurately reflect predation by small-mouthed mammals in populations of birds with small eggs. In conclusion, the egg size of native species should be used as models for artificial nest predation experiments. Based on our findings, we recommend small and thin-shelled eggs as an alternative to quail eggs when simulating passerine nests.

## Acknowledgements

We thank Hector Loretti for supplying the canary eggs, Yamila Sasal and Facundo Oddi for their assistance with data analysis and Silvia Quintas for manually making the artificial nests and clay eggs. We thank Ricardo Sage, Luis Marone and Chris Greyson-Gaito for providing comments that highly improved the quality of the manuscript. We also thank Secretary of the Environment of Río Negro for granting permit to work in the area. SV, MRC and GCA were supported by Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

## Funding

This work was supported by the Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

## References

- Aizen, M.A. & Ezcurra, C. 1998.** High incidence of plant-animal mutualisms in the woody flora of the temperate forest of southern South America: biogeographical origin and present ecological significance. *Ecología Austral* **8**: 217–236.
- Amico, G.C. & Aizen, M.A. 2005.** Dispersión de semillas por aves en un bosque templado de Sudamérica austral: ¿quién dispersa a quién?. *Ecología Austral* **15**: 89–100.
- Amico, G. C., Rodríguez-Cabal, M.A. & Aizen, M.A. 2009.** The potential key seed-dispersing role of the arboreal marsupial *Dromiciops gliroides*. *Acta Oecol.* **35**: 8–13.
- Arcese, P., Smith, J. & Hatch, M.I. 1996.** Nest predation by cowbirds and its consequences for passerine demography. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **93**: 4608–4611.
- Armesto, J.J., Rozzi, R., Smith-Ramírez, C. & Arroyo, M.T.K. 1998.** Conservation targets in South America temperate forest. *Science* **282**: 1271–1272.
- Armesto, J.J., Smith-Ramírez, C. & Sabag, C. 1996.** The importance of plant-bird mutualisms in the temperate rainforest of Southern South America. In Lawford, R.G., Alaback, P.B. & Fuentes, E.R. (eds) *High-latitude Rainforests and Associated Ecosystems of the West Coast of the Americas*, 248–265. Springer, New York.
- Brawn, J.D., Angehr, G., Davros, N., Robinson, W.D., Styrsky, J.N. & Tarwater, C.E. 2011.** Sources of variation in the nesting success of understory tropical birds. *J. Avian Biol.* **42**: 61–68.
- Coppedge, B.R., Talent, L.G. & Engle, D.M. 2007.** Effects of olfactory attributes and size of egg on rates of predation of artificial ground nests in tallgrass prairie. *The Southwest Nat* **52**: 453–460.
- Davison, W.B. & Bollinger, E. 2000.** Predation rates on real and artificial nests of grassland birds. *Auk* **117**: 147–153.
- DeGraaf, R. & Maier, T. 1996.** Effect of egg size on predation by white-footed mice. *Wilson Bull.* **108**: 535–539.
- Eggers, S., Griesser, M., Andersson, T. & Ekman, J. 2005.** Nest predation and habitat change interact to influence Siberian jay numbers. *Oikos* **111**: 150–158.
- Faaborg, J. 2004.** Truly artificial nest studies. *Conserv. Biol.* **18**: 369–370.
- Fontúrbel, F.E., Franco, M., Rodríguez-Cabal, M.A., Rivarola, M.D. & Amico, G.C. 2012.** Ecological consistency across space: a synthesis of the ecological aspects of *Dromiciops gliroides* in Argentina and Chile. *Naturwiss* **99**: 873–881.
- Fulton, G.R. & Ford, H.A. 2003.** Quail eggs, modelling clay eggs, imprints and small mammals in an Australian woodland. *Emu* **103**: 255–258.
- Gibbs, J.P. 1991.** Avian nest predation in tropical wet forest: an experimental study. *Oikos* **60**: 155–161.
- Haskell, D.G. 1995.** Forest fragmentation and nest predation: Are experiments with Japanese quail eggs misleading? *Auk* **112**: 767–770.
- Keyser, A.J., Hill, G.E. & Soehren, E.C. 1998.** Effects of forest fragment size, nest density, and proximity to edge on the risk of predation to ground-nesting passerine birds. *Conserv. Biol.* **12**: 986–994.
- King, D.I., DeGraaf, R.M., Griffin, C.R. & Maier, T.J. 1999.** Do predation rates on artificial nests accurately reflect predation rates on natural bird nests? (Es Acaso la Tasa de Depredación en Nidos Artificiales un Reflejo de la Tasa de Depredación en Nidos Naturales?). *J. Field Ornithol* **70**: 257–262.
- Lindell, C. 2000.** Egg type influences predation rates in artificial nest experiment. *J. Field Ornithol.* **71**, 16–21.
- Maier, T.J. & DeGraaf, R.M. 2000.** Predation on Japanese quail vs. House Sparrow eggs in artificial nests: small eggs reveal small predators. *Condor* **102**, 325–332.
- Major, R.E. 1990.** The effect of human observers on the intensity of nest predation. *Ibis* **132**: 608–612.
- Major, R.E. & Kendal, C.E. 1996.** The contribution of artificial nest experiments to understanding avian reproductive success: a review of methods and conclusions. *Ibis* **138**: 298–307.
- Marini, M.Á. 1997.** Predation-mediated bird nest diversity: an experimental test. *Can J Zoolog* **75**, 317–323.
- Martin, T.E. 1988.** Processes organizing open-nesting bird assemblages: competition or nest predation? *Evol. Ecol.* **2**, 37–50.
- Martin, T.E. 1993a.** Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the dogmas. *Am. Nat.* **141**, 897–913.
- Martin, T.E. 1993b.** Nest predation and nest sites. *BioScience* **43**, 523–532.
- Martin, T.E. 1995.** Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecol. Monogr.* **65**: 101–127.
- Martin, T.E. & Clobert, J. 1996.** Nest predation and avian life-history evolution in Europe versus North America: a possible role of humans? *Am. Nat.* **147**: 1028–1046.
- Martin, T.E., Lloyd, P., Bosque, C., Barton, D.C., Biancucci, A.L., Cheng, Y.R. & Ton, R. 2011.** Growth rate variation among passerine species in tropical and temperate sites: an antagonistic interaction between parental food provisioning and nest predation risk. *Evolution* **65**: 1607–1622.
- Martin, T.E., Martin, P., Olson, C., Heidinger, B. & Fontaine, J. 2000a.** Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science* **287**: 1482–1485.
- Martin, T.E., Scott, J. & Menge, C. 2000b.** Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proc Roy Soc London B: Sci-Biol* **267**: 2287–2293.
- Mermoz, M. & Martin, C. 1987.** Mapa de vegetación del parque y la Reserva Nacional Nahuel Huapi. Administración de Parques Nacionales. Delegación Regional Patagonia. Secretaría de Ciencia y Técnica de la Nación. Buenos Aires.
- Mezquida, E.T. & Marone, L. 2001.** Factors Affecting nesting success of a bird Assembly in the Central Monte Desert, Argentina. *J. Avian Biol.* **32**: 287–296.
- Mezquida, E.T. & Marone, L. 2002.** Microhabitat structure and avian nest predation risk in an open Argentinean woodland: an experimental study. *Acta Oecol.* **23**: 313–320.
- Mezquida, E.T. & Marone, L. 2003.** Are results of artificial nest experiments a valid indicator of success of natural nests? *Wilson Bull.* **115**: 270–276.
- Montevecchi, W.A. 1976.** Egg size and the egg predatory behaviour of crows. *Behaviour* **57**: 307–320.
- Morrone, J.J. 2015.** Biogeographical regionalisation of the Andean region. *Zootaxa* **3936**: 207–236.
- Oliveira, C.W.d.S., Almeida, G.P., Paiva, L.V.d. & França, L.F. 2013.** Predation on artificial nests in open habitats of central Brazil: effects of time and egg size. *Biota Neotropica* **13**: 142–146.
- Paton, P.W. 1994.** The effect of edge on avian nest success: How strong is the evidence? *Conserv. Biol.* **8**: 17–26.

- Picman, J., Milks, M.L. & Leptich, M. 1993.** Patterns of predation on passerine nests in marshes: effects of water depth and distance from edge. *Auk* **110**: 89–94.
- R Core Team. 2017.** *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ricklefs, R. E. 1969.** *An Analysis of Nesting Mortality in Birds*, Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Robinson, S.K., Thompson III, F.R., Donovan, T.M., Whitehead, D.R. & Faaborg, J. 1995.** Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science* **267**, 1987–1990.
- Roper, J. J. 1992.** Nest predation experiments with quail eggs: Too much to swallow? *Oikos* **65**, 528–530.
- Rozzi, R., Martinez, D.R., Willson, M.F. & Sabag C. 1996.** Avifauna de los bosques templados de Sudamérica. Capítulo 7 pp. 135–152, en Armesto JJ, C Villagrán & M Kalin Arroyo (eds.) *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Santiago, Editorial Universitaria.
- Sieving, K.E. 1992.** Nest predation and differential insular extinction among selected forest birds of central Panama. *Ecology* **73**: 2310–2328.
- Skutch, A.F. 1985.** Clutch size, nesting success, and predation on nests of Neotropical birds, reviewed. *Ornithol Monogr* **36**: 575–594.
- Thompson, F.R. & Burhans, D.E. 2004.** Differences in predators of artificial and real songbird nests: evidence of bias in artificial nest studies. *Conserv. Biol.* **18**: 373–380.
- Vergara, P.M. & Simonetti, J.A. 2003.** Forest fragmentation and rhinocryptid nest predation in central Chile. *Acta Oecol.* **24**: 285–288.
- Weidinger, K. & Kočvara, R. 2010.** Repeatability of nest predation in passerines depends on predator species and time scale. *Oikos* **119**: 138–146.
- Wesołowski, T., Rowiński, P. & Maziarz, M. 2009.** Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix*: a nomadic insectivore in search of safe breeding grounds? *Bird Study* **56**: 26–33.
- Wilcove, D.S. 1985.** Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds. *Ecology* **66**: 1211–1214.
- Willson, M.F., Morrison, J.L., Sieving, K.E., De Santo, T.L., Santisteban, L. & Díaz, I. 2001.** Patterns of predation risk and survival of bird nests in a Chilean agricultural landscape. *Conserv. Biol.* **15**, 447–456.